

EFFECTOS DEL ESTRÉS HÍDRICO Y DE ALTAS TEMPERATURAS EN EL CULTIVO DE PAPA

María Teresa Pino

La papa (*Solanum tuberosum* L.) se cultiva en una amplitud de condiciones ambientales (temperatura, precipitación, fotoperiodo y tipos de suelos). Sin embargo, el déficit hídrico y altas temperaturas están altamente asociados al cambio climático, y son los estreses abióticos más limitantes en el rendimiento de este cultivo. En países como Estados Unidos, Rusia, India y China, los rendimientos del cultivo de papa podrían disminuir hasta en un 30% si no se recurre a técnicas de adaptación al cambio climático (Hijmans, 2003). Entre las varias medidas de adaptación al cambio climático, es cada vez más necesario desarrollar variedades eficientes en la captura y uso eficiente del agua con el objetivo de incrementar los rendimientos y/o compensar futuros efectos negativos del cambio climático.

EL SISTEMA RADICULAR DE LA PAPA LIMITA SU ADAPTACIÓN AL DÉFICIT HÍDRICO

La vulnerabilidad de este cultivo al déficit hídrico se explica en parte por su sistema radicular y su limitada capacidad de profundización en comparación a otros cultivos como los cereales. Mientras en papas el máximo crecimiento de la raíz en longitud podría alcanzar los 20 km m⁻², en maíz alcanzaría los 50 km m⁻² y en trigo 86 km m⁻² (Yamaguchi y Tanaka, 1990). Así en papa cultivada, su escaso desarrollo radicular y capacidad de profundización limitarían la absorción del agua a mayores profundidades de suelo (Iwama y Yamaguchi, 2006; Iwama, 2008). Un estudio en papas que comparó el desarrollo radicular entre cultivares tardíos y tempranos, mostró que entre el 87 y 96% de las raíces se concentraron en los primeros 30

cm de profundidad de suelo, respectivamente. Mientras que en los cultivares tempranos la longitud total de raíces por unidad de área fue de 3.2 km m^{-2} , en cultivares tardíos alcanzó 6.9 km m^{-2} (Iwama, 2008). El sistema radicular de algunas especies tiene la habilidad de profundizar a potenciales hídricos tan bajos, capaces incluso de inhibir completamente el crecimiento de la planta. En distintas especies se ha observado que la relación biomasa-raíz/biomasa-tallos aumenta en la medida que disminuye la disponibilidad de agua en el suelo. Un estudio que evaluó el rendimiento de 250 genotipos de papas bajo sequía en condiciones de campo, por el método PRRSC (por su sigla en inglés, Pulling Resistance of Roots Selection-Criterion), mostró una asociación positiva entre el rendimiento bajo estrés hídrico, el peso seco y largo máximo de raíces (Ekanayake y Midmore, 1992). Resultados similares se observaron en cuatro cultivares de papa, aquellos genotipos que lograron mayores rendimientos bajo déficit hídrico presentaron mayor desarrollo radicular que aquellos menos tolerantes (Lahlou y Ledent, 2005). Estudios *in vitro* también han mostrado que los genotipos de papa más tolerantes a sequía (en PEG o Sorbitol) presentaron mayor desarrollo radicular que aquellos menos tolerantes (Gopal e Iwama, 2007). Plántulas transgénicas de *Solanum commersonii* Dun. tolerantes a mayor concentración de PEG (estrés hídrico simulado *in vitro*) mostraron mayor desarrollo radicular que los controles no transgénicos y menos tolerantes (Pino *et al.*, 2013). En conjunto con la reducción de la biomasa de las raíces en respuesta a sequía, también se ha observado una reducción en el largo, número y grosor de las raíces en genotipos menos tolerantes (Mane *et al.*, 2008; Albiski *et al.*, 2012; Auber *et al.*, 2013).

