

Resistencia genética a estrés hídrico por sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo invernadero

J. Gabriel¹; P. Porco¹; A. Angulo¹; J. Magne¹; J. La Torre²; P. Mamani¹

Resumen

En el año agrícola 2010-2011 bajo invernadero, se evaluaron 21 variedades de papa en diseño experimental completamente aleatorio en arreglo de parcelas divididas con el objetivo de identificar fuentes y mecanismos de resistencia genética a sequía. Se aplicaron dos tratamientos de sequía (seis y dieciocho días sin riego) y se evaluaron parámetros fisiológicos, morfológicos, mecanismos integrados de resistencia y componentes de rendimiento. Los resultados mostraron a Robusta como la más resistente y a Runa Toralapa como la que mejor recuperó después de la sequía entre las variedades mejoradas. Los mecanismos asociados con la resistencia en estas variedades fueron el grado de recuperación, el grado de postrado, la materia seca del follaje y el volumen de tubérculos. Por lo que las variedades más resistentes recuperaron mejor y tuvieron mayor volumen de tubérculos y menores grado de postrado y materia seca de follaje. Entre las nativas, Runtu papa (stn) y Luki (juz) fueron las más resistentes y las que mejor recuperaron y los mecanismos asociados con la resistencia fueron recuperación, grado de postrado, volumen de tubérculos y el uso eficiente del agua (Water Use Efficiency - WUE). Las variedades nativas más resistentes recuperaron mejor,

¹ Investigadores Fundación PROINPA, C.P. 4285, Cochabamba, Bolivia. E-mail: j.gabriel@proinpa.org

² Docente de la Facultad de Ciencia Agrícolas Pecuarias Forestales y Veterinarias, UMSS, Cochabamba, Bolivia.

tuvieron menor postrado, mayor volumen de tubérculos y una mejor WUE. Al parecer la WUE es un mecanismo de resistencia más complejo que la simple reducción de materia seca de follaje como ocurre en las variedades mejoradas. Asimismo, en las variedades nativas y mejoradas las más resistentes y que mejor recuperaron tuvieron menor número de estomas y área estomática.

Palabras claves adicionales:

Severidad, recuperación, mecanismos de resistencia, grado de postrado.

Aceptado para publicación: Diciembre 16, 2011.

Genetic resistance to water stress by drought in potato varieties (*Solanum tuberosum* L.) under greenhouse conditions.

Summary

In the crop season 2010-2011 under greenhouse conditions and completely random design experimental in split plots arrangement, 21 varieties of potato were evaluated in order to identify sources and mechanisms of genetic resistance to drought. Two drought treatments (six and eighteen days without watering) were applied. As soon as they ended, physiological parameters, morphological parameters, integrated mechanisms of resistance and yield components were evaluated. The results showed that among improved varieties, Robusta was the most resistant and Runa Toralapa the one that recovered the best after the drought. Their mechanisms of resistance associated with the degree of drought severity were: the degree of recovery, the degree of turgidity, the leaf dry matter content and the tuber volume. This means that the most resistant varieties were in turn those that recovered the best, had less content of leaf dry matter and higher tuber volume. Among the

landraces, Runtu papa (stn) and Luki (juz) were the most resistant and also the ones that recovered the best. Their mechanisms of resistance associated with the degree of drought severity were: the degree of recovery, the degree of turgidity, the water use efficiency (WUE) and the tuber volume. The most resistant landraces recovered the best, had higher degree of turgidity, higher WUE and higher tuber volume. Apparently the WUE is a more complex mechanism of resistance than the simple reduction of leaf dry matter content. It means that landraces have more sophisticated drought resistance mechanisms than improved varieties.

Additional key words:

Severity, degree of recovery, resistance mechanisms, degree of turgidity.

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo sembrado, en más de cien países. La importancia de la papa radica en que sus tubérculos son parte de la dieta de millones de personas a nivel mundial, contiene 80% de agua y la MS constituida por carbohidratos, proteínas, celulosa, minerales, además son utilizadas en la industria para la producción de almidón.

En la actualidad el cultivo papa se constituye en uno de los más importantes productos de la economía y alimentación boliviana. Su cultivo se extiende a más de 125.000 ha y su producción anual oscila de 700.000 a 900.000 t con un rendimiento a nivel del país de 6.18 t/ha, de las cuales sobresalen las variedades Waych'a (*Solanum andigena*) y Désirée (*Solanum tuberosum*). En Europa y Norte América, los rendimientos de papa alcanzan entre 20 y 30 t/ha (Hooker, 1982).

Es claro que las variedades producidas comercialmente en Bolivia, son de bajo rendimiento, cultivados en nichos particulares, y no adaptados en una amplitud de zonas, sin atributos de resistencia a factores restrictivos importantes como por ejemplo al tizón (*Phytophthora infestans*), los nematodos (*Globodera* sp., y *Nacobbus aberrans*), la polilla

(*Symmetrichema tangolias*), la sequía y las heladas. A esto se suma el nulo o poco uso de semilla de calidad o semilla certificada, por los altos costos que implica y por la poca o ninguna disponibilidad de semilla certificada (Gabriel, 2010).

Uno de los factores abióticos que más afecta en Bolivia es el estrés hídrico por sequía. El INE (2008) reportó 351 casos de sequía en el año 2002 y 651 casos en el año 2007. Así mismo, la misma fuente (INE, 2008) reportó 7.043 familias afectadas por la sequía en el año 2002 y 37.638 familias afectadas en el año 2007. Estos incrementos de casos y familias afectadas por sequía probablemente se deban a un cambio de clima. Por lo que la sequía es una limitante que ejerce el medio ambiente sobre la producción de papa en las áreas tradicionales de cultivo, influyendo en el desarrollo del mismo y causando pérdidas de rendimiento y calidad de tubérculos (Ekanayake, 1993).

Mamani (2000) encontró que el efecto de una sequía temprana (sequía pre-tuberización) ocasionaba tubérculos más pequeños tanto en variedades sensibles como en tolerantes en referencia a una sequía tardía (sequía aplicada un mes después de la tuberización).

Miller y Martin (1987) encontraron que en un contexto de sequía muy marcada, la papa amarga Luki (*Solanum x juzepczukii*) mostró un mejor comportamiento que la papa dulce Sani Imilla (*S. tuberosum* spp. *andigena*). Esta mejor adaptación a la sequía, es debida probablemente a un sistema radicular más desarrollado que le permite extraer con más fuerza el agua del suelo.

Ceccarelli (1984) menciona que para enfrentar el problema de sequía, existen dos alternativas: optimizar el uso de agua y/o generar variedades genéticamente resistentes y/o tolerantes a sequía. La opción concerniente al manejo del agua se aplica específicamente para cultivos bajo riego. En cambio, para los suelos a secano, se contaría únicamente con la opción genética que permitiría lograr rendimientos estables en condiciones de ambientes contrastantes. Para la obtención de variedades

resistentes y/o tolerantes a sequía se requiere del uso de germoplasma con estas características.

El objetivo del presente trabajo fue identificar fuentes (progenitores) y mecanismos de resistencia a estrés hídrico por sequía en variedades mejoradas y nativas de papa bajo condiciones de invernadero.

