



Respuesta fisiológica de *Solanum phureja* bajo déficit hídrico*

Physiological response of *Solanum phureja* under water deficit

Juan Fernando López-Rendón¹, Pedro Rodríguez-Hernández¹, Diego Hernan Meneses Buitrago¹,
Hyrkania-Vanessa Lopez-Peña²

* Recepción: 25 de julio, 2023. Aceptación: 13 de septiembre, 2023. El trabajo formó parte del proyecto “Mejoramiento tecnológico productivo del sistema papa en el departamento de Nariño”, ejecutado por la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), financiado por fondos de regalías del departamento de Nariño, Colombia

¹ Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), Centro de Investigación Obonuco, Pasto, Colombia. jflopezr@agrosavia.co (autor para la correspondencia, <https://orcid.org/0000-0002-7035-1880>); prodriguez@agrosavia.co (<https://orcid.org/0000-0001-7351-0595>); dmeneses@agrosavia.co (<https://orcid.org/0000-0003-3033-3079>).

² Universidad de Nariño, Pasto, Colombia. hyrcania789@udenar.edu.co (<https://orcid.org/0000-0002-3504-0761>).

Resumen

Introducción. Los parámetros de respuesta fisiológica al estrés por sequía son la conjugación de una serie de atributos de acción lenta o rápida. Las variables de intercambio gaseoso son catalogadas como de respuesta rápida, su nivel de aparición o afección dependen de la interacción entre factores como el genotipo y duración, intensidad y etapa fenológica de ocurrencia del estrés. **Objetivo.** Identificar los niveles de respuesta fisiológica que presenta *Solanum phureja* bajo el estrés progresivo por déficit hídrico. **Materiales y métodos.** El experimento se realizó entre 2019 y 2020, bajo condiciones semi-controladas en el Centro de Investigación Obonuco de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Se sembraron cuatro cultivares de papa, la mitad del ensayo se mantuvo con riego a capacidad de campo y a la otra parte se le suspendió para inducir estrés por déficit hídrico durante 15 días, luego se rehidrataron; se evaluaron variables de intercambio gaseoso, clorofila y eficiencia fotosintética cada tres días. **Resultados.** Se presentaron diferencias significativas con los valores máximos de intercambio gaseoso en plantas del tratamiento control con 16,67 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ tasa de fotosíntesis (A); 0,34 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ conductancia estomática (gs) 5,5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ transpiración (E) y en estrés 1,17 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A); 0,013 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (gs); 0,29 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (E). En cuanto al contenido de clorofila, se presentaron valores entre 451,7 y 474,69 mg m^{-2} con riego y sin riego, respectivamente. **Conclusiones.** El cierre estomático fue la respuesta más temprana al déficit hídrico, además, las plantas de papa presentaron recuperación de los valores de intercambio gaseoso después del suministro de riego posterior al estrés. Finalmente, se identificaron tres niveles de respuesta fisiológica, estrés leve, moderado y severo, según la intensidad y duración del estrés, lo cual es de utilidad para futuros estudios y planteamientos de calendarios de riego.

Palabras claves: estrés por sequía, fotosíntesis, papa, aclimatación.

Abstract

Introduction. The parameters of physiological response to drought stress are the result of a combination of slow- or fast-acting attributes. Gas exchange variables are classified as fast-acting and their level of occurrence or impact



depends on the interaction between factors such as genotype and the duration, intensity, and phenological stage of stress occurrence. **Objective.** To identify the levels of physiological response exhibited by *Solanum phureja* under progressive water deficit stress. **Materials and methods.** The experiment was conducted between 2019 and 2020 under semi-controlled conditions at the Obonuco Research Center of the Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Four potato cultivars were planted, with half of the trial was maintained at field capacity and the other half subjected to water deficit stress by withholding irrigation for 15 days, followed by rehydration. Gas exchange variables, chlorophyll content, and photosynthetic efficiency were evaluated every three days. **Results.** Significant differences were observed, with maximum gas exchange values in control plants showing $16.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ photosynthesis rate (A); $0.34 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ stomatal conductance (gs); $5.5 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ transpiration (E), and under stress, $1.17 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (A); $0.013 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (gs); $0.29 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (E). Chlorophyll content values ranged between 451.7 and 474.69 mg m^{-2} with and without irrigation, respectively. **Conclusions.** Stomatic closure was the earliest response to water deficit, and potato plants showed recovery in gas exchange values after rehydration following stress. Finally, three levels of physiological response were identified: mild, moderate, and severe stress, depending on the intensity and duration of stress, which is useful for future studies and the development of irrigation schedules.

Keywords: drought stress, photosynthesis, potato, acclimatization.

Introducción

El panorama actual de calentamiento global, ha generado una extrema variabilidad en el comportamiento del clima, lo cual ha causado cambios en la cantidad y distribución históricas de lluvias en las diferentes regiones del mundo (Hitz & Smith, 2004). Este fenómeno ha traído como consecuencia mayor ocurrencia y severidad de situaciones de estrés por déficit hídrico en el desarrollo de cultivos, aspecto que ha adquirido especial importancia a nivel mundial (Zoebl, 2006).

Se pronostica que en países desarrollados habría una reducción en la producción y rendimientos de *Solanum* sp. de hasta un 30 %, si no se desarrollan e implementan estrategias de manejo agronómicas enfocadas en la mitigación y adaptación a condiciones climáticas extremas. En cuanto a países en vías de desarrollo, las altas temperaturas y sequías prolongadas han causado pérdidas en 130 000 ha y se diagnostica que la productividad disminuiría en un 50 % (Hijmans, 2003).

A nivel fisiológico, uno de los principales efectos reportados bajo condiciones de estrés hídrico por deficiencia de agua es la afección en la fotosíntesis (Ierna & Mauromicale, 2006; Ramírez et al., 2016; Schapendonk et al., 1989). Un bajo contenido relativo de agua de las hojas, activan cadenas de señalización que aumentan los niveles de ácido abscísico, lo que induce el cierre de estomas como defensa contra la pérdida de agua en la planta (Lim et al., 2015), por medio de la reducción de la transpiración, lo cual trae como consecuencia bajas tasas de absorción de CO_2 y de formación de fotoasimilados, además de una menor acumulación de materia seca y rendimiento (Lahlou et al., 2003; Tourneux et al., 2003).

En cuanto a las limitaciones no estomáticas, las principales consecuencias son el detrimento de la membrana celular y los cloroplastos, disminución de la concentración de clorofila y afección en el funcionamiento del fotosistema, a causa de la reducción de la fotólisis del agua y menor tasa de transferencia de electrones (Casierra-Posada, 2011; Coleman, 2008; Deeba et al., 2012; Ghobadi et al., 2013; Noctor et al., 2014).

Para la experimentación frente al déficit hídrico (DH) en el cultivo de papa, se ha realizado el uso de diferentes metodologías, entre las más comunes están las evaluaciones bajo condiciones de campo, con tratamientos bajo

riego y sin riego y, en ciertas ocasiones, protegidos por techos fijos o móviles que permiten la eliminación parcial o total de las lluvias. Otra estrategia, es la realización de estudios bajo invernaderos y uso de soluciones hidropónicas con diferentes potenciales osmóticos (Fernández, 2010). Para la definición del momento de mayor interés en la aplicación de tratamientos para estudios de respuesta al estrés por sequía, se consideran los periodos de emisión y llenado de tubérculos, ya que son las fases del cultivo de papa de mayor sensibilidad que afectan el rendimiento (Mane et al., 2008).

El estrés por déficit hídrico se conjuga por la interacción entre la intensidad, que hace referencia a la fuerza con que se presente, duración, la cual es el tiempo que está el cultivo bajo condiciones de déficit hídrico, genotipo, que se relaciona con la capacidad que ha desarrollado cada cultivar para adaptarse, y la fase fenológica, en la cual se da la incidencia del estrés. La interacción de estos factores define el nivel de estrés (leve moderado e intenso), y según este nivel son las respuestas fisiológicas y las implicaciones en el rendimiento del cultivo (Liu et al., 2005; Parent et al., 2009).

El estrés por déficit hídrico se suele acompañar de estrés por altas temperaturas, las cuales generan cambios anatómicos y funcionales similares a los producidos por el estrés por sequía: como el cierre estomático, disminución del tamaño celular y vasos xilemáticos, reducción en la permeabilidad y estabilidad de las membranas, aumento de la densidad estomática (Chaves-Barrantes & Gutiérrez-Soto, 2017), disminución en la concentración de RuBisCO y su afinidad por el CO₂ (Bae & Sicher, 2004); por consiguiente, se promueve su actividad oxigenasa, con producción de H₂O₂, el cual puede ser tóxico para las células vegetales (Song et al., 2014).

