

## **Resistencia genética de híbridos de papa (*Solanum tuberosum* L.) al estrés hídrico por sequía**

**Gabriel, J.<sup>1</sup>; G. Ancasi<sup>1</sup>; A. Angulo<sup>1</sup>; J. Magne<sup>1</sup>; J. La Torre<sup>2</sup>;  
P. Mamani<sup>1</sup>**

### **Resumen**

**Con el objetivo de seleccionar clones resistentes a sequía en condiciones de invernadero, se evaluaron nueve familias de cruzamientos interespecíficos con un total de 563 clones. Las familias fueron sometidas a sequía durante 10 días en el inicio de tuberización (a los 76 días después de la siembra). Las variables respuesta fueron la severidad (S), recuperación (R), grado de postrado (P), volumen de raíz (VR), peso seco de raíz (PSR), longitud de raíz (LR), eficiencia de uso de agua (WUE), peso (PT) y número de tubérculos (NT). En base a los parámetros evaluados fueron seleccionados 19 clones con mayor resistencia a estrés hídrico por sequía. La familia 02-208 (YH - blb x phu) mostró el menor S y mayor R con respecto a las demás familias. Hubo alta correlación de la variable R versus P, VR, LR y WUE. Por otra parte, los componentes de varianza genética mostraron que los efectos aditivos y dominantes son igualmente importantes en la resistencia al estrés hídrico por sequía en la mayoría de las variables evaluadas. Las heredabilidades en sentido amplio para S, R y P (o turgencia) fueron las más altas (mayor al 80%), esto sugiere que estos caracteres son adecuados para la selección de clones con genes de resistencia a estrés hídrico por sequía. El progenitor masculino [phu x blb 21] mostró una alta aptitud combinatoria general (ACG) para las variables mencionadas y las cruces A (blb x phu) x NKD – 164 (stn) y [Chulina 3 (phu)] x (phu x blb21) mostraron las más alta aptitudes combinatorias específicas (ACE).**

---

<sup>1</sup> Fundación PROINPA, Casilla 4285, Cochabamba, Bolivia. E-mail: [j.gabriel@proinpa.org](mailto:j.gabriel@proinpa.org)

<sup>2</sup> Docente Facultad de Ciencias Agrícolas Pecuarias Forestales y Veterinarias, UMSS, Cochabamba, Bolivia.

*Palabras claves adicionales:*

*Severidad, recuperación, postrado, mecanismos de resistencia a sequía, heredabilidad, ACG, ACE.*

Aceptado para publicación: Mayo 22, 2012

## **Genetically-induced drought resistance in potato hybrids (*Solanum tuberosum* L.)**

### **Summary**

**In order to select drought resistant clones under greenhouse conditions, nine F1 progenies with 563 clones derived from inter-specific crosses were evaluated. A water stress was induced for 10 days in the tuber initiation (76 days after sowing). The response variables were drought severity (S), recovery (R), lodging (L), root volume (RV), root dry weight (RDW), root length (RL), water use efficiency (WUE) and weight (WT) and number of tubers (NT). The nineteen clones that displayed the highest resistance were selected. The 02-208 family was the one with the highest resistance and recovery degree. There was a high correlation between the recovery degree and the following variables: L, RV, RL and WUE. On the other hand, the genetic variance components showed that the additive and dominant effects are equally important in drought resistance in most of the response variables. The broad sense heritability of S, R and L, were the highest (above 80%). This suggests that these characters are the most suitable for potato clone selection including drought resistance genes in our population. The male genotype [phu x blb 21] showed high general combining ability (GCA) for these factors and the crosses [A (blb x phu) x NKD - 164 (stn)] and [Chulina 3 (phu)] x (phu x blb21) showed the highest specific combining ability (SCA).**

*Additional key words:*

*Severity, recovery, lodging, drought resistance mechanisms, heritability, GCA, SCA.*