Materiales y Métodos

La presente investigación se realizó en la zona El Paso en predios de la Fundación PROINPA, ubicada a 15 Km al noroeste de la ciudad de Cochabamba, dentro de la provincia de Quillacollo, geográficamente está ubicada entre la coordenadas 17° 21' 01.91" de latitud sud y 66° 15' 44.34" de longitud Oeste, con una altitud de 2.613 m.s.n.m. La localidad presenta un clima semiárido con precipitación anual de 512 mm, una temperatura promedio de 17.4°C, con una mínima de 1°C en el mes de Junio y una máxima de 27°C en el mes de Octubre y una humedad relativa ambiental que alcanza un 53% en los meses de Junio y Agosto y 66% en los meses de Enero y Febrero.

El material empleado en la investigación se dividió en dos ensayos, el primer ensayo estaba constituido por 12 variedades mejoradas resistentes al tizón (Tabla 1) procedentes de PROINPA (Gabriel *et al.*, 2011) y dos variedades testigo: Waych'a y Désirée (Catálogo holandés de Patata, 2011) que son variedades de alta demanda comercial en el mercado (Torrez y Foronda, 2008). No se realizó ninguna evaluación previa para resistencia a sequía en todo este material. Por esto fue importante evaluar la resistencia al estrés hídrico por sequía, ya que cuentan con características de resistencia a plagas y enfermedades, rasgos cualitativos y de adaptación.

El segundo ensayo estuvo constituido por nueve variedades nativas (Tabla 1) de la comunidad de Cariquina del departamento de La Paz (Iriarte *et al.*, 2009).

En ambos ensayos, los tratamientos estuvieron constituidos por la combinación de dos factores: a) Genotipos de papa y b) Niveles de duración del estrés hídrico por sequía.

Tabla 1. Material vegetal de papa (*Solanum tuberosum* L.) utilizado en el ensayo de resistencia a sequía en la localidad del Paso

Variedad	Genealogía		Resistencias
	Hembra	Macho	
Aurora	India	Waych'a	tiz, ver, vir
Desirée	Urgenta (tbr)	Depesche (tbr)	pre
India	US 136.6	[3345D(1) x 2288A(2)]	tiz, vir, glo
P'alta Chola	India	Robusta	tiz, ver, vir
Pinker	<i>Solanum fendleri</i>	Désirée	tiz, pre
Puka Waych'a	India	Waych'a	tiz, ver, vir
Puyjuni Imilla	India	Waych'a	tiz, ver, vir
Robusta	(tbr x adg)	tbr	tiz, vir
Rosada	(iop-phu)	Sani Imilla (adg)	tiz, vir
Runa Toralapa	tbr (I-1058)	adg (700764)	tiz, ver, seq
Victoria	86-40-3	Puquina (720049)	tiz, vir, hel

Waych'a	<i>S. andigena</i>		Testigo
Variedades Nativas			
Runtu Papa	<i>S. stenotomum</i>		seq
Luki	<i>S. x juzepczukii</i>		hel, seq
Yurima	<i>S. stenotomun</i>		seq
Waych'a	<i>S. andigena</i>		Testigo
Chiara Phiñu	<i>S. stenotomum</i>		seq
Sak'ampaya	<i>S. andigena</i>		pre
Chiara Ajahuri	<i>S. x ajanhuri</i>		hel, seq
Q'aqa Surimana	<i>S. stenotomum</i>		seq
Q'illu Puya	<i>S. stenotomum</i>		seq

tiz = *Phytophthora infestans*, ver = *Synchytrium endobioticum*, vir = PVY, pre =Precocidad, glo = *Globodera pallida*, seq = Sequía, hel = Heladas.

Los niveles de sequía para los dos ensayos fueron los siguientes: S_1 = Sin sequía (testigo), riego normal a capacidad de campo cada tres días. S_2 = Sequía parcial, sin riego a partir del inicio de la tuberización durante seis días. S_3 = Sequía total, sin riego a partir del inicio de tuberización durante dieciocho días.

Se estimó como inicio de la tuberización, 79 días después de la siembra (Mamani, 2000).

La presente investigación se implementó bajo el diseño completamente aleatorio con arreglo en parcelas divididas con 3 repeticiones en cada uno de los ensayos (Martínez-Garza, 1998).

Cada unidad experimental estuvo conformada por dos macetas con una planta/maceta. Se usaron dos macetas/unidad experimental debido a que la evaluación de raíces al final de los tratamientos de estrés requirió de la destrucción de la planta, entonces fue necesaria una planta adicional para evaluar los componentes de rendimiento.

La papa puede soportar hasta periodos de 30 días de sequía en campo, sin embargo, en condiciones de invernadero la pérdida de agua del sustrato es muy acelerada por la evaporación y esto provoca un estrés hídrico más acentuado en las plantas, por tal motivo, se decidió reducir este periodo de 30 días hasta casi la mitad (18 días); asimismo, se decidió probar una sequía más suave que comprenda seis días de la duración del máximo estrés.

Las variables evaluadas fueron: Parámetros fisiológicos, parámetros morfológicos, mecanismos integrados de resistencia a la sequía y componentes de rendimiento. A lo largo de cada ensayo se realizaron tres evaluaciones, dos de las cuales al final de los tratamientos S_2 y S_3 , y la última en la cosecha.

Los parámetros fisiológicos, comprendieron la marchites o severidad, la capacidad de recuperación y número y área estomática. Adicionalmente se realizó el conteo de cloroplastos

en las células estomáticas, esto con el propósito de confirmar el grado de ploidía de las variedades.

La marchites o la severidad se evaluó al final de cada tratamiento de sequía de acuerdo a la escala de Blum (1993) modificada por Angulo *et al.* (2009):

La capacidad de recuperación se evaluó después de cinco días de aplicado un riego al final del tratamiento de sequía, de acuerdo a la siguiente escala de recuperación modificada de la escala de Blum (1993) con modificaciones para severidad.

Para el conteo de cloroplastos en las células de cierre de las estomas, se tomaran muestras de folíolos terminales de la hoja de la parte superior de la planta. Después las muestras se colocaron en un vidrio de reloj y se le añadieron gotas de solución de yoduro de potasio y yodo (KI – I) por cinco minutos. Luego se realizó la separación de la epidermis del envés de la hoja. Posteriormente se añadió una gota de solución de glicina al tejido epidérmico. El recuento del número de estomas se realizó en un microscopio binocular de 40x de aumento, realizando cinco lecturas por campo óptico. También se evaluó la longitud y ancho de los estomas para calcular el área estomática. Para el cálculo del área estomática se utilizó la fórmula del área de un elipsoide. El conteo se realizó en una de las células de cierre de los estomas. El promedio de cloroplastos indicó el nivel de ploidía de cada variedad. También se determinó el número de estomas/campos óptico. El procedimiento se realizó con un aumento de 20X (Orrillo y Bonierbale, 2011).

Los parámetros morfológicos, fueron: el Grado de postrado (1 = Planta completamente erecta, 2 = Planta semirrecta y 3 = Planta totalmente postrada), materia seca de follaje, volumen, peso, materia seca y longitud de la raíz.

Las variables de raíz y de follaje se evaluaron mediante el proceso de evaluaciones destructivas de una maceta de cada unidad experimental. La variable volumen de raíz se cuantificó por el método volumétrico con la ayuda de una probeta

graduada de 500 mL con agua. Primero se procedió al llenado de agua a la probeta hasta 400 mL, después se introdujo la raíz y el volumen de agua desplazado represento el volumen de raíz. La longitud de raíz se midió con la ayuda de una regla de 30 cm, el tamaño se considero a partir del cuello de la planta hasta la punta de raíz. Las variables materia seca de raíz y de follaje se determinaron mediante la siguiente fórmula:

$$\% \text{ MS} = 100 - ((\text{PMH} - \text{PMS}) / \text{PMH}) \times 100$$

Donde:

%MS = Porcentaje de materia seca

PMS= Peso de la muestra seca.