La respuesta de adaptación fisiológica puede variar entre genotipos y niveles de estrés, el objetivo del presente trabajo fue identificar los niveles de respuesta fisiológica que presenta *Solanum phureja* bajo el estrés progresivo por déficit hídrico.

Materiales y métodos

Ubicación del estudio

El experimento se desarrolló entre noviembre de 2019 y marzo de 2020, en el centro de investigación Obonuco de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), en la zona rural del municipio de Pasto, departamento de Nariño, Colombia, a una altura de 2756 m s. n. m., 01° 11' 28,3" latitud norte y 77° 19' 08,8" longitud oeste; bajo condiciones semi-controladas de invernadero, donde se controló la humedad del suelo por efecto de la cubierta y el riego por goteo, los demás factores atmosféricos no presentaron control, por lo tanto, la temperatura promedio que presentó el invernadero fue de 16,15 °C y la humedad relativa de 78 % (Figura 1).

Material vegetal

Se evaluaron cuatro genotipos de la especie *Solanum phureja*, 1) Criolla Colombia es el más cultivado de la especie y mayor avance genético, 2) Ratona Morada, un cultivar nativo utilizado para la seguridad alimentaria de la agricultura familiar en Nariño, 3) Mambra y 4) Morasurco (Figura 2). Cultivares intermedios entre su mejora genética y siembra con fines comerciales y alimentación familiar (Tinjacá Ruiz & Rodríguez Molano, 2015). Las muestras fueron recolectadas bajo el permiso Marco de recolección conferido a AGROSAVIA, bajo la resolución No 1466 del 03 de diciembre de 2014 de ANLAS (Colombia).

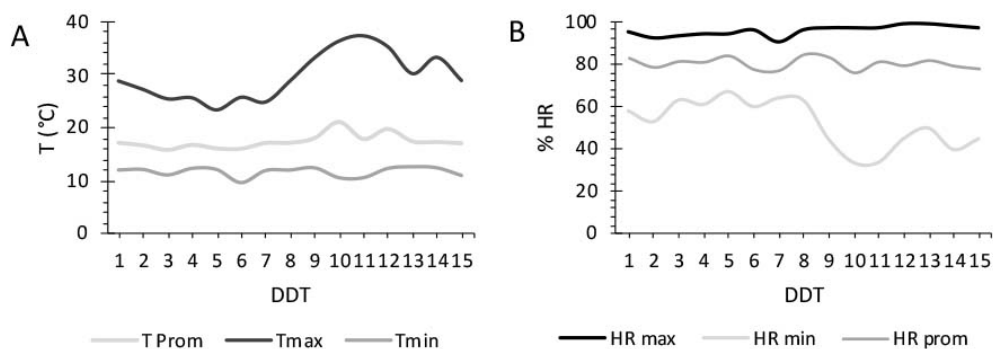


Figura 1. Condiciones de temperatura (A) y humedad relativa (B), bajo condiciones semi-controladas, durante el periodo de evaluación de la respuesta fisiológica de *Solanum phureja*, en el Centro de Investigación Obonuco, de la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Figure 1. Temperature conditions (A) and relative humidity (B) under semi-controlled conditions during the evaluation period of the physiological response of *Solanum phureja* at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

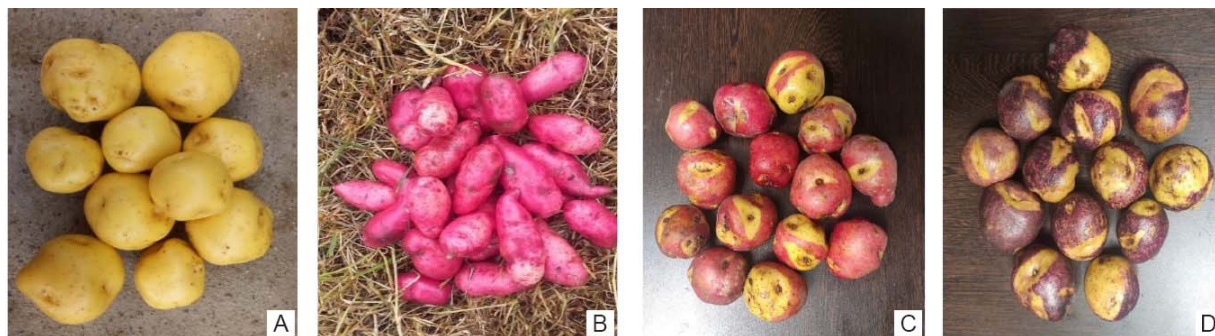


Figura 2. Genotipos de *Solanum phureja* objeto de estudio, Criolla Colombia (A), Ratona Morada (B), Mambra (C) y Morasurco (D), en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Figure 2. *Solanum phureja* genotypes under study: Criolla Colombia (A), Ratona Morada (B), Mambra (C), and Morasurco (D) at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Diseño experimental

Los tratamientos se distribuyeron bajo un diseño de bloques al azar en parcelas subdivididas, para la siembra se seleccionaron tubérculos homogéneos en su tamaño, se utilizó 9 kg de suelo seco por macetero al momento de la siembra y luego se realizó un aporque, el cual consistió en agregar 3 kg de suelo a los 20 días después de emergencia, hasta completar 12 kg por balde de suelo seco. La fertilización se realizó con la mezcla: 60 (nitrógeno)- 150 (fósforo)- 60 (potasio) kg ha⁻¹, la cual se aplicó a una dosis de 23 g de fertilizante por planta. Para el manejo de plagas y enfermedades, se realizaron monitoreos periódicos y se controló en todos los tratamientos.

Los tres factores de evaluación se distribuyeron de la siguiente manera: la parcela hace referencia a seis momentos de evaluación en días después de tuberización (DDT), los cuales corresponden al avance en la intensidad del estrés dado por el agotamiento progresivo de la humedad del suelo y las condiciones climáticas presentes en cada evaluación; la subparcela obedece al nivel de riego, el cual se dividió en plantas control y plantas con

déficit hídrico; y la sub-subparcela fueron los cultivares. Se establecieron cuatro repeticiones por tratamiento en evaluación, con 32 sub-sub parcelas, las cuales se conformaron por 18 plantas (Cuadro 1).

Cuadro 1. Factores de evaluación de la respuesta fisiológica de *Solanum phureja*, establecidos bajo invernadero en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Table 1. Evaluation factors of the physiological response of *Solanum phureja* established under greenhouse at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Factores de evaluación		
Momento de evaluación (DDT*)	Nivel de riego	Cultivar
Seis niveles (0,3,6,9,12,15)	Plantas con riego o control y plantas sin riego o déficit hídrico	Cuatro niveles (Criolla Colombia, Mambra, Morasurco y Ratona mora)

*DDT: días después de tuberización. / *DDT: Days after tuberizing.

El control de la humedad se realizó mediante reflectometría de dominio temporal (TDR, por sus siglas en inglés), con el uso del equipo HH2 (Delta-T). Para la definición de los tratamientos de humedad del suelo se siguió como guía las metodologías implementadas por varios autores en estudios similares (Ariza Acevedo, 2017; Díaz-Valencia, 2016; Hernandez et al. 2016; Pino, 2016; Rodríguez Pérez, 2015).

Se definió agotar la humedad volumétrica (θ), a partir del inicio de la tuberización hasta que las plantas presentaran síntomas visuales de estrés intenso (pérdida alta de turgencia en las hojas, decaimiento de las plantas, cierre estomático), esto ocurrió al alcanzar un 10 % de humedad volumétrica del suelo, después de doce días de agotamiento de humedad. Las evaluaciones se realizaron cada tres días, transcurrido este tiempo se efectuó un riego de recuperación para evaluar a los quince días si se presentaban daños en el fotosistema (Cuadro 2).

Cuadro 2. Condiciones de humedad de suelo en plantas con riego y bajo agotamiento de humedad, en cuatro cultivares de papa de la especie *Solanum phureja*, bajo condiciones semi-controladas, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Table 2. Soil moisture conditions in irrigated plants and under moisture depletion in four potato cultivars of the species *Solanum phureja*, under semi-controlled conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia, 2019-2020.

Días después de tuberización (DDT)	Nivel de riego	
	Plantas con riego Control (θ %)	Plantas sin riego* Déficit hídrico (θ %)
0	29	31
3	33	25
6	30	20
9	28	15
12	34	10
15	32	32

* Se agotó la humedad a partir del inicio de la tuberización hasta que las plantas presentaran síntomas visuales de estrés. / *Moisture was depleted from the onset of tuberization until the plants exhibited visual signs of stress.