## Introducción

En Bolivia, la papa es un cultivo básico y de seguridad alimentaria para el 30% al 40% del total de los campesinos del país. Es de resaltar que el consumo ha disminuido dramáticamente a 35,96 kg/hab/año en el 2009, frente a la cifra de 1995 que fue de 45,2 k/hab/año (Zeballos *et al.* 2009). La papa es producida en zonas con altitudes que oscilan entre 2.300 y 3.600 msnm. Anualmente se cultivan una superficie aproximada de 113.375 ha, representando la principal fuente de ingresos de 125.000 personas (Thiele *et al.*, 2008), con un valor que alcanza los 150.000 millones de dólares (Torrez y Foronda, 2008)

Sin embargo, los rendimientos de papa en Bolivia son bajos y se encuentran entre 5 a 7  $\text{tha}^{-1}$ . En Europa y Norte América, los rendimientos de papa alcanzan entre 20 y 30  $\text{tha}^{-1}$  (Hooker, 1981). Aparte de los factores agronómicos y económicos, la producción de papa en Bolivia está limitada por factores abióticos como heladas, sequía y baja fertilidad en el suelo y factores bióticos como las plagas y enfermedades.

Según el Instituto Nacional de Estadística de Bolivia (INE, 2008), la sequía es uno de los eventos más importantes que han afectado a Bolivia durante los últimos años. En el año 2007 se han reportado 37.638 familias afectadas por sequía, un número cinco veces superior al reportado en el año 2002 (INE, 2008). Estas cifras están demostrando que algo está pasando con el clima y la amenaza a afrontar se caracteriza por sequías prolongadas, desertificación extrema, agotamiento de fuentes de agua, etc. (Magne, 2009).

La sequía en territorio boliviano se presenta con mucha frecuencia, y al ser un factor abiótico no tiene control en zonas sin riego, siendo una importante limitación que ejerce el medio ambiente sobre la producción de papa en las áreas tradicionales del cultivo (Camacho, 1999).

Mamani (2000) reportó que los estados fenológicos más susceptibles a la sequía en papa fueron la emergencia y el inicio de la formación de estolones cuando el daño a la parte aérea de la planta fue superior al 50%. Asimismo, encontró que una sequía temprana (sequía pre-tuberización) ocasionaba tubérculos más pequeños tanto en variedades sensibles como en tolerantes con respecto a una sequía tardía (sequía aplicada un mes después de la tuberización).

Gabriel *et al.* (2011b) observaron que aunque la papa puede soportar hasta un mes de sequía en condiciones de campo, un período de diez días de estrés hídrico puede causar mucho daño cuando es aplicado en macetas en invernadero.

Para afrontar el problema de la sequía, existen dos opciones: optimizar el uso del agua y/o generar variedades genéticamente resistentes y/o tolerantes (Ceccarelli, 1984). Siendo que el manejo agronómico se aplicaría específicamente para cultivos bajo riego. Para los suelos a secano se contaría únicamente con la segunda alternativa, la cual permitiría lograr rendimientos estables en condiciones de ambientes contrastantes. Para la obtención de variedades resistentes y/o tolerantes se requiere del fitomejoramiento, a través del uso de germoplasma resistente y/o tolerante.

Se pudo observar que las variedades de papas nativas que crecen en zonas alto andinas están sometidas constantemente a condiciones ambientales adversas, por ello, se cree que dichos genotipos hayan logrado adaptarse y/o creado mecanismos que les permitan crecer, sobrevivir y producir tubérculos en ambientes propensos a la sequía.

Entre los mecanismos de resistencia a sequía se tienen características de raíz (volumen, materia seca y distribución de raíz), características foliares (materia seca y área foliar) y efectos integrados de mecanismos separados como la eficiencia del uso de agua y componentes del rendimiento.