PMH = Peso de la muestra húmeda.

Los pesos secos de raíz y de follaje se obtuvieron mediante el secado de la raíz y del follaje en un horno a una temperatura de 65°C durante tres días hasta que las muestras tuvieron peso constante, luego se pesaron en una balanza de precisión.

Los Mecanismos de resistencia integrados, fueron medidos a través de uso eficiente del agua (WUE) recomendado por Blum (2005). Esta variable se evaluó mediante la determinación de los pesos inicial (al inicio del estrés hídrico) y final (al final del estrés hídrico) de cada una de las dos macetas/unidad experimentales para saber el uso consultivo de agua en las macetas. El peso se determinó con la ayuda de una balanza electrónica, cada maceta con su planta establecida. Después, se procedió a pesar una maceta con sustrato y sin planta y también el volumen de agua incorporado antes de empezar el tratamiento de estrés y al finalizar el mismo. Al peso inicial se le resta el peso de la maceta solo con sustrato y el del volumen de agua incorporado antes del tratamiento. Al peso final se le sustrajo también el peso de la maceta solo con sustrato y el del volumen de agua al finalizar el estrés. El cambio en biomasa fue la diferencia entre peso inicial y final. La eficiencia del uso de agua se determinó mediante la siguiente fórmula:

WUE=BM/T

Donde:

WUE= Uso eficiencia de agua

BM=Cambio en biomasa

T= Agua usada

La evaluación de los componentes de rendimiento se realizó al finalizar la madurez fisiológica de las plantas. Las variables evaluadas fueron peso y número de tubérculos.

Los datos de cada una de las variables de respuesta que satisficieron o aproximaron los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas, se analizaron de acuerdo al siguiente modelo estadístico (Martínez-Garza, 1998):

$$Y_{ijk} = \mu + \alpha_i + \varepsilon_{j(i)} + \beta_k + \kappa_{jk} + \varepsilon_{jk(i)}$$

Donde:

$i = 1, 2, 3$ Sistema de Sequia.

$j = 1, 2, 3$ parcelas principales por cada sistema de sequía.

$k = 1, 2, 3, \dots, 9$ o 12 variedades de papa.

Y_{ijk} = Valor observado de una variable de respuesta en la k -ésima variedad aplicada dentro el i -ésimo sistema de sequía en la j -ésima parcela principal.

μ = Media general.

α_i = Efecto fijo del i -ésimo sistema de sequia.

$\varepsilon_{j(i)}$ = Efecto aleatorio de la k -ésima platabanda dentro el i -esimo sistema de sequia \approx NIID $(0, \sigma_{ra}^2)$.

β_k = Efecto fijo de la k -ésima variedad de papa.

κ_{jk} = Efecto fijo de la interacción entre el i -esimo sistema de sequia y la j -ésima variedad de papa.

$\varepsilon_{jk(i)}$ = Efecto residual \approx NIID $(0, \sigma_e^2)$.

En base al modelo definido se realizaron análisis de varianza para probar hipótesis acerca de los efectos fijos y comparaciones de medias mediante contrastes de un grado de libertad para determinar las variedades más resistentes para la variable de respuesta analizada. El análisis de varianza también sirvió para estimar los componentes de varianza para los

efectos aleatorios. Los análisis indicados se realizaron utilizando el Proc Mixed de SAS (SAS, 2004).

Para determinar las características morfológicas y fisiológicas asociadas con la resistencia y la recuperación a la sequía, la severidad y el grado de recuperación (variables ordinales) se asociaron con las demás variables de respuesta mediante el análisis de correlación de Pearson (Martínez-Garza, 1988).

Resultados y Discusión

Variedades mejoradas

Análisis de severidad

El análisis de varianza para severidad de variedades mejoradas, mostró que hubo diferencias altamente significativas ($Pr < 0.01$) entre los efectos de las tres diferentes sequías sobre el conjunto de las variedades.

La sequía de seis días causó mayor severidad (1.736) que la sequía de cero días (0) y menor severidad que la sequía de 18 días (2.986) (Figura 1). Se observó que a mayor duración de la sequía existió una mayor severidad en las doce variedades mejoradas de papa.

El análisis de varianza también mostró que las variedades presentaron diferentes grados de severidad a la sequía ($Pr < 0.05$) (Figura 2) y estas diferencias ocurrieron de la misma manera con cada tratamiento de sequía ($Pr = 0.156$), lo cual indicó que las variedades de mayor resistencia y las de mayor susceptibilidad fueron las mismas cuando la sequía duro 0, 6 ó 18 días. Esto significaría que la resistencia a la sequía en estas variedades mejoradas no interactúa con la duración del periodo de estrés. Las variedades resistentes mostraron resistencia independientemente de la duración de la misma. Esto indicaría que las variedades resistentes mostraron la misma respuesta a diferentes duraciones del periodo de sequía. En este sentido la

variedades Robusta (1.11) fue más resistente que las variedades Aurora (2), Waych'a (2) y Désirée (2.11).

Análisis de recuperación

El análisis de varianza para recuperación de variedades mejoradas, mostró que existieron diferencias significativas entre los efectos de las tres diferentes sequías sobre las diferentes variedades ($Pr < 0.05$).

El análisis de medias (Figura 3) mostró que en la sequía de 6 días hubo mayor recuperación (1.138) que en la sequía de 18 días (2.805). Aquí se observó que a mayor duración de la sequía menor fue el grado de recuperación.

El análisis de varianza para recuperación, también indicó que las variedades presentaron diferentes grados de recuperación a la sequía ($Pr < 0.01$) (Figura 4) y estas diferencias ocurrieron de la misma manera con cada tratamiento de sequía ($Pr < 0.01$), lo cual indicó que las variedades con mayor grado de recuperación y las de menor recuperación fueron las mismas cuando la sequía fue de 6 ó 18 días. Esto significaría que la capacidad de recuperación es independiente a la duración del estrés hídrico. La variedad Runa Toralapa fue la que mostró mayor grado de recuperación (0.629) respecto de las variedades Pinker (1.317), Waych'a (1.357), y Désirée (1.885).

Análisis de correlación

De acuerdo a los coeficientes de correlación de Pearson (Tabla 2) para las variedades mejoradas, el grado de postrado, la materia seca del follaje y el volumen de tubérculos estuvieron relacionadas significativamente ($Pr < 0.01$) con la severidad y con la recuperación.