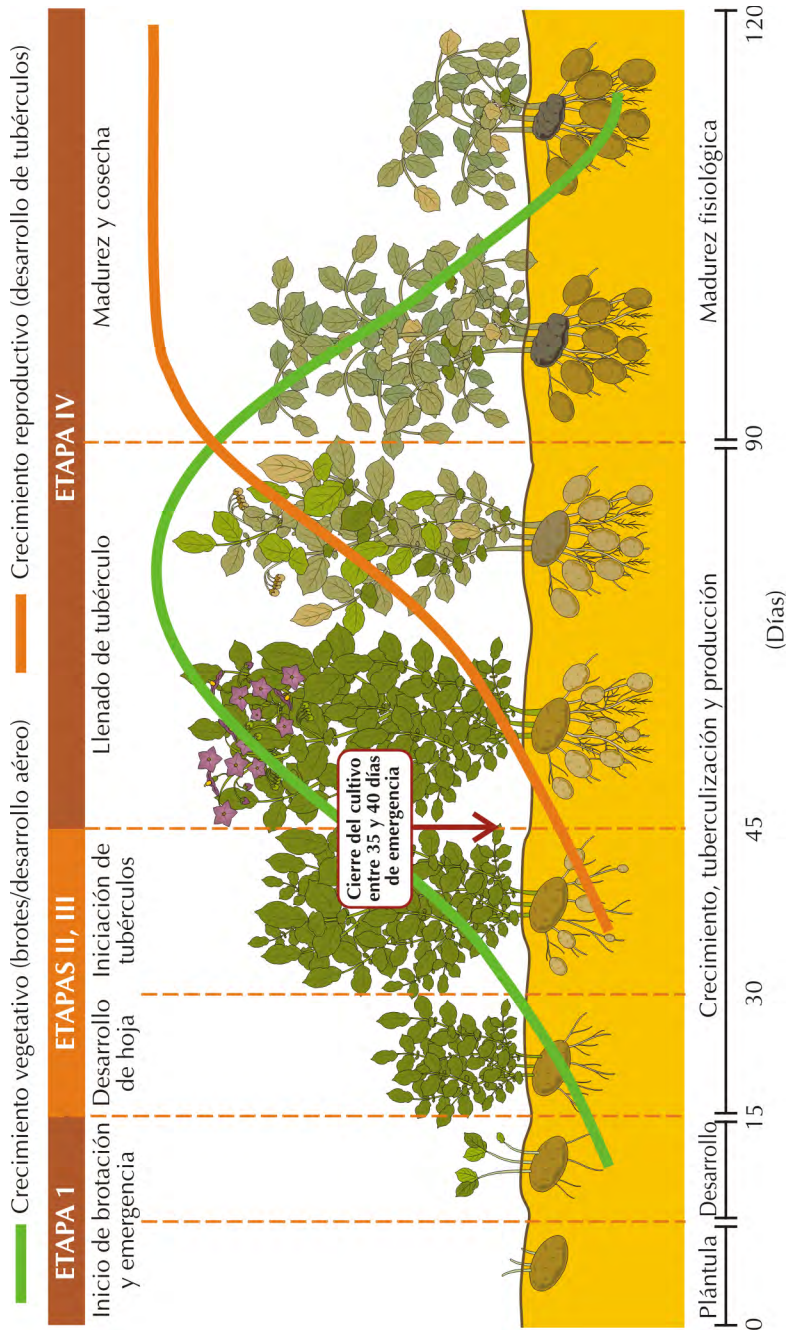
EL DÉFICIT HÍDRICO REDUCE EL CRECIMIENTO DE LA PLANTA Y LA PRODUCCIÓN DE TUBÉRCULOS

Una de las primeras respuestas al déficit hídrico es la reducción del crecimiento de la planta debido a la inhibición de la expansión celular; fundamentalmente porque disminuye la presión de turgor requerida para la expansión celular y consecuentemente se reduce el crecimiento de las hojas, tallos y raíces (Spollen *et al.*, 1993;