Con el objetivo de obtener variedades resistentes a sequía el programa de Mejoramiento Genético de la Fundación PROINPA

evaluó nueve familias de papa (obtenidas mediante cruzamientos inter específicos) por su resistencia a sequía en el estadio de pre-tuberización (formación de estolones). Posteriormente, se seleccionaron las familias y los genotipos que expresaron mayor resistencia al estrés hídrico. Asimismo, se determinaron los mecanismos asociados con la resistencia a sequía, los cuales contribuirían a establecer una tipología de progenitores resistentes a la sequía y también encontrar indicadores apropiados de resistencia a la sequía aplicada en el estadio más susceptible en papa. Por otra parte, se analizaron los componentes de varianza genética de las variables de respuesta para resistencia al estrés hídrico.

### **Materiales y Métodos**

El trabajo se realizó en la campaña 2011 en uno de los invernaderos de la Fundación PROINPA (zona de El Paso), a 15 km de la ciudad de Cochabamba provincia de Quillacollo del departamento de Cochabamba (Bolivia), comprendido entre los paralelos 17° 18' de latitud Sur y 66° 14' de longitud Oeste, a una altitud de 2.540 msnm.

Se utilizó semilla sexual de nueve familias de cruzamientos interespecíficos de papa (100 semillas/ familia), que fueron sembrados en bandejas de almácigo (Tabla 1).

Para seleccionar las familias (o cruzamientos) con mayor resistencia a la sequía entre las nueve familias, el experimento fue analizado bajo un diseño de bloques completos al azar con 100 repeticiones (100 semillas por familia). Donde los tratamientos fueron las nueve familias de cruzamientos inter-específicos de papa. Los bloques permitieron controlar la posible variación existente en la iluminación del invernadero.

Por otra parte, para la selección de los genotipos más resistentes entre los 900 genotipos diferentes, se utilizó el diseño estadístico bloques incompletos con una sola repetición (Siles, 2005), esto debido a que en este caso cada semilla era

un genotipo único y no existían repeticiones. En cada bloque, se adicionaron tres testigos sistemáticos (variedades comerciales).

**Tabla 1.** Familias de cruzamientos inter específicos de papa evaluadas para determinar la genética de la resistencia a estrés hídrico por sequía en pre-tuberización. Año 2011

Nº	Familia	Genealogía	
		Madre	Padre
1	02 - 208	YH x blb21	Chulina 3
2	02 - 214	NKD164	A (blb x phu)
3	02 - 210	YH x blb21	Bol 2835
4	08 - 212	NKD162	G (jam x gon)
5	08 - 216	NKD164	D (can x phu)
6	08 - 211	NKD162	D (can x phu)
7	08 - 209	NKD158	D (can x phu)
8	08 - 203	NKD158	Wilapala
9	08 - 207	NKD136	D (can x phu)

YH = Yema de huevo (*Solanum phureja*), blb = *S. bulbocastanum*, NKD 162 = *S. phureja*, NKD 164 = *S. stenotomum*, NKD 158 = *S. stenotomum*, NKD 136 = *S. stenotomum* x *S. goniocalyx*, Chulina = *S. phureja*, A= *blb* x *phu*, Bol 2835 = *S. andigena*, G = *jam* 27521.48 x *gon*703354, D = *can* 310956.8 x *phu*81, Wilapala = *S. andigena*.

Fuente: López *et al.* (2011); Gabriel, *et al.* (2011a)

Para ambos diseños, la unidad experimental estuvo constituida por una planta por maceta.

Al inicio del ensayo, 100 semillas sexuales de cada genotipo se almacenaron en bandejas. Una vez que las plántulas alcanzaron entre 10 a 12 cm de altura, se trasplantaron a macetas de 500 g.

Para el estrés hídrico por sequía se suprimió el riego durante 10 días a partir de los 76 días de la siembra (inicio de la tuberización). Una vez finalizado el periodo de estrés por sequía, se evaluaron parámetros fisiológicos, parámetros morfológicos, mecanismos integrados de resistencia a la sequía y componentes de rendimiento.