La severidad se asoció alta y positivamente con el grado de recuperación (Tabla 2), esto indicaría que cuanto mayor era la resistencia, mayor fue el grado de recuperación. Es notorio el hecho de que cuanto más severidad alcanzó una variedad le fue más difícil recuperar. Sin embargo, se observó que la variedad Runa Toralapa alcanzó mayor grado de recuperación

que la variedad Robusta, la cual fue la más resistente. Al final del periodo de recuperación la variedad Runa Toralapa fue más similar a su testigo que la variedad más resistente. Esto está indicando porque la recuperación puede llegar a ser tan

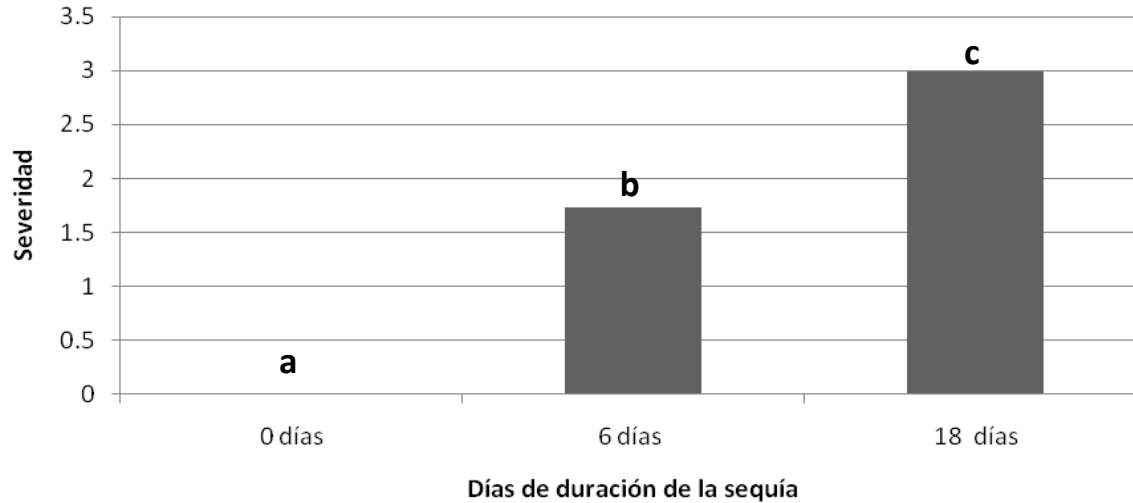


Figura 1. Severidad de daño por sequía en 12 variedades mejoradas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.01$ de probabilidad

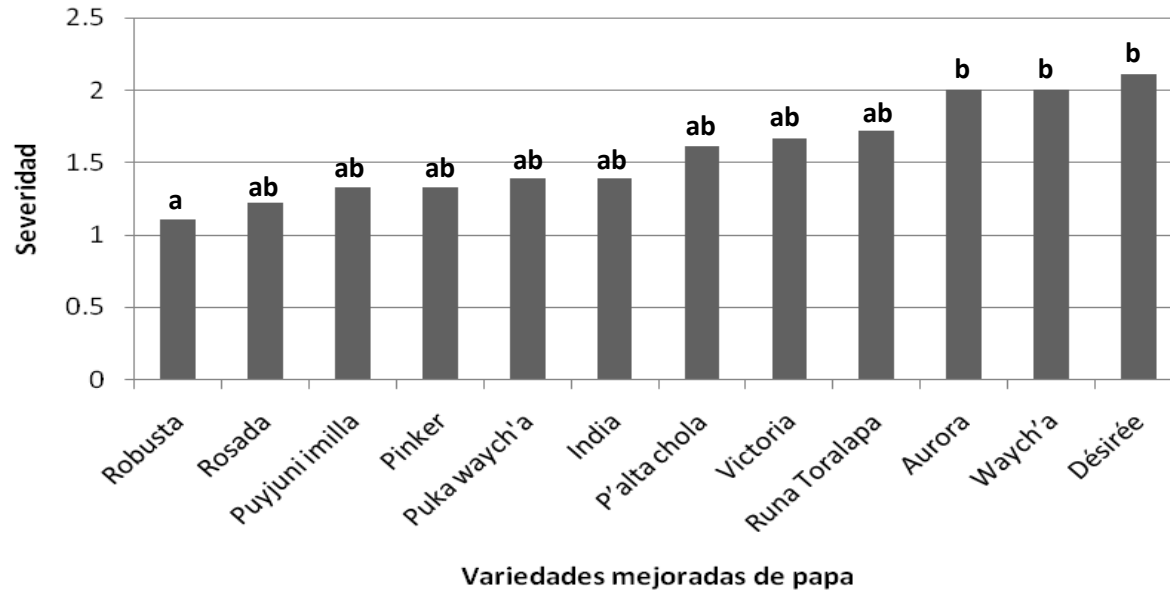


Figura 2. Severidad de daño por sequía en 12 variedades mejoradas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.05$ de probabilidad

importante como la resistencia cuando existen periodos de estrés seguidos por precipitaciones normales.

El grado de postrado, indicador de la turgencia de la planta se relacionó muy alta y positivamente con la variable severidad y alta y positivamente con la recuperación, esto significó que las plantas que mayor severidad presentaron también presentaron mayor postrado (menor turgencia de la planta). En el caso de la recuperación, aquellas variedades que presentaron menor grado de recuperación presentaron mayor grado de postrado. Es decir, les fue más difícil recuperarse a aquellas plantas que presentaron menor turgencia.

En el caso de materia seca de follaje, esta se correlacionó alta y positivamente con la recuperación y moderada y positivamente con la severidad (Tabla 2). Las plantas que presentaron mayor severidad y menor recuperación presentaron a su vez mayor materia seca de follaje. Esto significa que las variedades que tenían mayor biomasa presentaron mayor severidad y menor grado de recuperación.

El volumen de tubérculos presentó una correlación baja y negativa con la severidad y recuperación (Tabla 2). Las plantas con mayor severidad y menor recuperación presentaron menor volumen de tubérculos. Es en esta variable en la cual se apreció el impacto de la sequía en el rendimiento. La sequía ocasionó una disminución en el volumen de tubérculos. No se observó asociación entre la severidad ni la recuperación con los otros componentes del rendimiento (número y peso de tubérculos), lo cual indicaría que probablemente la sequía no tiene efecto en estas variables. En el caso del volumen de tubérculos, este estaría determinado por el volumen de agua que los tubérculos acumulan en el proceso de tuberización, al presentarse un déficit hídrico existiría un menor volumen de agua acumulado por los tubérculos y por tanto disminución en el tamaño de los tubérculos.

En el caso del número y área estomática aun cuando no existe correlación entre estas variables y severidad ni recuperación (Tabla 2), se observó que el número y área estomática

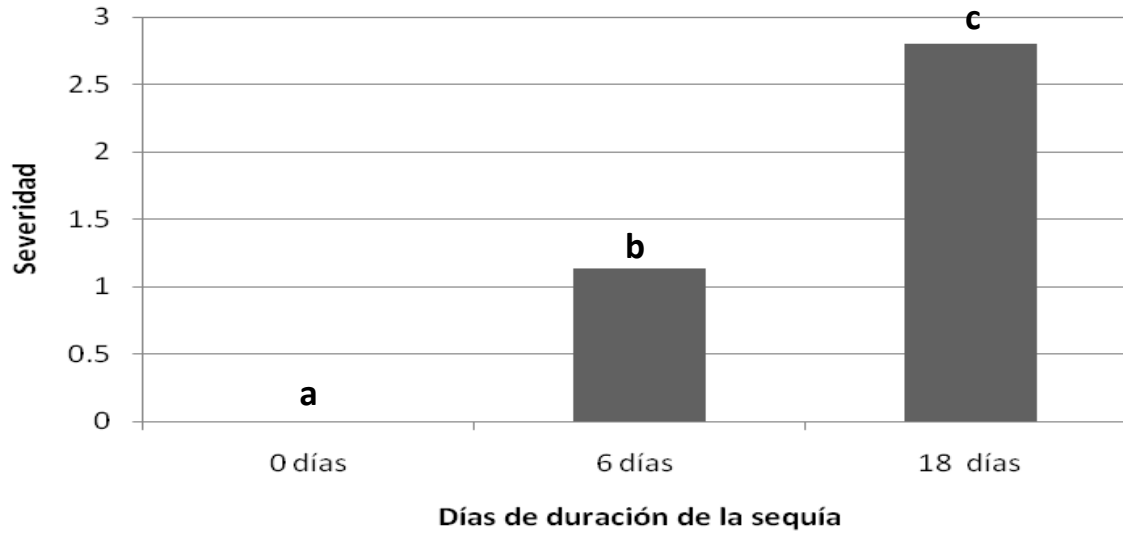


Figura 3. Grado de recuperación de daño por sequía en 12 variedades mejoradas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.01$ de probabilidad