Iwama, 2008). En papas, la sequía antes de afectar el rendimiento primero reduce el crecimiento vegetativo de la planta, afectando el largo de tallos, el tamaño y número de hojas (Weisz *et al.*, 1994; Deblonde y Ledent, 2001). En varios estudios *in vitro*, se han observado respuestas similares a las observadas en campo, disminución del crecimiento vegetativo total de la plántula, menor desarrollo de las hojas y acortamiento de tallos (Gopal y Iwama, 2007; Pino *et al.*, 2013). Otros estudios en campo, evaluando papas cultivadas bajo riego y secano, mostraron que en condiciones de secano las plantas tuvieron menor desarrollo vegetativo y foliar (Ojala *et al.*, 1990; Walworth y Carling, 2002; Shahnazari *et al.*, 2007). Tempranamente, se sugirió que la humedad de suelo en términos de “humedad aprovechable” no debería ser inferior al 50% para lograr un buen desarrollo de la planta y consecuentemente buenos rendimientos (Mackerron y Jefferies, 1986). A potenciales hídricos de suelo inferiores a -0.3 MPa, tanto en papas como en otros cultivos, se reduce significativamente el crecimiento de la planta (Schafleitner *et al.*, 2007). Algunos estudios reportan no tan sólo reducción en el tamaño de la hoja sino también en el número de hojas (Fasan y Haverkort, 1991; Deblonde y Ledent, 2001).

Es importante destacar que la papa cultivada es sensible a la sequía particularmente durante el periodo de tuberización y llenado de tubérculos. Restricciones en la disponibilidad hídrica en estas etapas, se expresa en pérdidas significativas en los rendimientos y también en la calidad de los tubérculos (Weisz *et al.*, 1994; Dalla Costa *et al.*, 1997; Mane *et al.*, 2008). Sin embargo, la magnitud de su efecto en los procesos fisiológicos y su consecuente impacto en los componentes del rendimiento dependen del momento de ocurrencia del déficit hídrico, duración y severidad del mismo (Jeffery, 1995). Por ejemplo, el déficit hídrico en etapas tempranas del cultivo (tuberización, estados II a III en **Figura 2.1**), reduce el área foliar (debido a una reducción en el número de los tallos y el tamaño de hojas) afectando negativamente el número de tubérculos. Mientras que el déficit hídrico en etapas tardías (llenado de tubérculos, estado IV en **Figura 2.1**), reduce la duración del área foliar (se acorta el ciclo) disminuyendo el tamaño y calidad de los tubérculos.

Figura 2.1. Principales estados de desarrollo del cultivo de la papa (Copyright 2014 SQM).



Un estudio realizado INIA Chile en condiciones de campo, que comparó los rendimientos de 30 genotipos de papas bajo sequía controlada durante dos temporadas, mostró que en promedio los rendimientos disminuyeron entre 10 y 60%, mostrando diferencias significativas entre los genotipos evaluados. Resultados similares fueron observados en un experimento que evaluó el efecto del déficit hídrico en cuatro cultivares de papa bajo condiciones controladas de invernadero; en el cultivar Yagana (piel amarilla), el rendimiento por planta disminuyó hasta en un 60% cuando sólo se repuso el 25% de su evapotranspiración diaria, mostrando además un número significativo de tubérculos partidos y de menor tamaño. Mientras que en un cultivar de piel roja como Karú, el rendimiento disminuyó en un 27% cuando se repuso el 25% de su evapotranspiración (**Figura 2.2**). Asimismo, estos cultivares mostraron menor desarrollo de la