Los **parámetros fisiológicos** comprendieron: Grado de marchites o severidad (S) y la capacidad de recuperación (R). La severidad del daño por sequía se evaluó utilizando la escala de Blum (1993) adaptada por Angulo *et al.* (2009) y se evaluó una vez finalizado el periodo de sequía.

Una vez finalizada la evaluación de daño por sequía, se aplicó un riego de recuperación y al cabo de cinco días se evaluó la R, de acuerdo a la escala de severidad de Blum (1993) modificada. La escala comprende valores del 0 al 5, donde 0 = 0% de recuperación y 5 = 100% de recuperación completa.

Los **parámetros morfológicos** que se evaluaron fueron el volumen (VR), longitud (LR) y peso seco de raíz (PSR). Estos parámetros morfológicos se evaluaron al momento de la cosecha debido a que los genotipos eran únicos y se necesitaba recuperar los tubérculos. Al final del periodo de estrés y antes del riego de recuperación se evaluó la variable R y/o P (o turgencia), de acuerdo a la escala de Mamani (1993).

Los **Mecanismos de resistencia integrados** comprendieron principalmente la eficiencia de uso de agua (WUE) recomendado por Blum (2005). Al inicio y al final del estrés hídrico se pesaron las plantas más las macetas y el sustrato, esto con la finalidad de calcular la biomasa ganada y después obtener la WUE con respecto a la cantidad de agua utilizada durante el estrés. Para su cálculo se utilizó la fórmula recomendada por Gabriel *et al.* (2011b).

Al final de la madurez fisiológica y después de la cosecha se evaluaron las variables de respuesta de raíz. La primera variable que se evaluó fue el volumen de raíz (VR). Para la medición de la misma, se extrajeron las raíces de cada genotipo de cada familia, eliminando el sustrato. Después se enjuagaron las raíces hasta eliminar los residuos del sustrato. Estas raíces se sumergieron en una probeta de 500 mL, la cual fue previamente llenada con 400 mL de agua. El volumen de agua incrementado una vez sumergida la raíz representó el VR. La segunda variable de respuesta evaluada fue longitud de raíz (LR), para esta evaluación, se utilizó una regla metálica de 60

cm, con la cual se midió la LR. Para calcular el PSR se utilizó la fórmula recomendada por Gabriel *et al.* (2011b). Para obtener el peso húmedo, se pesó las raíces en una balanza electrónica inmediatamente después de terminadas las otras evaluaciones. Para obtener el PSR de deajo seca las raíces hasta peso constante.

Las otras variables que se evaluaron fueron los *componentes de rendimiento* en la cosecha. La evaluación se realizó para determinar el efecto de la sequía aplicada en la pre-tuberización sobre el rendimiento. Los componentes evaluados fueron peso (PT) y número de tubérculos (NT). Para evaluar PT se pesaron todos los tubérculos de cada genotipo en una balanza electrónica. Para NT, se contó el número de tubérculos por genotipo.

Se realizó un análisis de correlación de Pearson entre S, R y las demás variables para determinar que variables se encontraban correlacionadas y en que magnitud con S y/o R (Martínez-Garza, 1988).

Los datos de cada una de las variables de respuesta que se aproximaron a los supuestos de distribución normal y homogeneidad de varianzas, se analizaron de acuerdo a los modelos estadísticos planteados (Martínez-Garza, 1988).

Sobre la base del modelo mencionado 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 familias y genotipos más resistentes y/o que se recuperaron mejor. 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 facilitar la discriminación de las accesiones por su resistencia, se realizó el análisis de agrupamiento (Cluster) de acuerdo al Método de Ward, utilizando el Proc Cluster de SAS. Para el análisis genético de la resistencia a sequía se utilizó el Diseño I de Carolina de Norte en el que cada progenitor

masculino se apareó con  $m$  hembras diferentes (Martínez-Garza, 1988). El análisis de este diseño permitió estimar las varianzas genéticas de las variables de respuesta y determinar la aptitud combinatoria general (ACG) del progenitor masculino y la aptitud combinatoria específica (ACE) de cada cruzamiento. También se estimó la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) y en sentido estrecho ( $h^2$ ) (Molina –Galán, 1992).