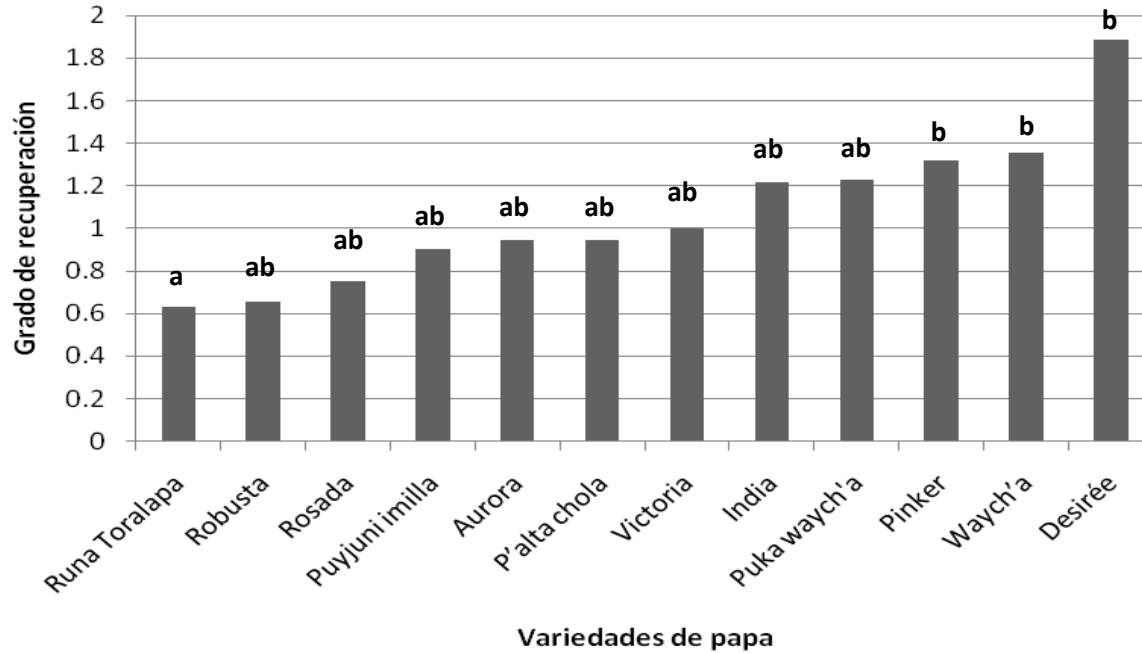


Figura 4. Grado de recuperación a la sequía en 12 variedades mejoradas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.05$ de probabilidad

Tabla 2. Coeficientes de correlación de Pearson para 12 variedades mejoradas de papa sometidas a tres diferentes tratamientos de sequía

	S	P	R	VR	LR	MSR	MSF	NT	PT	WUE	VT	NE	AE
S	1	0.83	0.78	-0.47	-0.26	0.29	0.54	0.05	-0.09	-0.26	-0.34	0.08	0.11
		<.0001	<.0001	<.0001	0.02	0.01	<.0001	0.65	0.36	0.01	<.0001	0.43	0.28
R	0.78	0.64	1	-0.51	-0.22	0.24	0.64	0.09	-0.17	-0.29	-0.34	-0.03	0.10
	<.0001	<.0001		<.0001	0.05	0.03	<.0001	0.37	0.09	0.007	0.000	0.77	0.32

S=Severidad, P=Postrado, R=Recuperación, VR=Volúmen de raíz, LR=Longitud de raíz, MSR=Materia seca de raíz (g), MSF=Materia seca de follaje (g), NT=Número de tubérculos, PT=Peso de tubérculos, VT=Volumen de tubérculos (cm³), NE=Número de estomas, AE=área estomática (μ²)

Tabla 3. Número de estomas y área estomática por campo óptico y grado de ploidía en doce variedades mejoradas de papa

N°	Variedad	NCC	NE	AE (μ^2)	Ploidía
1	Rosada	12	35.0	7665.17	2n = 4x = 48
2	Puyjuni imilla	12	26.0	7489.07	2n = 4x = 48
3	<i>Aurora</i>	12	40.8	11458.87	2n = 4x = 48
4	P'alta chola	12	31.2	7565.21	2n = 4x = 48
5	Runa Toralapa	12	27.6	5566.34	2n = 4x = 48
6	Victoria	12	28.2	4060.49	2n = 4x = 48
7	Puca Waych'a	12	11.0	4386.29	2n = 4x = 48
8	<i>Pinker</i>	12	28.4	10241.94	2n = 4x = 48
9	Robusta	12	30.2	4630.75	2n = 4x = 48
10	India	12	36.4	6710.21	2n = 4x = 48
11	<i>Desiré</i>	12	28.2	7717.91	2n = 4x = 48
12	<i>Waych'a</i>	12	38.4	10299.76	2n = 4x = 48

NE=Número de estomas/campo óptico, AE =Área estomática/campo óptico, NCC = Número de Cloroplastos por campo óptico (7-8 diploide, 9-11 triploide, 12-14 tetraploide, 15-16 pentaploide), Las variedades en negrillas son las más resistentes y/o las que mejor recuperaron. Las variedades en cursiva son las más susceptibles y/o las que menos recuperaron.

aparentemente guardan alguna relación con la resistencia ya que la variedad más resistente (Robusta) presentó valores bajos para número y área estomática (Tabla 3); por otra parte, dos de las más susceptibles (Aurora y Waych'a) presentaron valores altos para número y área estomática. En el caso de recuperación; también parece haber la misma relación con el número y área estomática ya que la variedad que mejor recuperó (Runa Toralapa) presentó valores de número de estomas y área estomática bajos y dos de las variedades que tuvieron menor recuperación (Waych'a y Pinker) presentaron valores altos. Esto podría significar que un número y un área estomática bajos ayudan a la resistencia y a la recuperación frente a un estrés hídrico.

Variedades nativas

Análisis de severidad

Para el caso del segundo grupo (variedades nativas), la estimación de los componentes de varianza para la variable severidad mostró variación ($\sigma^2_{ra}=0.014$) en las unidades experimentales o respuestas de las diferentes accesiones entre las parcelas principales dentro de cada sistema de sequía, esto significa que el diseño de parcelas principales fue el apropiado para controlar dicha variación.

El análisis de varianza para severidad de variedades nativas, indicó que existieron diferencias significativas entre los efectos de las tres diferentes sequías sobre las diferentes variedades ($Pr < 0.01$).

Siendo que la sequía de 6 días causó mayor severidad (1.944) que la sequía de 0 días y menor severidad que la sequía de 18 días (3.259), se podría aseverar que a mayor duración de la sequía mayor fue el efecto de ésta sobre las nueve variedades (Figura 5). En ambos grupos de variedades (mejoradas y nativas) se observó el mismo efecto, a mayor duración de la sequía mayor severidad.