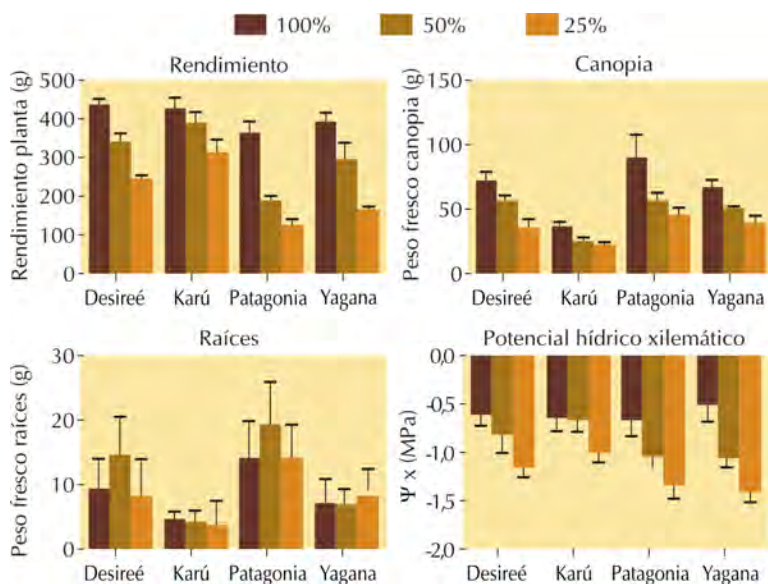


Figura 2.2. Efecto del déficit hídrico en cuatro cultivares de papa (Desireé, Karú, Patagonia y Yagana) en el rendimiento de tubérculos por planta, peso fresco de la canopia, peso fresco de la raíz y potencial hídrico xilemático. Este experimento fue realizado en macetas en condiciones de invernadero ($24 \pm 3^\circ\text{C}$) durante dos temporadas. Los tratamientos de estrés hídrico fueron 100% de riego, 50% de riego y 25% de riego desde inicio de tuberización. El tratamiento control correspondió al 100% de reposición de la evapotranspiración diaria.

canopia (tallos + hojas) a menor disponibilidad hídrica. Sin embargo, no se observó diferencia en la biomasa de las raíces para Yagana y Karú, pero si se observaron diferencias en los cultivares Desireé y Patagonia. Con 50% de reposición de la evapotranspiración diaria se observó el máximo crecimiento de raíces. En todos los cultivares, el potencial hídrico xilemático se hizo más negativo a menor riego, con valores de 0,59 MPa con 100% de riego y de -1,15 MPa con 25% de riego. A 15 bares de tensión, la mayoría de las plantas de los cultivares evaluados mostraron síntomas de marchitez permanente.

ALTAS TEMPERATURAS AFECTAN EL CRECIMIENTO VEGETATIVO Y TUBERIZACIÓN EN PAPAS

Al año 2050, se proyecta que el calentamiento global disminuiría los rendimientos en papas hasta en un 32% (Hijmans, 2003). En general, el cultivo de papa se desarrolla en forma óptima con temperaturas entre 14 y 22°C, sobre estas temperaturas los rendimientos disminuyen significativamente, como resultado de la inhibición del crecimiento vegetativo de la planta, inhibición de la tuberización y disminución en la calidad del tubérculo (Van Dam *et al.*, 1996). Un estudio mostró que temperaturas sobre 30°C producen plantas más altas, hojas más pequeñas, y valores más altos en la relación tallos/hojas. Además, se observó un retraso en la madurez, y una disminución en el porcentaje de materia seca de los tubérculos (Khedher y Ewing, 1985). Un estudio sobre tuberización *in vitro* mostró que temperaturas superiores a 30°C reducen significativamente la tuberización y retrasan la formación de tubérculos en los cultivares Desireé, Kennebec y LT-2; incluso el cultivar Russet Burbank no logró tuberizar (Nowak y Colborne, 1989). También se ha observado un cambio en la acumulación de biomasa, expresado en un menor índice de cosecha, mayor biomasa aérea y menor biomasa a nivel tubérculos (Hancock *et al.*, 2014). En términos fisiológicos, el estrés por altas temperaturas ha sido asociado a una baja significativa en la fotosíntesis neta, y a la degradación de clorofilas (Reynolds *et al.*, 1990). Específicamente, se ha observado una degradación de la clorofila a, clorofila b y pigmentos carotenoides (Hancock *et al.*, 2014).

Temperaturas nocturnas sobre los 21°C, aumentan la transpiración y reducen la gravedad específica del tubérculo causando defectos debido a un transporte inverso de los carbohidratos de reserva. Temperaturas diurnas, superiores a 32°C pueden aumentar los defectos en los tubérculos, tales como corazón negro, mancha chocolate y corazón hueco (Van Dam *et al.*, 1996; Hancock *et al.*, 2014).