## Resultados

El análisis de varianza para S de familias mostró que hubieron diferencias significativas entre los efectos de la sequía sobre las diferentes familias ( $Pr < 0.01$ ).

La familia que obtuvo la menor S (0.26) o menor daño fue la 02–208 (YH - blb x phu). Las demás familias obtuvieron severidades estadísticamente superiores (1.54 y 2.61). (Figura 1).

### **Análisis de severidad en clones.**

El análisis de varianza para S de clones mostró que hubo diferencias significativas entre los efectos de la sequía sobre los diferentes clones ( $Pr < 0.01$ ).

Según los resultados (Figura 2) se observó que de 563 clones evaluados, 320 clones tuvieron menor S de daño por sequía.

De entre los 320 clones, se seleccionaron 19 clones resistentes al estrés por sequía y 30 clones con moderada resistencia y que produjeron más de dos tubérculos por planta. La falta de producción de tubérculos en los genotipos más resistentes está indicando que estos clones utilizaron toda el agua en mantenerse turgentes, en detrimento de la producción de tubérculos. Asimismo, se observó que la mayoría de estos clones alargaron el ciclo vegetativo y recién se encontraban en la formación de tubérculos en el momento de la cosecha. Podría

ser que la mayoría de estos genotipos sean tardíos o hayan alargado el ciclo vegetativo debido a la sequía.

### **Análisis de recuperación en familias.**

El análisis de varianza para R de familias indicó que hubieron diferencias significativas entre el grado de R de las diferentes familias ( $Pr < 0.01$ ).

La familia 02-208 obtuvo el mayor grado de recuperación (0.21) respecto de las demás familias (1.56 y 2.72) (Figura 3).

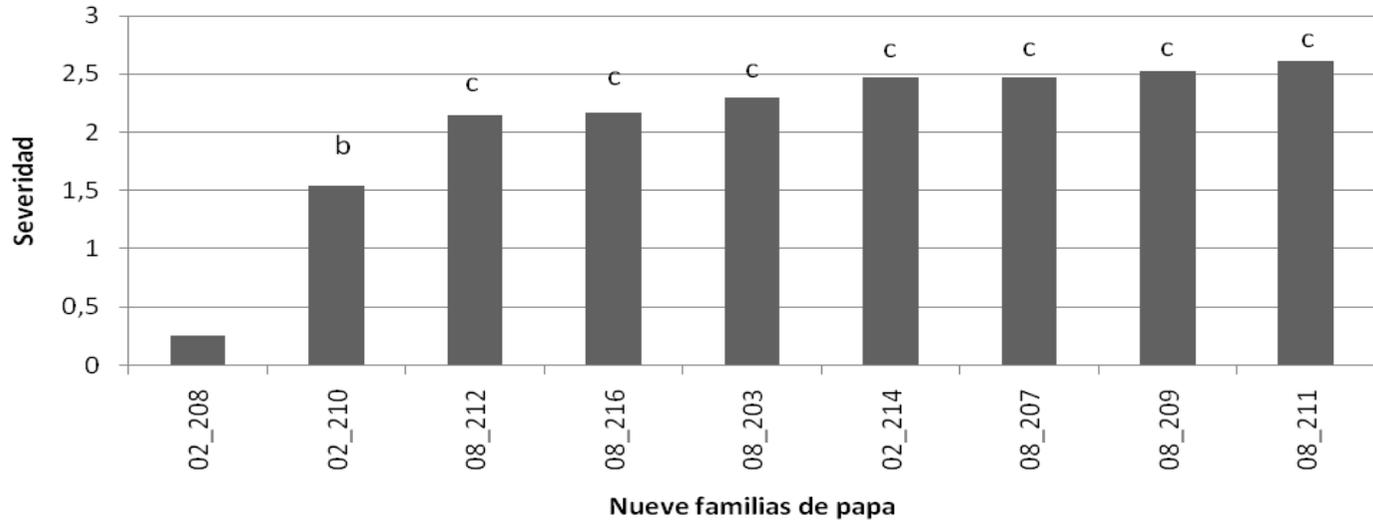
### **Análisis de recuperación en clones.**