Para los tratamientos control se aplicó el riego según las lecturas del TDR, el volumen de suelo por macetero y las condiciones climáticas, con el objetivo de mantener la humedad volumétrica del suelo entre 25 a 35 % (capacidad de campo) (Ariza Acevedo, 2017; Díaz Valencia, 2016; Hernandez et al., 2016; Pino, 2016; Rodríguez Pérez, 2015).

Variables evaluadas

Para las variables correspondientes a intercambio gaseoso, se evaluó la tasa de fotosíntesis neta (A) en $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, conductancia estomática (gs) en $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, transpiración (E) en $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, carbono intercelular (Ci) en vpm y temperatura de la hoja (Tleaf) en °C, para esto se utilizó el intercambiador de gases (IRGA) modelo LC-SD (ADC ADC BioScientific Limited), según metodologías reportadas en la literatura (Ariza-Acevedo, 2017; Díaz Valencia, 2016; Pino, 2016; Rodríguez Pérez, 2015).

Para las evaluaciones se tomaron cinco plantas al azar por parcela, sin tener en cuenta los bordes, y se evaluó en el tercer foliolo funcional entre las 9 y 11:30 horas cada tres días después de inicio de tuberización, fue necesario la simulación con luz artificial generada por el IRGA y una densidad de flujo fotónico fotosintético de 1200 PAR, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, la cantidad de luz simulada se definió por medio de una curva de luz realizada con el mismo equipo (Rodríguez-Pérez et al., 2017).

Para el cálculo de la eficiencia intrínseca en el uso del agua (WUEI) en $\mu\text{molCO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$, se dividió la tasa de fotosíntesis neta A entre la conductancia estomática (gs) (Medrano et al., 2007).

La evaluación de la clorofila (Chl) en mg m^{-2} , se realizó basada en metodologías reportadas para la utilización del medidor de contenido de clorofila CCM-300 (ADC BioScientific), se evaluaron cinco plantas por parcela sobre un foliolo funcional, con la misma frecuencia de las evaluaciones de intercambio gaseoso (Ariza Acevedo, 2017; Díaz Valencia, 2016; Pino, 2016; Rodríguez Pérez, 2015).

La eficiencia fotosintética (Fv/Fm) se evaluó en la misma ocasión en que se midió el intercambio gaseoso, donde se tomaron tres plantas por parcela, se evaluó en el tercio superior de cada planta en un foliolo funcional, el cual primero se sometió a oscuridad por 45 min, para luego realizar la medición con un fluorómetro modulado (OS-30p+ Chlorophyll Fluorometer- ADC BioScientific), que excita las moléculas de Chl durante 0,80 s con 1,500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ de luz actínica (Ariza Acevedo, 2017; Díaz Valencia, 2016; Pino, 2016; Rodríguez Pérez, 2015).

Análisis de los datos

La información obtenida se analizó a través del software R V.4.1.3, con los paquetes Agricolae, ggplot2 y ggpubur. Se realizó la verificación de supuestos donde se identificó la presencia de valores atípicos extremos, distribución normal de los datos, a través del estadístico de Shapiro-Wilk ($p>0,05$), gráficos QQ normal y homogeneidad de varianzas a través del estadístico de Levene (R Core Team, 2020).

Las variables cuantitativas se analizaron a través de un ANDEVA para un diseño en bloques al azar en parcelas subdivididas, a través de modelos lineales generalizados, acompañado de la prueba de comparación de medias de Tukey ($p<0,05$). Para aquellas variables que no se presentaron diferencias estadísticas entre las interacciones de tres y dos factores, se analizó el efecto de los factores principales por separado.

Resultados

En la interacción entre los tres factores de evaluación (nivel de riego* momento* cultivar), se presentaron diferencias significativas en la temperatura de la hoja (Tleaf) con $\text{Pr}(>F)$ 2,87e-05, la conductancia estomática (gs) con $\text{Pr}(>F)$ 2,33e-08, la transpiración (E) con $\text{Pr}(>F)$ 0,0010 y la eficiencia fotosintética Fv/Fm con $\text{Pr}(>F)$ 0,001398.

Fue posible evidenciar que entre los días 9 y 12 DDT, se presentaron las temperaturas ambiente más altas durante la evaluación. Para Tleaf los mayores valores se dieron en el día 9 (DDT) en plantas con riego, donde Ratona Morada alcanzó 33,93 °C y Mambra 32,98 °C; mientras que para plantas sin riego el mayor valor fue para Morasurco con 32,97 °C. Los menores valores de Tleaf se dieron el día 15 (DDT), para Morasurco con riego y Ratona Morada sin riego con 22,51 °C y 22,62 °C, respectivamente. Además, se identificó que las plantas bajo estrés homogenizaron el comportamiento de la Tleaf, caso contrario a lo sucedido en plantas con riego, donde el comportamiento varió entre cultivares (Figura 3).

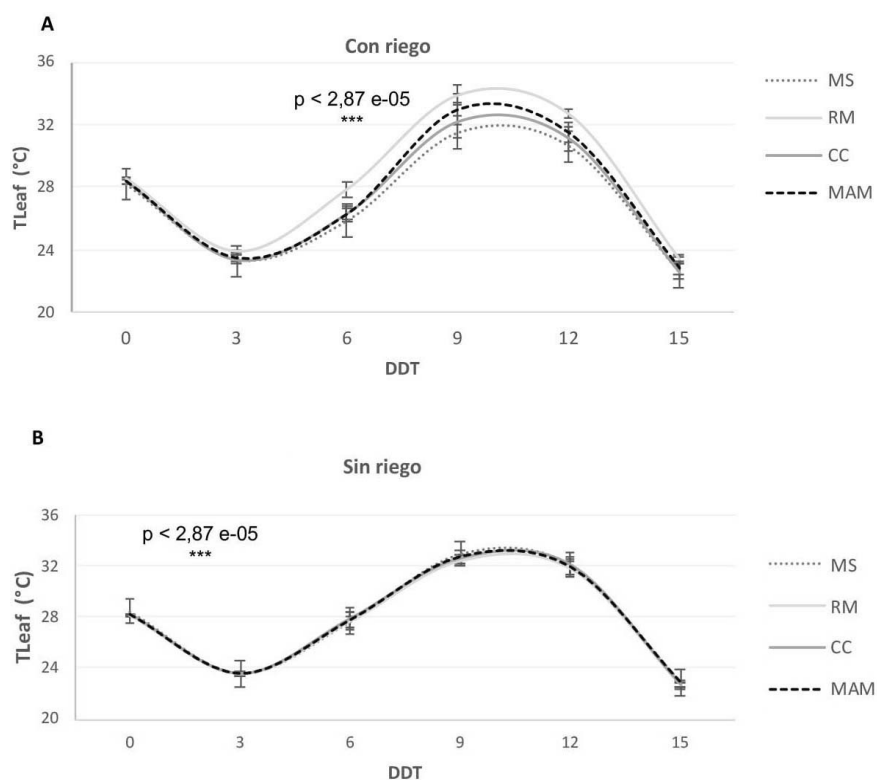


Figura 3. Comportamiento de la temperatura de la hoja (Tleaf) en tratamientos con riego (A) y sin riego (B), en plantas de cuatro cultivares de papa *Solanum phureja*, en invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significancia: 0 '***' 0,001 '**' 0,01 '*' 0,05.

Figure 3. Leaf temperature (Tleaf) behavior in irrigated (A) and non-irrigated (B) treatments in plants of four *Solanum phureja* potato cultivars, in greenhouse at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significance: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05.

La conductancia estomática (gs) presentó comportamiento diferencial entre las plantas con y sin riego y entre los cultivares en plantas, se evidenció, a modo general, como en plantas con riego el comportamiento varió según el momento de evaluación y, relacionado con las condiciones ambientales, como la temperatura, en plantas sin riego hizo que se presentara un descenso gradual de la gs a medida que aumentaba la severidad del déficit hídrico.

Las gs más altas se presentaron para Criolla Colombia en los días 15 y 6 (DDT) en plantas con riego con 0,416 y 0,414 mol H₂O m⁻² s⁻¹, respectivamente. Los menores valores se presentaron en plantas sin riego para Morasurco en el día 12 y 9 (DDT) con 0,013 y 0,017 mol H₂O m⁻² s⁻¹, respectivamente, seguidas de Criolla Colombia con 0,020 mol H₂O m⁻² s⁻¹ y Mambra con 0,021 mol H₂O m⁻² s⁻¹, el día 12 (DDT). Fue posible observar que Ratona Morada en plantas sin riego fue el que menos redujo la gs en los días 6 y 9 (DDT) y como en el día 15 (DDT), en el periodo de rehidratación se presentó una recuperación de la gs (Figura 4).