El análisis de varianza también mostró que las variedades presentaron diferentes grados de severidad a la sequía ($Pr < 0.05$) (Figura 6) y estas diferencias ocurrieron de la misma manera con cada tratamiento de sequía ($Pr = 0.522$). Esto mostró que las variedades nativas de mayor resistencia y las de mayor susceptibilidad fueron las mismas cuando la sequía fue de 0, 6 y 18 días. Esto significaría que la resistencia a la sequía en estas variedades nativas al igual que en las mejoradas tampoco dependerían de la duración de la misma ya que las variedades resistentes mostraron resistencia independientemente de la duración de la sequía. La variedad nativa más resistentes fue la Runtu Papa (1.17), respecto de Chiara Ajanhuiri (2), Chiara Phiñu (2.06) y Yurima (2.33).

Análisis de recuperación.

La estimación de los componentes de varianza para la variable recuperación de variedades nativas mostró que si existió variación ($\sigma^2_{ra} = 0.124$) en las unidades experimentales o respuestas de las diferentes accesiones entre las parcelas principales dentro de cada sistema de sequía, esto significa que el diseño de parcelas principales fue el apropiado para controlar dicha variación.

El análisis de varianza para recuperación de nueve variedades nativas, indicó que existieron diferencias significativas entre los efectos de las tres diferentes sequías sobre las diferentes variedades ($Pr < 0.01$).

La sequía de seis días causó mayor grado de recuperación (1.333) que la sequía de 18 días (3.074) (Figura 7). Aquí se podría aseverar que a mayor duración de la sequía menor fue el grado de recuperación que se observó en las variedades nativas de papa. Sin embargo, en las nativas a diferencia de las mejoradas se observó que la recuperación de la sequía de seis días fue casi total llegando a igualarse al testigo que no sufrió ninguna sequía.

El análisis de varianza para recuperación, también mostró que las variedades presentaron diferentes grados de recuperación a

la sequía ($Pr < 0.05$) (Figura 8) y estas diferencias ocurrieron de la misma manera con cada tratamiento de sequía ($Pr = 0.044$),

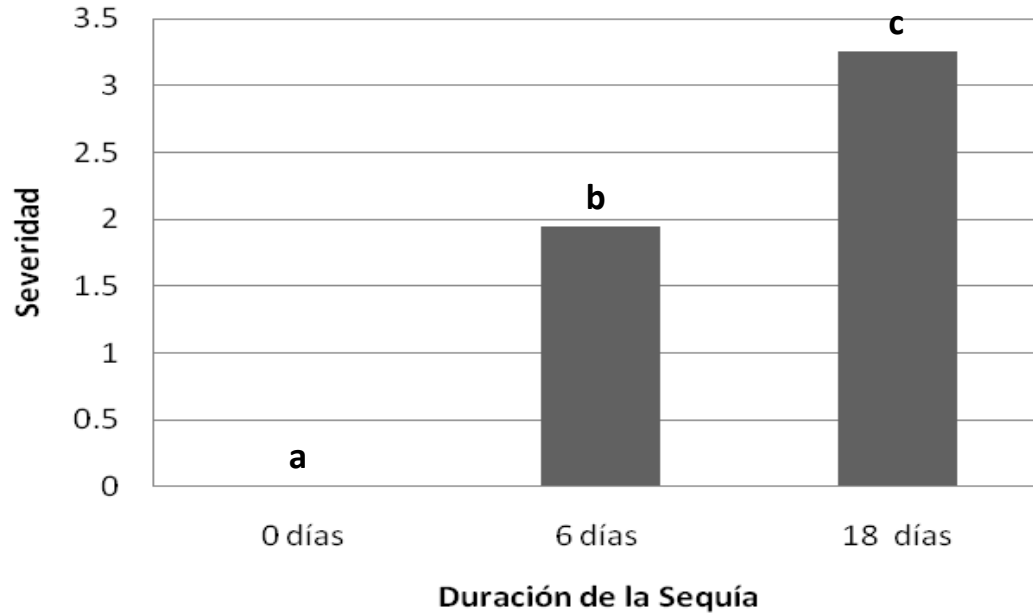


Figura 5. Severidad de daño por sequía en nueve variedades nativas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $P < 0.01$ de probabilidad

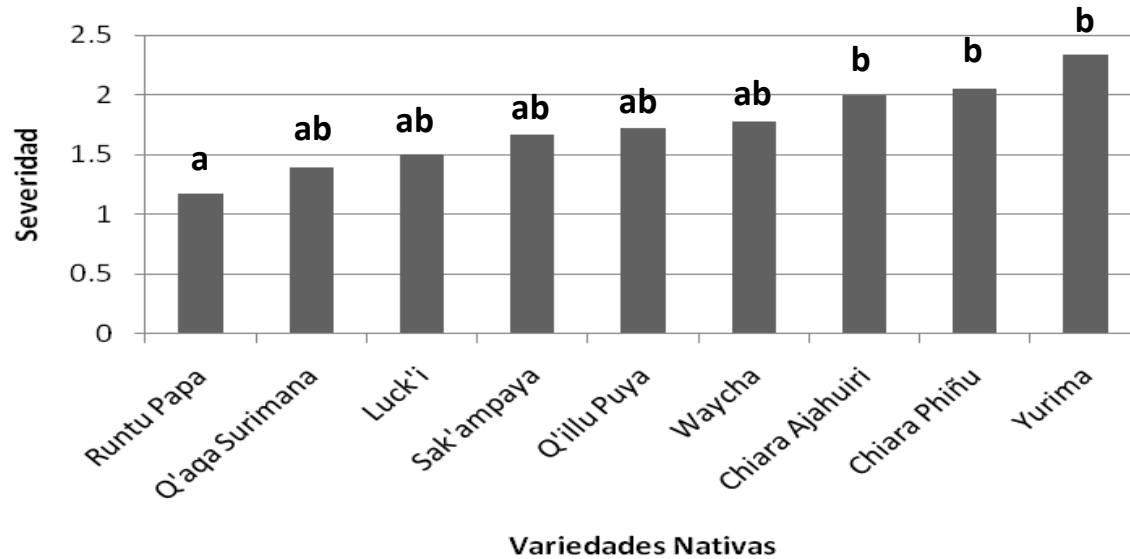


Figura 6. Severidad de daño por sequía en nueve variedades nativas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $P < 0.05$ de probabilidad