El análisis de varianza para R de clones mostró que no hubo diferencias significativas entre los efectos de la R sobre los diferentes clones ( $Pr < 0.554$ ). Por tanto, no fue posible seleccionar a los genotipos que mostraron mayor R mediante contrastes de un grado de libertad.

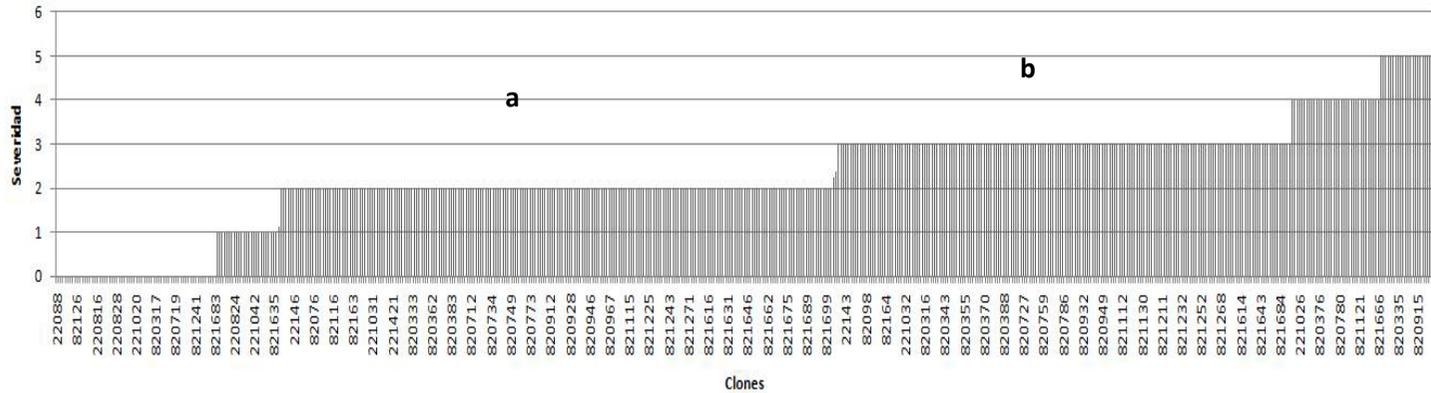
Los 79 genotipos con menor grado de R (5) fueron discriminados por sus valores de las cuatro variables altamente asociadas con la recuperación mediante el análisis de agrupamiento de Cluster método Ward (Figura 4). El dendograma discriminó dos grupos claramente diferentes. El primer grupo tuvo 44 genotipos con altos valores para LR, VR y WUE. De este grupo fueron seleccionados los 16 clones con mayor número de tubérculos (Tabla 2).