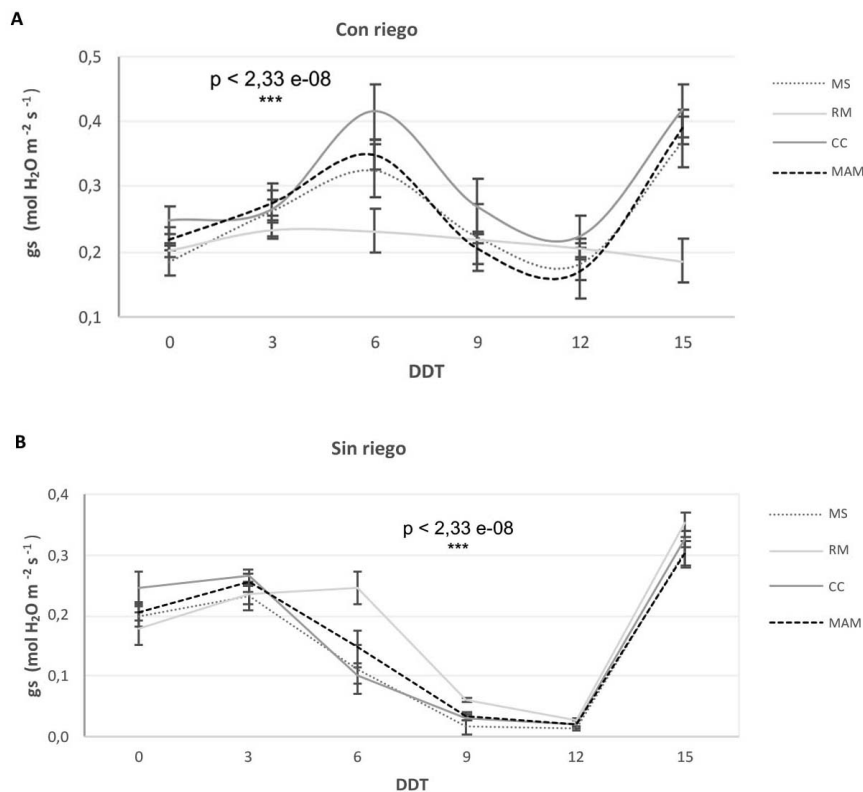


Figura 4. Conductancia estomática (gs) en plantas de cuatro cultivares de papa *Solanum phureja*, expuestas a tratamientos con riego (A) y sin riego o déficit hídrico (B), bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significancia: 0 **** 0,001 *** 0,01 * 0,05.

Figure 4. Stomatal conductance (gs) in plants of four *Solanum phureja* potato cultivars exposed to irrigated (A) and non-irrigated or water deficit (B), treatments in a greenhouse at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significance: 0 **** 0.001 *** 0.01 * 0.05.

En cuanto a la tasa de transpiración (E), el comportamiento fue similar a la gs, donde en plantas con riego la respuesta varió según el cultivar y las condiciones ambientales presentes en el momento de la evaluación. En cuanto a las plantas sin riego, se presentó un descenso gradual de la E a medida que descendió la humedad del suelo.

Los mayores registros de E se presentaron el día 9 y 12 (ddt), para Ratona Morada en plantas con riego, con 5,50 y 5,48 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, respectivamente, seguidos de Criolla Colombia el día 9 (ddt) con 5,31 mmol H₂O m⁻² s⁻¹. Las menores (E) se presentaron en plantas sin riego el día 12 y 9 (ddt) para Morasurco con 0,29 y 0,57 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, respectivamente, y el día 12 (ddt) para Criolla Colombia con 0,71 mmol H₂O m⁻² s⁻¹ (Figura 5). Además, se evidencia como Ratona Morada fue el cultivar que sostuvo E más altas bajo condiciones de déficit hídrico.

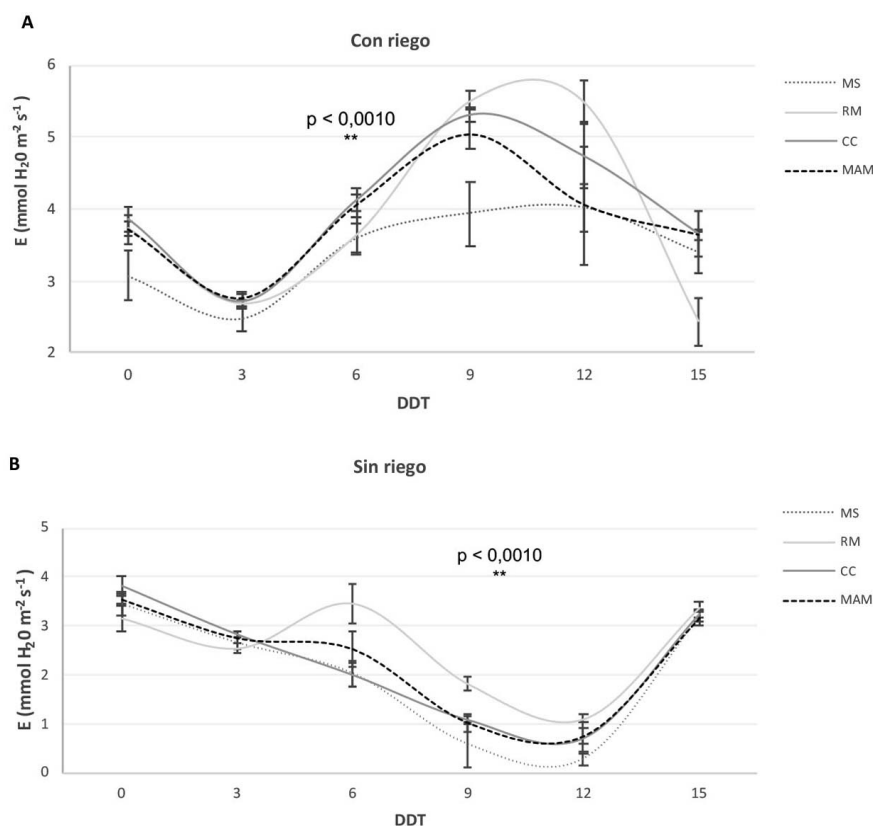


Figura 5. Tasas de transpiración (E) en plantas de cuatro cultivares de papa *Solanum phureja*, expuestas a tratamientos con riego (A) y sin riego o déficit hídrico (B), bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significancia: 0 **** 0,001 *** 0,01 ** 0,05.

Figure 5. Transpiration rates in plants of four *Solanum phureja* potato cultivars exposed to irrigated (A) and non-irrigated or water deficit (B) treatments in a greenhouse at the Obonuco Research Center of the Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significance: 0 **** 0.001 *** 0.01 ** 0.05.

La eficiencia fotosintética (Fv/Fm) más alta se presentó al inicio del estudio para Morasurco, tanto en plantas con y sin riego con 0,825 Fv/Fm, seguidos de Ratona Morada en plantas sin riego con 0,823 Fv/Fm. Los menores valores se presentaron el día 9 (DDT) para Morasurco sin riego con 0,746 Fv/Fm, seguidos de Criolla Colombia en

plantas con y sin riego con 0,752 y 0,753 Fv/Fm, respectivamente (Figura 6). Además, se evidencia como en el día 12 (DDT) de evaluación en plantas sin riego se evidencian menores valores respecto al control.