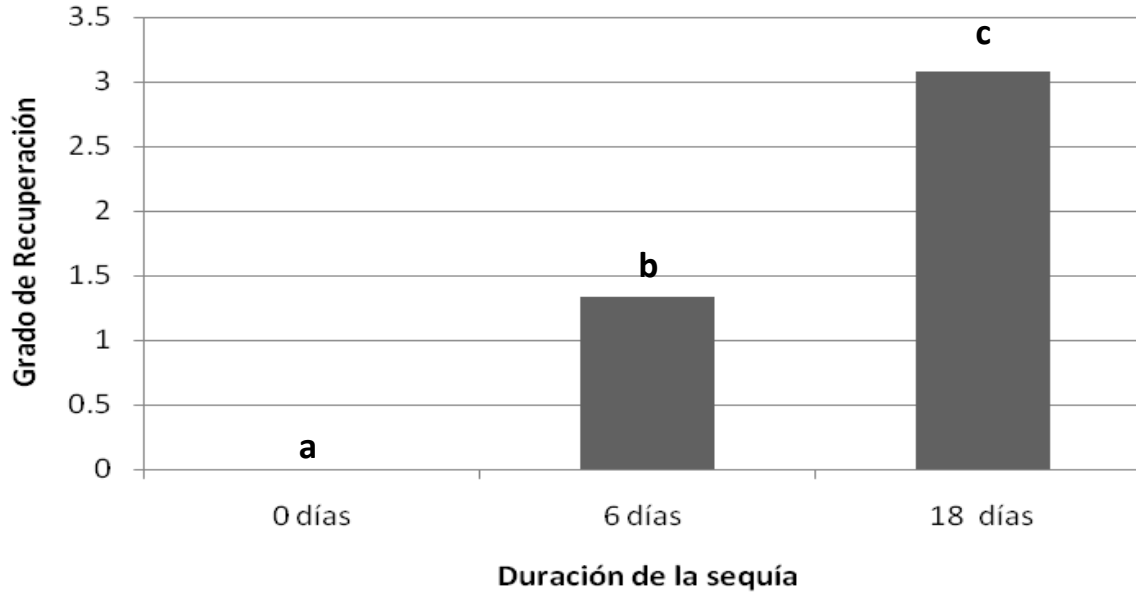


Figura 7. Grado de recuperación de daño por sequía en nueve variedades nativas de papa debido a tres diferentes tratamientos de sequía. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.01$ de probabilidad

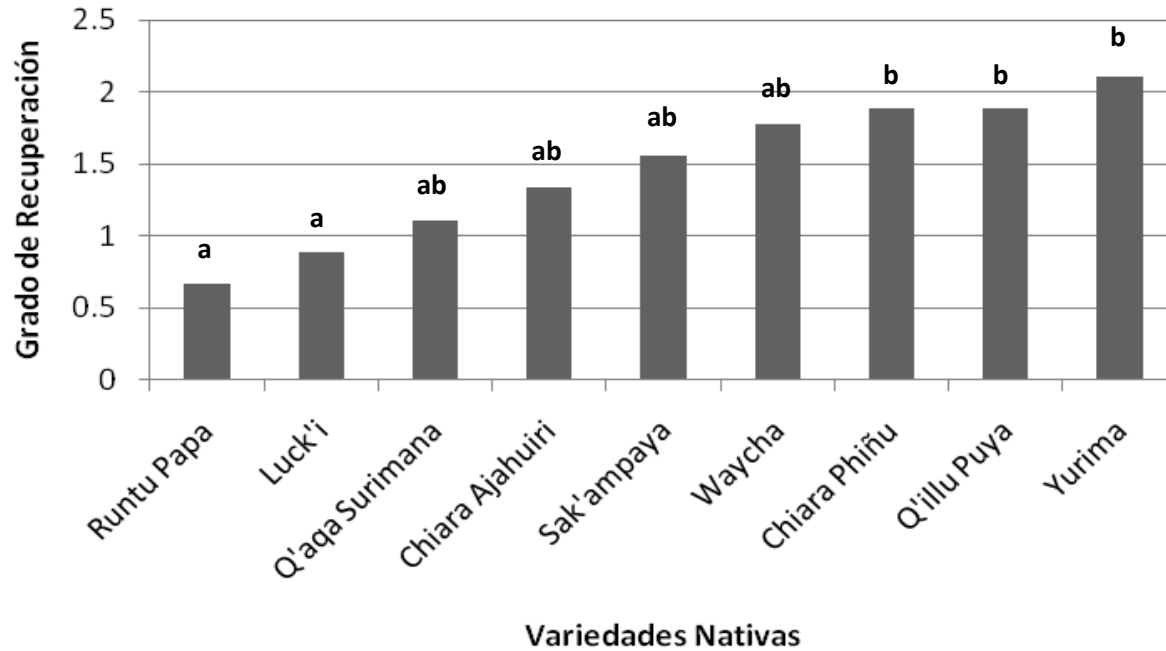


Figura 8. Grado de recuperación a la sequía de nueve variedades de papa nativa. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de $Pr < 0.05$ de probabilidad

lo cual significa que las variedades con mayor grado de recuperación y las de menor recuperación fueron las mismas cuando la sequía fue 0,6 y 18 días. Esto indicaría que la capacidad de recuperación es independiente a la duración del estrés hídrico. Las variedades Runtu papa (0.67) y Luki (0.89) fueron las que alcanzaron mayor recuperación respecto de las variedades Waych'a (1.78), Chiara Phiñu, Q'illu Puya (1.89) y Yurima (2.11).

Análisis de correlación.

De acuerdo a los coeficientes de correlación de Pearson (Tabla 4) para las variedades nativas, el grado de postrado, el WUE y el volumen de tubérculos estuvieron relacionadas significativamente ($Pr < 0.01$) con la severidad y con la recuperación.

En el caso de las variedades nativas, la susceptibilidad se asoció muy alta y positivamente con el grado de recuperación, en mayor grado que en las variedades mejoradas; esto indicaría que cuanto mayor fue la severidad, menor fue el grado de recuperación. Es lógico suponer que cuanto más severidad alcanzó una variedad le fue más difícil recuperarse. En el caso particular de las nativas, esto se confirmó con la variedad Runtu papa que alcanzó la menor severidad y tuvo la mayor recuperación. Asimismo, la variedad Yurima que alcanzó la severidad más alta tuvo la recuperación más baja.

El grado de postrado se relacionó alta y positivamente con ambas variables: severidad y recuperación, esto indicó que las plantas con mayor severidad tuvieron mayor postrado. En el caso de la recuperación, las variedades con mayor recuperación tuvieron menor grado de postrado. Es decir, al igual que en las variedades mejoradas, a las plantas con menor turgencia les fue más difícil recuperarse.

En el caso del uso eficiente de agua (WUE), esta variable se asoció muy alta y negativamente con la severidad y alta y negativamente con la recuperación (Tabla 4). Las plantas que presentaron menor severidad y mayor recuperación mostraron un mayor WUE. Esto significaría que las variedades que usaron

más eficientemente el agua fueron las que resistieron más y recuperaron mejor.

En el caso de las nativas, al igual que en las mejoradas, tampoco se observó asociación entre la severidad o la recuperación ni con el número ni con el peso de tubérculos (Tabla 4), lo cual indicaría que la sequía no tiene efecto en estos componentes del rendimiento. Por otra parte, el volumen de tubérculos presentó una correlación baja y negativa con la severidad y moderada y negativa con la recuperación. Del mismo modo que en las mejoradas, las plantas más susceptibles y con menor recuperación presentaron menor volumen de tubérculos. La sequía ocasionó una disminución en el volumen de tubérculos y por tanto en el rendimiento (no en el peso sino en el tamaño de tubérculos). En las nativas tampoco existió correlación entre número y área estomática con severidad ni recuperación.