Estudios de expresión génica han reportado que temperaturas de 30°C día/20°C noche causan expresión diferencial de genes asociados a respuesta a estrés, tanto en hojas como en tubérculos (Hancock *et al.*, 2014). Sobre 2000 genes fueron sobre expresados o reprimidos, incluyendo algunos genes previamente reportados, como del tipo HSP (por su sigla en inglés, Heat Shock Proteins), StSP6A un factor de transcripción FT (por su sigla en inglés, Flowering Locus T) asociado con la inducción de tuberización (Navarro *et al.*, 2011), y genes que codifican para enzimas asociados a la síntesis de almidón, entre otros varios (Hancock *et al.*, 2014).

LITERATURA CONSULTADA

Albiski, F., Najla, S., Sanoubar, R., Alkabani, N., and Murshed, R. (2012). *In vitro* screening of potato lines for drought tolerance. *Physiology and Molecular Biology of Plants*, 18(4), 315-321. doi: 10.1007/s12298-012-0127-5.

Auber, J., Bonierbale, M., and Asch, F. (2013). Screening potato for drought tolerance by linking physiological to morphological traits. Tropentag 2013. Agricultural development within the rural-urban continuum. Stuttgart-Hohenheim (Germany). 17-19 Sep, 2013. www.tropentag.de/2013/abstracts/links/Asch_402Qjtby.pdf

Dalla Costa, L., Delle Vedove, G., Gianquinto, G., Giovanardi, R., and Peressotti, A. (1997). Yield, water use efficiency and nitrogen uptake in potato: influence of drought stress. *Potato Research*, 40(1), 19-34.

- Deblonde, P. M. K., and Ledent, J. F. (2001).** Effects of moderate drought conditions on green leaf number, stem height, leaf length and tuber yield of potato cultivars. *European Journal of Agronomy*, 14(1), 31-41.
- Ekanayake, I. J., and Midmore, D. J. (1992).** Genotypic variation for root pulling resistance in potato and its relationship with yield under water-deficit stress. *Euphytica*, 61(1), 43-53.
- Fasan, T., and Haverkort, A. J. (1991).** The influence of cyst nematodes and drought on potato growth. 1. Effects on plant growth under semi-controlled conditions. *Netherlands Journal of Plant Pathology*, 97(3), 151-161. doi: 10.1007/ BF01995964.
- Gopal, J., and Iwama, K. (2007).** *In vitro* screening of potato against water-stress mediated through sorbitol and polyethylene glycol. *Plant Cell Reports*, 26(5), 693-700.
- Hancock, R. D., Morris, W. L., Ducreux, L. J., Morris, J. A., Usman, M., Verrall, S. R., Fuller, J., Simpson, C.G., Zhang Hedley, P.E., and Taylor, M. A. (2014).** Physiological, biochemical and molecular responses of the potato (*Solanum tuberosum* L.) plant to moderately elevated temperature. *Plant, Cell and Environment*, 37(2), 439-450. doi: 10.1111/pce.12168. Epub 2013 Aug 27.
- Hijmans, R. J. (2003).** The effect of climate change on global potato production. *American Journal of Potato Research*, 80(4), 271-279.
- Iwama, K. (2008).** Physiology of the potato: new insights into root system and repercussions for crop management. *Potato Research*, 51(3-4), 333-353.
- Iwama, K., and Yamaguchi, J. (2006).** Abiotic stresses, *In: Handbook of potato production, improvement, and postharvest management*. Gopal, J., and Khurana, S. M (Eds.), Food Products Press. New York, 231-278.