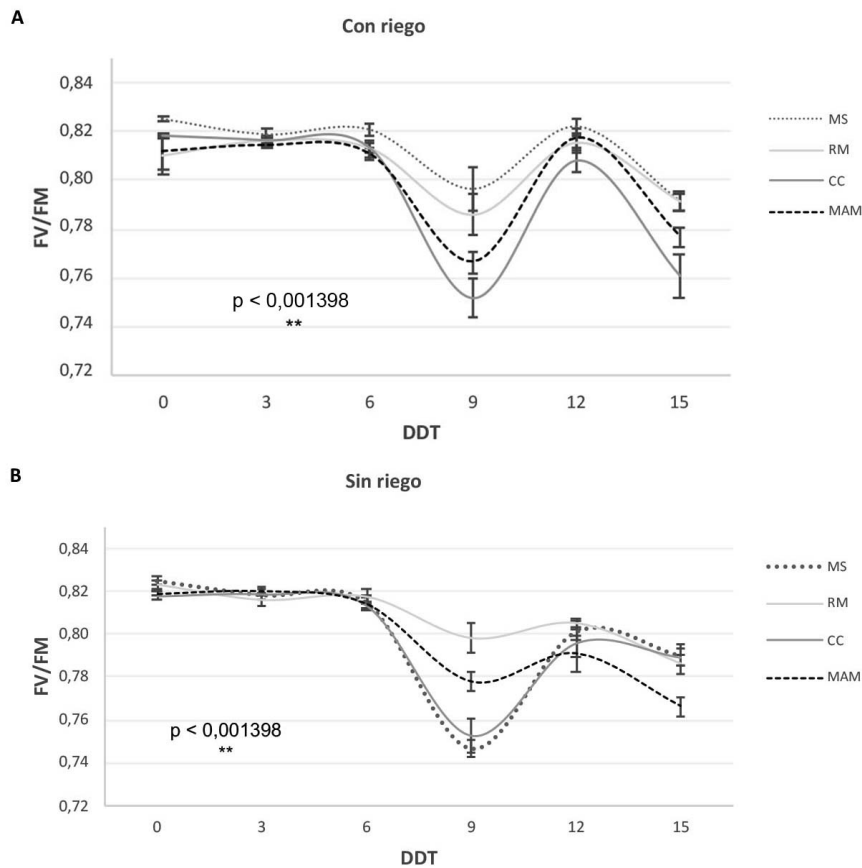


Figura 6. Eficiencia fotosintética Fv/Fm en plantas de cuatro cultivares de papa *Solanum phureja* expuestas a tratamientos con riego (A) y déficit hídrico (B), bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significancia: 0 ‘****’ 0,001 ‘***’ 0,01 ‘*’ 0,05.

Figure 6. Photosynthetic efficiency Fv/Fm in plants of four *Solanum phureja* potato cultivars exposed to irrigated (A) and non-irrigated or water deficit (B), treatments in a greenhouse conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Significance: 0 ‘****’ 0.001 ‘***’ 0.01 ‘*’ 0.05.

En cuanto a las interacciones de dos factores, en la interacción entre el momento de evaluación y el nivel de riego se obtuvieron diferencias estadísticas altamente significativas para variables como A, gs, E, con $Pr(>F) < 2e-16$, WUEI con $Pr(>F) 0,000183$, Ci con $Pr(>F) 0,000143$ y Tleaf con $Pr(>F) 8,66e-15$. Para la variable A, el mayor valor fue $15,2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a los 0 y 15 DDT para plantas con riego y el menor valor fue para plantas sin riego con $3,7$ y $2,3 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ a los 9 y 12 DDT, respectivamente.

Se evidenció una disminución progresiva para A, gs y E a medida que aumentó el déficit hídrico. Se conformaron tres grupos en el comportamiento respecto a los momentos de evaluación, entre los 0 y 3 DDT, al día

6 DDT y entre los días 9 y 12 DDT, con diferencias estadísticas entre ellos. Además, se evidenció que en las plantas con riego en los días de alta temperatura (32,6 y 31,5 °C), los valores de intercambio gaseoso fluctuaron respecto a los momentos con temperaturas más bajas (Cuadro 3).

Cuadro 3. Comportamiento de las variables de intercambio gaseoso en plantas de papa (*Solanum phureja*), para la interacción entre el momento de evaluación y el nivel de riego, bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Table 3. Behavior of gas exchange variables in potato plants (*Solanum phureja*), for the interaction between evaluation time and irrigation level under greenhouse conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

	Ddt	A ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)	gs ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)	E ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)	WUEI ($\mu\text{molCO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$)	Ci (vpm)	Tleaf (°C)
Con riego	0	15,2 ab	0,21 bc	3,4 bc	78,5 b	205,7 d	28,4 d
	3	12,5 d	0,20 bc	2,6 d	52,2 bc	261,1 a	23,5 g
	6	14,9 abc	0,33 a	3,8 b	49,8 bc	240,7 abcd	26,6 f
	9	13,6 abcd	0,23 bc	4,9 a	67,2 bc	217,1 cd	32,6 a
	12	12,9 bcd	0,19 cd	4,6 a	72,6 bc	209,5 cde	31,5 c
	15	15,2 a	0,34 a	3,3 c	54,1 bc	246,4 abc	22,8 h
Sin riego	0	14,2 abcd	0,21 bc	3,5 bc	73,6 bc	230,3 abcd	28,2 d
	3	12,7 cd	0,25 bc	2,7 d	54,7 bc	255,3 ab	23,5 g
	6	9,7 e	0,15 d	2,5 d	75,1 bc	217,7 bcd	27,7 e
	9	3,7 f	0,035 e	1,1 e	106,1 a	175,1 e	32,6 a
	12	2,3 f	0,02 e	0,7 e	107,3 a	176,4 e	31,9 b
	15	14,7 abc	0,32 a	3,3 c	46,7 c	257,6 a	22,7 h
Nivel de significancia		***	***	***	***	***	***

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0,01$). Códigos de significancia: 0 **** 0,001 *** 0,01 ** 0,05. / Means with the same letter were not significantly different ($p < 0,01$). Significance codes: 0 **** 0.001 *** 0.01 ** 0.05.

Para el uso eficiente intrínseco del agua (WUEI), los valores más altos fueron en plantas sin riego con 106,1 y 107,3 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ a los 9 y 12 DDT y los más bajos al día 15 DDT en plantas sin riego en periodo de recuperación con 46,7 $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$. En cuanto al Ci, los valores más altos fueron en el día 15 DDT en recuperación de plantas que estuvieron sin riego con 257,6 vpm y los menores el día 9 y 12 DDT en plantas sin riego con 175 y 176 vpm, respectivamente (Cuadro 3).

Para la interacción entre el cultivar y el nivel de riego las variables que presentaron significancia fueron gs con $\text{Pr}(>F) < 2,42\text{e-}08$, Tleaf con $\text{Pr}(>F) < 2\text{e-}16$, Chl con $\text{Pr}(>F) 0,01621$ y Fv/Fm con $\text{Pr}(>F) 0,005566$. Los valores promedio más altos en la gs se dieron en plantas con riego para Criolla Colombia con 0,31 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la menor para Morasurco en plantas sin riego (0,14 $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Además, se observó que Ratona Morada no presentó diferencias estadísticas entre sus valores promedio en plantas con y sin riego. La Tleaf fue mayor para Ratona Morada en plantas con riego (28,38 °C) y menor para Criolla Colombia en plantas con riego (27,35 °C). Mambera fue el único cultivar que no presentó diferencias significativas entre plantas con y sin riego.

En cuanto a la clorofila (Chl), la mayor concentración fue para Criolla Colombia sin riego con 479,35 mg m⁻² y la menor concentración para Mambra con riego con 424,53 mg m⁻². Se observó como para Morasurco las concentraciones de Chl no variaron estadísticamente entre plantas con y sin riego y fue superior respecto a los demás cultivares en plantas con riego. En cuanto a la Fv/Fm, el mayor valor fue para Morasurco en plantas con riego con 0,812 Fv/Fm y la menor eficiencia para Criolla Colombia con riego con 0,794 Fv/Fm. Se observó que Morasurco fue el único cultivar que presentó diferencias significativas entre las plantas con y sin riego (Cuadro 4).

Cuadro 4. Comportamiento de variables en plantas de papa (*Solanum phureja*) por efecto la interacción entre el cultivar y el nivel de riego, bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Table 4. Behavior of variables in potato plants (*Solanum phureja*) due to the interaction between cultivar and irrigation level under greenhouse conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Nivel de riego	Cultivar	gs (mol H ₂ O/m ² /s)	Tleaf (°C)	Chl (mg m ⁻²)	Fv/Fm
Con riego	CC	0,31 a	27,35 d	450,35 b	0,794 c
	MAM	0,27 ab	27,61 cd	424,53 bc	0,799 bc
	RM	0,21 c	28,38 a	451,94 b	0,805 abc
	MS	0,26 b	26,99 e	477,35 a	0,812 a
Sin riego	CC	0,16 d	27,80 bc	479,35 a	0,797 bc
	MAM	0,16 d	27,75 bc	459,37 ab	0,798 bc
	RM	0,18 cd	27,69 bc	474,14 a	0,807ab
	MS	0,14 d	27,94 b	470,18 a	0,799 bc
Nivel de significancia		***	***	*	**

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (p<0,01). Códigos de significancia: 0 '****' 0,001 '***' 0,01 '**' 0,05. / Means with the same letter were not significantly different (p<0.01). Significance codes: 0 '****' 0.001 '***' 0.01 '**' 0.05.