Sin embargo, también se observó que el número y área estomática aparentemente guardan cierta relación con la resistencia y la recuperación ya que la variedad más resistente y la que mejor recuperó (Runtu papa - stn) mostró los valores más bajos en cuanto a número y área estomática; asimismo, una de las variedades que tuvo menor recuperación (Chiara Ajahuri - ajh) presentó los valores más altos (Tabla 5). Las variedades más susceptibles (Chiara Phiñu - ajh y Yurima - juz) presentaron valores intermedios. Entre las que menos recuperaron (Waych'a - adg y Q'illu Puya - stn) presentaron valores altos de número y área estomática. Tanto en el caso de las nativas como en el de las mejoradas, los genotipos con mayor número y área estomática presentaron mayor severidad y menor recuperación. Las más resistentes y que mejor recuperaron tuvieron menor número y área estomática. Teniendo en cuenta que el número y área estomática están asociados con la evapotranspiración. Esto significaría que a mayor número y área estomática existiría mayor evapotranspiración y por tanto mayor pérdida de agua y menor resistencia y recuperación. Se podría indicar sobre la base de los resultados encontrados que la variedad Robusta fue la más resistente y Runa Toralapa fue la que mejor recuperó después

de la sequía entre las variedades mejoradas. Los mecanismos asociados con la resistencia a estrés hídrico por sequía en estas variedades fueron el grado de recuperación, el grado de postrado, la materia seca del follaje y el volumen de tubérculos. Por lo que las variedades más resistentes recuperaron mejor y tuvieron mayor volumen de tubérculos y menores grado de postrado y materia seca de follaje. Entre las nativas, Runtu papa (stn) y Luki (juz) fueron las más resistentes, así como las que mejor recuperaron, siendo los mecanismos asociados con estos caracteres el grado de postrado, volumen de tubérculos y el uso eficiente de agua (WUE).

Tabla 4. Coeficientes de correlación de Pearson para nueve variedades nativas de papa sometidas a tres diferentes tratamientos de sequía

	S	P	R	VR	LR	MSR	MSF	WUE	VT	NE	AE
S	1	0.77	0.82	-0.33	-0.09	0.44	0.49	-0.88	-0.360	0.095	0.152
		<.0001	<.0001	0.02	0.54	0.001	0.0002	<.0001	0.002	0.429	0.202
R	0.82	0.64	1	-0.38	0.02	0.38	0.38	-0.72	-0.455	0.093	0.169
	<.0001	<.0001		0.005	0.89	0.006	0.004	<.0001	<.0001	0.440	0.159

S=Severidad, P=Postrado, R=Recuperación, VR=Volumen de raíz, LR=Longitud de raíz, MSR=Materia seca de raíz (g), MSF=Materia seca de follaje (g), NT=Número de tubérculos, PT=Peso de tubérculos, VT=Volumen de tubérculos (cm³), NE=Número de estomas, AE=área estomática (μ²).

Tabla 5. Número de estomas y área estomática por campo óptico y grado de ploidía en nueve variedades nativas de papa

N°	Variedad	Especie	NCC	NE	AE	Ploidía
1	<i>Chiara ajahuiri</i>	ajh	7.4	48.8	15047.73	2n=2x=24
2	Q'acaq surimana	stn	8.0	56.4	10072.97	2n=2x=24
3	Q'illu puya	stn	6.6	48.8	12156.00	2n=2x=24
4	Sak'ampaya	adg	13.2	27.2	10669.80	2n=4x=48
5	<i>Chiara phiñu</i>	ajh	10.0	46.4	11706.19	2n=2x=24
6	Runtu papa	stn	6.8	34.8	6249.73	2n=2x=24
7	Waych'a	adg	12.0	43.0	12946.69	2n=4x=48
8	Luki	juz	11.0	32.8	9551.48	2n=3x=36
9	<i>Yurima</i>	stn	6.2	49.0	9840.46	2n=2x=24

NE=Número de estomas/campo óptico, AE =Área estomática/campo óptico.

Las variedades en negrillas son las más resistentes y/o las que mejor recuperaron.

Las variedades en cursiva son las más susceptibles y/o las que menos recuperaron.

NCC = Número de Cloroplastos por campo óptico (7-8 diploide, 9-11 triploide, 12-14 tetraploide, 15-16 pentaploide)

Agradecimientos

Se agradece el apoyo económico de los proyectos Fontagro - papa Cambio Climático (FTG-8037/08), Fontagro - CLIPAPA (FTG/RF-1025-RG) e IP – Holanda. Gracias al Dr. José I. Ruiz de Galarreta de Neiker Tecnalia de España, por la revisión y sugerencias al presente documento.

Literatura Citada

Angulo, A.; M. Siles; R. Ríos; J. Gabriel. 2009. Caracterización de 118 accesiones de arveja (*Pisum sativum* L.) del Banco de Germoplasma del Centro de Investigaciones Fitoecogenéticas de Pirumani para resistencia a sequía. *Revista de Agricultura* 42 (60): 25-31.

Blum, A. 1993. Selection for sustained production in water deficit environments. *Crop Sci.* 1: 343-347.

Blum, A. 2005. Drought resistance, water-use efficiency, and yield potential—are they compatible, dissonant, or mutually exclusive? *Austr. J. Agri. Res.* 56: 1159–1168.

Netherlands Potato Consultative Foundation. 2011. Catálogo holandés de patata.

http://www.nivaa.nl/es/sobre_patatas/cat%E1logo_de_siembra

(revisado el 02 de diciembre de 2011)

Ceccarelli, S. 1984. Plant responses to water stress. *Gen. Agr.* 38:43-74.

Ekanayake, I.J. 1993. Estudios sobre el estrés hídrico por sequía y necesidades de riego de la papa. Lima Perú, Centro Internacional de la Papa (CIP). 38 p.

Gabriel, J. 2010. Documento marco: Estrategias y perspectivas del mejoramiento genético de papa (*Solanum tuberosum* L.) en Bolivia. ISBN: 978-99954-743-2-4, Fundación PROINPA, Cochabamba, Bolivia. 60 p.

Gabriel, J.; R. Pereira; A. Gandarillas. 2011. Catálogo de nuevas variedades de papa en Bolivia. ISBN: 978-99954-743-6-2, Fundación PROINPA, Cochabamba, Bolivia. 55 p.

Hooker, W.J. 1982. Compendio de enfermedades de la papa. Trad. del Inglés por Teresa Ames de Icochea. Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 165 pp.

Instituto Nacional de Estadística de Bolivia (INE). 2008. Bolivia: Eventos adversos de origen natural reportados, según tipo de evento, 2002–2008.

<http://www.ine.gov.bo/indice/visualizador.aspx?ah=PC80601.HTM>.

Consulta: Julio - 2011.

Iriarte, V.; B. Condori; D. Parapo; D. Acuña. 2009. Catálogo etnobotánico de papas nativas del Altiplano Norte de La Paz-Bolivia. Cochabamba, Bolivia. 142 pp.

Mamani, P. 2000. Effet de la secheresse sur six varietés de pomme de terre dans les andes boliviennes. Tesis M.Sc., Universite Catholique de Louvain, Faculte des Sciences Agronomiques, Bélgica. 43 p.

Magne, J.; R. Ríos; J. González; M. Siles. 2010. Herencia de la resistencia genética de arveja (*Pisum sativum* L.) al anegamiento. *Revista de Agricultura* 47 (62): 44 – 51.

Martinez – Garza, A. 1988. Diseños experimentales: Métodos y elementos de teoría. Trillas, México D. F., México. 756 p.

Miller, D.E.; M.W. Marti. 1987. The effect of irrigation regime and subsoiling on yield and quality of three potato cultivars. *Am. Potato. J.* 64: 17-26.

Orrillo, M.; M. Bonierbale. 2009. Manual Técnico: Biología reproductiva y citogenética de la papa. Red LatinPapa, Centro Internacional de la Papa, Lima, Perú. 22 p.

Torrez, W. y H. Foronda. 2008. Producción de semilla de papa dentro del Sistema Nacional de Certificación de Semillas. *Revista de Agricultura* 43 (60): 3 – 9.

SAS Institute Inc. 2004. SAS/STAT Users Guide, Version 9.2, Fourth Edition, Vol. 2, SAS Institute Inc., Cary, N.C.