- Jeffery, R.A. (1995).** Physiology of crop response to drought. *In: Potato Ecology and Modeling of Crops Under Conditions Limiting Growth*, Haverkort, A.J. and MacKerron D.K.L. (Eds.). Wageningen Academic Publishers, The Netherlands, 61–74.
- Khedher, M. B., and Ewing, E. E. (1985).** Growth analyses of eleven potato cultivars grown in the greenhouse under long photoperiods with and without heat stress. *American Potato Journal*, 62(10), 537-554.
- Lahlou, O., and Ledent, J. F. (2005).** Root mass and depth, stolons and roots formed on stolons in four cultivars of potato under water stress. *European Journal of Agronomy*, 22(2), 159-173.
- MacKerron, D. K. L., and Jefferies, R. A. (1986).** The influence of early soil moisture stress on tuber numbers in potato. *Potato Research*, 29(3), 299-312. doi: 10.1007/BF02359959.
- Mane, S. P., Robinet, C. V., Ulanov, A., Schafleitner, R., Tincopa, L., Gaudin, A., Nomberto, G., Alvarado, C., Solis, C., Avila, L., Blas, R., Ortega, O., Solis, J., Panta, A., Rivera, C., Samolski, I., Carbajulca, D.H., Bonierbale, M., Pati, A., Heath, L.S., Bohnert, H.J., and 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. doi:10.1071/FP07293.
- Navarro, C., Abelenda, J. A., Cruz-Oró, E., Cuéllar, C. A., Tamaki, S., Silva, J., Shimamoto K., and Prat, S. (2011).** Control of flowering and storage organ formation in potato by Flowering Locus T. *Nature*, 478(7367), 119-122.
- Nowak, J., and Colborne, D. (1989).** *In vitro* tuberization and tuber proteins as indicators of heat stress tolerance in potato. *American Potato Journal*, 66(1), 35-45.

- Ojala, J. C., Stark, J. C., and Kleinkopf, G. E. (1990).** Influence of irrigation and nitrogen management on potato yield and quality. *American Potato Journal*, 67(1), 29-43.
- Pino, M. T., Ávila, A., Molina, A., Jeknic, Z., and Chen, T.H.H. (2013).** Enhanced *in vitro* drought tolerance of *Solanum tuberosum* and *Solanum commersonii* plants overexpressing the ScCBF1 gene. *Cien. Inv. Agr*, 40, 171-184.
- Reynolds, M. P., Ewing, E. E., and Owens, T. G. (1990).** Photosynthesis at High Temperature in Tuber-Bearing *Solanum* Species a Comparison between Accessions of Contrasting Heat Tolerance. *Plant Physiology*, 93(2), 791-797.
- Schafleitner, R., Gutierrez, R., Espino, R., Gaudin, A., Pérez, J., Martínez, M., Domínguez, A., Tincopa, L., Alvarado, C., Numberto, G., and Bonierbale, M. (2007).** Field screening for variation of drought tolerance in *Solanum tuberosum* L. by agronomical, physiological and genetic analysis. *Potato Research*, 50(1), 71-85. doi: 10.1007/s11540-007-9030-9.
- Shahnazari, A., Liu, F., Andersen, M. N., Jacobsen, S. E., and Jensen, C. R. (2007).** Effects of partial root-zone drying on yield, tuber size and water use efficiency in potato under field conditions. *Field Crops Research*, 100(1), 117-124.
- Spollen, W. G., Sharp, R. E., Saab, I. N., and Wu, Y. (1993).** Regulation of cell expansion in roots and shoots at low water potentials. In: Water deficits: plant responses from cell to community. Smith, J.A.C. and Griffiths, H. (Eds.). Oxford Bios Scientific Publishers, 37-52.
- Van Dam, J., Kooman, P. L., and Struik, P. C. (1996).** Effects of temperature and photoperiod on early growth and final number of tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Research*, 39(1), 51-62.

- Walworth, J. L., and Carling, D. E. (2002).** Tuber initiation and development in irrigated and non-irrigated potatoes. *American Journal of Potato Research*, 79(6), 387-395.
- Weisz, R., Kaminski, J., and Smilowitz, Z. (1994).** Water deficit effects on potato leaf growth and transpiration: utilizing fraction extractable soil water for comparison with other crops. *American Potato Journal*, 71(12), 829-840.
- Yamaguchi, J., and Tanaka, A. (1990).** Quantitative observation on the root system of various crops growing in the field. *Soil Science and Plant Nutrition*, 36(3), 483-493.