Para el nivel de riego en el comportamiento de la Chl se obtuvo Pr (>F) 0,0000969, los mayores valores se presentaron para las plantas expuestas a déficit hídrico con 470,76 mg m⁻². En cuanto a la Tleaf con Pr (>F) 0,0000166, fue mayor para las plantas sin riego con 27,80 °C. Ci con Pr (>F) 0,015551 mostró los valores más altos en plantas control 230,09 vpm, y para el WUEI con Pr (>F) 0,000104 fue para plantas sin riego con 77,17 μmol CO₂/mol H₂O. Variables como la A, gs y E con Pr (>F) < 2e-16, los valores más altos siempre fueron para plantas con riego (Cuadro 5).

Para el efecto simple del cultivar, se evidenció como la A (Pr(>F) 0,08704) no presentó diferencias entre los cultivares con un promedio de 11,74 μmol CO₂ m⁻² s⁻¹. En cuanto a la gs (Pr(>F) 0,000192), los mayores valores fueron para Criolla Colombia con 0,23 mol H₂O m⁻² s⁻¹. Las variables E (Pr(>F) 1,27e-07), Tleaf (Pr(>F) 3,28e-15) y Fv/Fm (Pr(>F) 2,88e-05), mostraron los valores más altos en Ratona Morada, con 3,24 mmol H₂O m⁻² s⁻¹, 28,03 °C y 0,806 Fv/Fm. Por último, la concentración de Chl (Pr(>F) 9,68e-05) más alta fue para Morasurco con 473,76 mg m⁻² (Cuadro 6).

Cuadro 5. Comportamiento de las variables fisiológicas para el efecto simple del nivel de riego en plantas de papa (*Solanum phureja*), bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Table 5. Behavior of physiological variables for the simple effect of irrigation level in potato plants (*Solanum phureja*) under greenhouse conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Variables	Nivel de riego		Nivel de significancia
	Con riego	Sin riego	
A ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)	14,05 a	9,42 b	***
gs ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)	0,26 a	0,16 b	***
E ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}^1$)	3,81 a	2,29 b	***
WUEI $\mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$	62,41 b	77,17 a	***
Ci (vpm)	230,09 a	218,72 b	*
Tleaf ($^{\circ}\text{C}$)	27,58 b	27,80 a	***
Chl (mg m^{-2})	451,04 b	470,76 a	***

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0,01$). Códigos de significancia: 0 '***' 0,001 '***' 0,01 '*' 0,05. / Means with the same letter were not significantly different ($p < 0,01$). Significance codes: 0 '***' 0.001 '***' 0.01 '*' 0.05.

Cuadro 6. Comportamiento de las variables fisiológicas para el efecto simple del cultivar en plantas de papa (*Solanum phureja*), bajo invernadero, en el Centro de Investigación Obonuco, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Table 6. Behavior of physiological variables for the simple effect of cultivar on potato plants (*Solanum phureja*) under greenhouse conditions at the Obonuco Research Center, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Pasto, Nariño, Colombia. 2019-2020.

Cultivar	A ($\mu\text{mol CO}_2/\text{m}^2/\text{s}$)	gs ($\text{mol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)	E ($\text{mmol H}_2\text{O}/\text{m}^2/\text{s}$)	Tleaf ($^{\circ}\text{C}$)	Chl (mg m^{-2})	Fvfm
CC	12,14 a	0,23 a	3,17 a	27,57 bc	464,85 a	0,796 b
MAM	11,92 a	0,21 ab	3,08 a	27,68 b	441,95 b	0,798 b
MS	11,18 a	0,20 b	2,72 b	27,46 c	473,76 a	0,805 a
RM	11,70 a	0,19 b	3,24 a	28,03a	463,04 a	0,806 a
Promedio	11,74	0,21	3,05	27,69	460,9	0,8
Nivel de significancia		***	***	***	***	***

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes ($p < 0,01$). Códigos de significancia: 0 '***' 0,001 '***' 0,01 '*' 0,05. / Means with the same letter were not significantly different ($p < 0,01$). Significance codes: 0 '***' 0.001 '***' 0.01 '*' 0.05.

Discusión

El estrés por déficit hídrico afectó el comportamiento de los diferentes grupos de variables evaluados, y activaron una cadena de efectos y respuestas graduales por parte de las plantas, que dependieron, de la intensidad y duración del estrés, el genotipo y covariables como la temperatura. El cierre estomático (g_s) jugó un papel principal como estrategia para evitar la pérdida de agua en el presente estudio, como lo reportado para cultivos de trigo, algodón y caña azucarera (Da Graça et al., 2010; Pallas et al., 1967; Siddique et al., 2000). Además, los valores obtenidos de g_s concuerdan con estudios similares, donde los valores más bajos fueron por debajo de $0,074 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Ariza Acevedo, 2017; Rodríguez Pérez, 2015).

El cierre estomático causó la disminución gradual de la A y E, además del incremento en la temperatura foliar y el WUEI. Varios autores han reportado como la g_s y la conductancia del mesófilo son unas de las principales limitaciones de la fotosíntesis bajo estrés hídrico (Ierna & Mauromicale, 2006; Liu et al., 2006; Tourneux et al. 2003). El aumento en la WUEI se debió a la efectividad de los estomas en maximizar la fotosíntesis y reducir la pérdida de agua, por lo cual se configura como una estrategia de adaptación. También se evidencia la acción refrescante de la E para la hoja, la cual al disminuir, aumentó la temperatura foliar, lo que puede traer efectos secundarios al déficit hídrico (Ahmadi et al., 2010).

La disminución del C_i fue más lenta a la g_s , solo se evidenció cuando el estrés fue severo. La concentración de C_i es reguladora de la apertura de los estomas, a bajas concentraciones los estomas se abren independiente de los demás factores ambientales, a excepción de situaciones de estrés hídrico severo, comportamiento evidenciado en este estudio. Al inicio del estrés el cierre estomático se correlacionó con la reducción de la tasa de fotosíntesis, pero no fue la única causa de esta disminución, porque la concentración del C_i en las hojas no se vio afectada, lo que evidencia la presencia de otros factores inhibidores de la fotosíntesis diferentes a los estomáticos (Schapendonk et al., 1989).

Se pudo observar que según el nivel de estrés la respuesta de la planta fue gradual, y se activaron mecanismos e interacciones entre los diferentes grupos de variables, lo que permitió identificar diferentes momentos de respuesta durante el periodo de estudio: cuando no se presentó estrés (capacidad de campo-20 % θ), estrés moderado (20 -15 % θ) y estrés severo (15 - 10 % θ). Valores similares fueron reportados para A (Díaz Valencia 2016). Los parámetros de intercambio gaseoso son sensibles a cambios presentados durante el día y se consideran variables de respuesta rápida, y son de utilidad en la identificación rápida del estrés y para la planificación de momentos de riego (Ramírez et al., 2014; 2015; Rolando et al., 2015).

La definición de programas de riego a partir de mediciones de contenido de agua del suelo son los más utilizados. Sin embargo, un grupo de autores han sugerido el uso de variables fisiológicas sobre el estado hídrico de la planta para una definición más exacta del momento óptimo de aplicación de riego (Medici et al., 2014). En estudios similares postularon que este rasgo es el indicador más apropiado de la intensidad del estrés hídrico. Así, se han propuesto valores de g_s entre 0,1 y $0,15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, como umbral óptimo para regar el cultivo de papa (Flexas et al., 2004).

Fue posible evidenciar la eficiente recuperación de las plantas al rehidratarse, diferentes autores han reportado esta capacidad que presenta este cultivo (Ramírez et al., 2016). Otros autores plantean que g_s por debajo de $0,05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en papa, representa un umbral fisiológico que de superarse durante etapas sensibles, no se producirá una recuperación total, lo que conllevará a una reducción del rendimiento (Flexas et al., 2004; 2008). En el presente estudio, en estrés severo, las g_s fueron menores a las asociadas como umbral, sin presentar daños profundos en el funcionamiento fotosintético al rehidratarse, pero sin evaluar las repercusiones en rendimiento de tubérculo, lo cual es una asignatura pendiente para definir umbrales fisiológicos en este tipo de cultivares.

En cuanto al efecto de los cultivares en la evaluación, de manera general, se encontró diferencias en sus respuestas fisiológicas; Criolla Colombia tendió a ser superior en sus parámetros fisiológicos respecto a los demás

cultivares sin estrés, pero bajo condiciones de estrés el comportamiento entre los cultivares fue similar, incluso Ratona Morada tardó más en el cierre de estomas. El cierre estomático rápido, puede estar ligado a los cultivares tolerantes; sin embargo, se deben evaluar de forma integral estas variables para definir la tolerancia, puesto que un cultivar que tiene la capacidad de mantener las g_s o tasa de fotosíntesis más altas bajo déficit hídrico, también puede ser tolerante (Obidiegwu et al., 2015).

La concentración de clorofila también evidenció diferentes respuestas ligadas al genotipo, por ejemplo, la reducción en la concentración en Morasurco puede estar relacionada con la producción del oxígeno singlete y el incremento de enzimas clorofilasa bajo estrés (Eckardt, 2009). En la variedad Criolla Colombia el aumento de la concentración puede ser interpretado como un mecanismo de protección del sistema fotosintético; la disminución de la turgencia celular y, por consiguiente, la reducción del área foliar pueden explicar el aumento en la concentración de clorofila bajo estrés por déficit hídrico (Fanizza et al., 1991). De igual manera, se ha reportado un aumento del verdor por déficit hídrico en papa y en *Bouteloua gracilis* (García-Valenzuela et al., 2005; Ramírez et al., 2014; Yactayo et al., 2013).

En las primeras fases de estrés la concentración de clorofila y F_v/F_m no fueron afectadas, pero al aumentar la intensidad del estrés se presentó una variación en los valores de estas variables, al igual como se mencionó con la concentración de C_i . En otro estudio se concluyó que un 62 % de agua aprovechable en el perfil del suelo, causó disminución de la g_s , por el contrario, no se afectó la actividad del PSII, ni el equilibrio entre el quenching no-fotoquímico (NPQ) y el fotoquímico (qP) (Jefferies, 1994). Estas variables son de respuesta intermedia a lenta y pueden ser útiles para la selección de genotipos e implementación de programas de mejora genética para la adaptación al cambio climático.

La mayoría de los experimentos no distinguen entre estrés hídrico y estrés térmico. Estos factores están correlacionados de forma positiva. En el presente estudio se observó una reducción en las g_s , A y E, a excepción de Ratona Morada, la cual presentó un aumento en la tasa de transpiración bajo condiciones de alta temperatura en las plantas que no se sometieron a estrés; resultados similares observaron distintos autores (Morales et al., 2006; Paul et al., 2017). De igual manera, la F_v/F_m presentó una caída en sus valores por alta temperatura en plantas control; otros estudios obtuvieron comportamientos similares en (F_v/F_m), con valores de 0,53 al exponerlas solo a déficit hídrico y con 0,49 a déficit hídrico y altas temperaturas (Havaux, 1993).

Conclusiones

La disminución de los valores de intercambio gaseoso se dio de manera progresiva con la reducción gradual de la humedad del suelo, dándose tres niveles de respuesta, estrés leve, moderado y severo. El cierre estomático como una respuesta de aclimatación resultó útil para detectar estrés temprano en las plantas. Esto podría, luego en otros estudios, definir calendarios de riego y/o épocas de siembra según el ambiente.

El comportamiento de variables como C_i , clorofila y f_v/f_m , variaron después de la disminución del intercambio gaseoso, lo que da indicios de una cadena de respuestas a nivel fisiológico que aumentan su complejidad según crece la intensidad y duración del estrés, lo cual puede ser objeto de estudio para propuestas de futuras investigaciones.

La respuesta de la papa varió entre sus cultivares, por lo cual resulta de gran importancia profundizar en estudios donde se evalúe de manera conjunta las variables mencionadas en este estudio, con variables referentes al crecimiento y rendimiento para determinar la tolerancia y susceptibilidad.

Agradecimientos

Los autores agradecen en especial a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA) y al macroproyecto denominado “Mejoramiento tecnológico productivo del sistema papa en el departamento de Nariño”, ejecutado por la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (AGROSAVIA), financiado por fondos de regalías del departamento de Nariño, Colombia.

Referencias

- Ahmadi, S. H., Andersen, M. N., Plauborg, F., Poulsen, R. T., Jensen, C. R., Sepaskhah, A. R., & Hansen, S. (2010). Effects of irrigation strategies and soils on field-grown potatoes: Gas exchange and xylem [ABA]. *Agricultural Water Management*, 97(10), 1486–1494. <https://doi.org/10.1016/J.AGWAT.2010.05.002>
- Ariza Acevedo, W. A. (2017). *Respuestas fisiológicas, bioquímicas y rendimiento en tres variedades de papa criolla (Solanum tuberosum grupo Phureja) en déficit hídrico* [Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio institucional Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/62084>
- Bae, H., & Sicher, R. (2004). Changes of soluble protein expression and leaf metabolite levels in *Arabidopsis thaliana* grown in elevated atmospheric carbon dioxide. *Field Crops Research*, 90(1), 61–73. <https://doi.org/10.1016/J.FCR.2004.07.005>
- Casierra-Posada, F. (2011). Fotoinhibición: Respuesta fisiológica de los vegetales al estrés por exceso de luz. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 1(1), 114–123. <https://doi.org/10.17584/RCCH.2007VII1.1150>
- Chaves-Barrantes, N. F., & Gutiérrez-Soto, M. V. (2017). Respuestas al estrés por calor en los cultivos. I. aspectos moleculares, bioquímicos y fisiológicos. *Agronomía Mesoamericana*, 28(1), 237–253. <https://doi.org/10.15517/AM.V28I1.21903>
- Coleman, W. K. (2008). Evaluation of wild *Solanum* species for drought resistance: 1. *Solanum gandavillanum* Cardenas. *Environmental and Experimental Botany*, 62(3), 221–230. <https://doi.org/10.1016/J.ENVPBOT.2007.08.007>
- da Graça, J. P., Rodrigues, F. A., Bouças Farias, J. R., Neves de Oliveira, M. C., Hoffmann-Campo, C. B., & Zingaretti, S. M. (2010). Physiological parameters in sugarcane cultivars submitted to water deficit. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 22(3), 189–197. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202010000300006>
- Deeba, F., Pandey, A. K., Ranjan, S., Mishra, A., Singh, R., Sharma, Y. K., Shirke, P. A., & Pandey, V. (2012). Physiological and proteomic responses of cotton (*Gossypium herbaceum* L.) to drought stress. *Plant Physiology and Biochemistry*, 53, 6–18. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2012.01.002>
- Díaz Valencia, P. A. (2016). *Evaluación de la tolerancia al estrés hídrico en genotipos de papa criolla (Solanum phureja Juz et Buk)* [Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio institucional Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/55602>
- Eckardt, N. A. (2009). A new chlorophyll degradation pathway. *The Plant Cell*, 21(3), 700. <https://doi.org/10.1105/TPC.109.210313>
- Fanizza, G., Della Gatta, C., & Bagnulo, C. (1991). A non-destructive determination of leaf chlorophyll in *Vitis vinifera*. *Annals of Applied Biology*, 119(1), 203–205. <https://doi.org/10.1111/J.1744-7348.1991.TB04858.X>
- Fernández, R. J. (2010). Control versus realismo en estudios ecofisiológicos: opciones de diseño y procedimientos en experimentos de sequía. En M. E. Fernández, & J. E. Gyenge (Eds.), *Técnicas de medición en ecofisiología vegetal, conceptos y procedimientos* (pp. 11–22). Ediciones INTA.

- Flexas, J., Ribas-Carbó, M., Diaz-Espejo, A., Galmés, J., & Medrano, H. (2008). Mesophyll conductance to CO₂: Current knowledge and future prospects. *Plant, Cell and Environment*, 31(5), 602–621. <https://doi.org/10.1111/J.1365-3040.2007.01757.X>
- Flexas, J., Bota, J., Loreto, F., Cornic, G., & Sharkey, T. D. (2004). Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology*, 6(3), 269–279. <https://doi.org/10.1055/S-2004-820867>
- García-Valenzuela, X., García-Moya, E., Rascón-Cruz, Q., Herrera-Estrella, L., & Aguado-Santacruz, G. A. (2005). Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyll cells. *Journal of Plant Physiology*, 162(6), 650–661. <https://doi.org/10.1016/J.JPLPH.2004.09.015>
- Ghobadi, M., Taherabadi, S., Ghobadi, M.-E., Mohammadi, G.-R., & Jalali-Honarmand, S. (2013). Antioxidant capacity, photosynthetic characteristics and water relations of sunflower (*Helianthus annuus* L.) cultivars in response to drought stress. *Industrial Crops and Products*, 50, 29–38. <https://doi.org/10.1016/J.INDCROP.2013.07.009>
- Havaux, M. (1993). Characterization of thermal damage to the photosynthetic electron transport system in potato leaves. *Plant Science*, 94(1–2), 19–33. [https://doi.org/10.1016/0168-9452\(93\)90003-I](https://doi.org/10.1016/0168-9452(93)90003-I)
- Hitz, S., & Smith, J. (2004). Estimating global impacts from climate change. *Global Environmental Change*, 14(3), 201–218. <https://doi.org/10.1016/J.GLOENVCHA.2004.04.010>
- Hijmans, R. J. (2003). The effect of climate change on global potato production. *American Journal of Potato Research*, 80(4), 271–279. <https://doi.org/10.1007/BF02855363>
- Hernandez, C., Villagra, P., & Antunez, A. (2016). Relación suelo-agua-plantas y evaluaciones de estrés hídrico en papas. En M. T. Pino (Ed.), *Estrés hídrico y térmico en papas, avances y protocolos* (pp. 86 – 105). Instituto de Investigaciones Agropecuarias.
- Ierna, A., & Mauromicale, G. (2006). Physiological and growth response to moderate water deficit of off-season potatoes in a Mediterranean environment. *Agricultural Water Management*, 82(1–2), 193–209. <https://doi.org/10.1016/J.AGWAT.2005.05.005>
- Jefferies, R. A. (1994). Drought and chlorophyll fluorescence in field-grown potato (*Solanum tuberosum*). *Physiologia Plantarum*, 90(1), 93–97. <https://doi.org/10.1111/J.1399-3054.1994.TB02197.X>
- Lahlou, O., Ouattar, S., & Ledent, J.-F. (2003). The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie*, 23(3), 257–268. <https://doi.org/10.1051/AGRO:2002089>
- Liu, F., Jensen, C. R., Shahanzari, A., Andersen, M. N., & Jacobsen, S. E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, 168(3), 831–836. <https://doi.org/10.1016/J.PLANTSCI.2004.10.016>
- Liu, F., Shahnazari, A., Andersen, M. N., Jacobsen, S. E., & Jensen, C. R. (2006). Effects of deficit irrigation (DI) and partial root drying (PRD) on gas exchange, biomass partitioning, and water use efficiency in potato. *Scientia Horticulturae*, 109(2), 113–117. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2006.04.004>
- Lim, C. W., Baek, W., Jung, J., Kim, J.-H., & Lee, S. C. (2015). Function of ABA in stomatal defense against biotic and drought stresses. *International Journal of Molecular Sciences*, 16(7), 15251–15270. <https://doi.org/10.3390/IJMS160715251>
- Mane, S. P., Vasquez Robinet, C., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., Nomberto, G., Alvarado, C., Solis, C., Avila Bolivar, L., Blas, R., Ortega, O., Solis, J., Panta, A., Rivera, C., Samolski, I., Carbajulca, D. H., Bonierbale, M.,

- ... Grene, R. (2008). Molecular and physiological adaptation to prolonged drought stress in the leaves of two Andean potato genotypes. *Functional Plant Biology*, 35(8), 669–688. <https://doi.org/10.1071/FP07293>
- Medici, L. O., Reinertb, F., Carvalho, D. F., Kozak, M., & Azevedo, R. A. (2014). ¿Qué hay de mantener las plantas bien regadas? *Botánica Ambiental y Experimental*, 99(1), 38–42. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2013.10.019>
- Medrano, H., Bota, J., Cifre, J., Flexas, J., Ribas-Carbó, M., & Gulías, J. (2007). Eficiencia en el uso del agua por las plantas. *Investigaciones Geográficas*, 43, 63–84. <https://doi.org/10.14198/INGEO2007.43.04>
- Morales, C., Rodríguez, D., Dell'amico, J. A., Torrecillas, A., & Sánchez-Blanco, M. de J. (2006). Efecto de altas temperaturas en algunas variables del crecimiento y el intercambio gaseoso en plantas de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill. CV. Amalia). *Cultivos Tropicales*, 27(1), 45–48. <https://ediciones.inca.edu.cu/index.php/ediciones/article/view/399/pdf>
- Noctor, G., Mhamdi, A., & Foyer, C. H. (2014). The roles of reactive oxygen metabolism in drought: Not so cut and dried. *Plant Physiology*, 164(4), 1636–1648. <https://doi.org/10.1104/pp.113.233478>
- Obidiegwu, J. E., Bryan, G. J., Jones, H. G., & Prashar, A. (2015). Coping with drought: Stress and adaptive responses in potato and perspectives for improvement. *Frontiers in Plant Science*, 6, Article 542. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00542>
- Pallas, J. E., Michel, B. E., & Harris, D. G. (1967). Photosynthesis, transpiration, leaf temperature, and stomatal activity of cotton plants under varying water potentials. *Plant Physiology*, 42(1), 76–88. <https://doi.org/10.1104/PP.42.1.76>
- Parent, B., Hachez, C., Redondo, E., Simonneau, T., Chaumont, F., & Tardieu, F. (2009). Drought and abscisic acid effects on aquaporin content translate into changes in hydraulic conductivity and leaf growth rate: A trans-scale approach. *Plant Physiology*, 149(4), 2000–2012. <https://doi.org/10.1104/PP.108.130682>
- Paul, S., Kumar Das, M., Baishya, P., Ramteke, A., Farooq, M., Baroowa, B., Sunkar, R., & Gogoi, N. (2017). Effect of high temperature on yield associated parameters and vascular bundle development in five potato cultivars. *Scientia Horticulturae*, 225, 134–140. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2017.06.061>
- Pino, M. T. (Ed.). (2016). *Estrés hídrico y térmico en papas avances y protocolos* (Boletín INIA No. 331). Instituto de Investigaciones Agropecuarias. <https://hdl.handle.net/20.500.14001/6486>
- R Core Team. (2020). *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing. <https://www.R-project.org/>
- Ramírez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Is discrimination of ¹³C in potato leaflets and tubers an appropriate trait to describe genotype responses to restrictive and well-watered conditions? *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201(6), 410–418. <https://doi.org/10.1111/JAC.12119>
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Gutiérrez, R., Mares, V., De Mendiburu, F., Posadas, A., & Quiroz, R. (2014). Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Scientia Horticulturae*, 168, 202–209. <https://doi.org/10.1016/J.SCIENTA.2014.01.036>
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Rens, L. R., Rolando, J. L., Palacios, S., De Mendiburu, F., Mares, V., Barreda, C., Loayza, H., Monneveux, P., Zotarelli, L., Khan, A., & Quiroz, R. (2016). Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis recovery as key indicators in potato. *Agricultural Water Management*, 177, 369–378. <https://doi.org/10.1016/J.AGWAT.2016.08.028>

- Rodríguez Pérez, L. (2015). *Caracterización de la respuesta fisiológica de tres variedades de papa (Solanum tuberosum L.) bajo condiciones de estrés por déficit hídrico* [Tesis de Maestría, Universidad Nacional de Colombia]. Repositorio institucional Universidad Nacional de Colombia. <https://repositorio.unal.edu.co/handle/unal/55548>
- Rodríguez-Pérez, L., Núñez, C. E., & Moreno, L. P. (2017). El estrés por sequía afecta los parámetros fisiológicos, pero no el rendimiento de los tubérculos en tres cultivares andinos de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Agronomía Colombiana*, 35(2), 158–170. <https://doi.org/10.15446/AGRON.COLOMB.V35N2.65901>
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 110, 27–35. <https://doi.org/10.1016/J.ENVEXPBOT.2014.09.006>
- Schapendonk, A. H. C. M., Spitters, C. J. T., & Groot, P. J. (1989). Effects of water stress on photosynthesis and chlorophyll fluorescence of five potato cultivars. *Potato Research*, 32(1), 17–32. <https://doi.org/10.1007/BF02365814>
- Siddique, M. R. B., Hamid, A., & Islam, M. S. (2000). Drought stress effects on water relations of wheat. *Botanical Bulletin*, 41(1), 35–39.
- Song, Y., Chen, Q., Ci, D., Shao, X., & Zhang, D. (2014). Effects of high temperature on photosynthesis and related gene expression in poplar. *BMC Plant Biology*, 14(1), Article 111. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-14-111>
- Tinjacá Ruiz, S., & Rodríguez Molano, L. E. (2015). *Catálogo de papas nativas de Nariño Colombia*. Universidad Nacional de Colombia.
- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): water relations, physiological parameters. *Agronomie*, 23(2), 181–190. <https://doi.org/10.1051/AGRO:2002080>
- Yactayo, W., Ramírez, D. A., Gutiérrez, R., Mares, V., Posadas, A., & Quiroz, R. (2013). Effect of partial root-zone drying irrigation timing on potato tuber yield and water use efficiency. *Agricultural Water Management*, 123, 65–70. <https://doi.org/10.1016/J.AGWAT.2013.03.009>
- Zoeb, D. (2006). Is water productivity a useful concept in agricultural water management? *Agricultural Water Management*, 84(3), 265–273. <https://doi.org/10.1016/J.AGWAT.2006.03.002>