### **Análisis de correlación.**

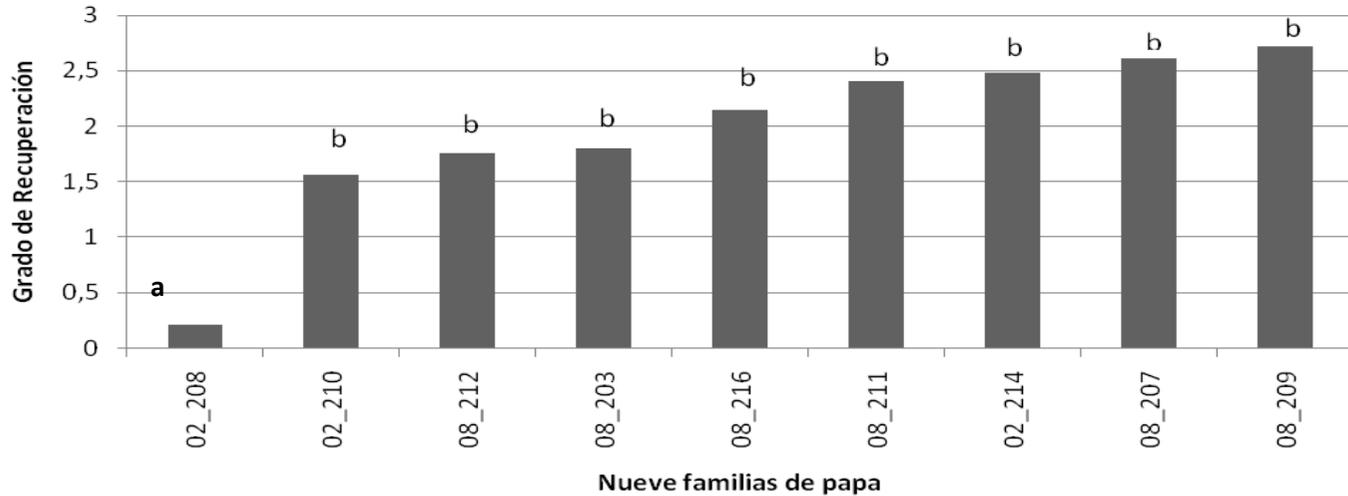
De acuerdo a los coeficientes de correlación de Pearson (Tabla 3) para las progenies de las nueve familias, la variable de respuesta S estuvo altamente asociada con ninguna de las otras variables de respuesta ( $Pr > 0.01$ ). Solamente existió una asociación moderada con las variables R y P. Por otra parte, el análisis también mostró que hubo una alta correlación negativa de la variable R y P y una alta correlación positiva con las variables VR, LR y WUE. Esto significa que las variedades que



**Figura 1.** Severidad de daño por sequía en nueve progenies de papa. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al  $Pr < 0.01$  de probabilidad



**Figura 2.** Severidad de daño por sequía en 563 clones sometidos a sequía en pre-tuberización. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de  $Pr < 0.01$  de probabilidad. Año 2011



**Figura 3.** Grado de recuperación de daño por sequía en nueve progenies de papa sometidas a sequía en pre-tuberización. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales al nivel de  $Pr < 0.01$  de probabilidad. Año 2011

presentaron menor grado de R (o falta de turgencia), mayor VR, mayor LR y mayor WUE expresaron mayor recuperación. Por lo tanto los genes de recuperación podrían estar ligados a dichas variables.

**Tabla 2.** Grado de recuperación, postrado, volumen de raíz, longitud de raíz, WUE, número y peso de tubérculos de dieciséis genotipos de papa seleccionados por su mayor recuperación después de un estrés hídrico en pre-tuberización. Año 2011

N°	Familia	VR (mL)	LR (cm)	WUE	NT	PT (g)
1	02-208-18	60	42	0,79	2	8,4
2	02-208-25	60	49	0,81	4	18,9
3	02-208-30	50	42	0,82	5	20,3
4	02-208-31	60	40	0,79	3	12,5
5	02-210-37	50	43	0,74	10	40,8
6	02-210-40	55	48	0,79	5	16,3
7	08-203-42	60	50	0,79	4	12,5
8	08-203-46	55	40	0,79	3	9,6
9	08-203-67	50	33	0,89	5	29,3
10	08-203-101	70	53	0,89	5	19,6
11	08-209-20	50	35	0,59	10	34,5
12	08-209-25	70	59	0,79	2	8,9
13	08-212-35	55	48	0,32	5	20,0
14	08-212-41	65	49	0,39	10	35,6
15	08-212-76	55	42	0,59	4	9,6
16	08-216-36	50	45	0,39	2	8,5

VR = Volumen de raíz, LR = Largo de raíz, WUE = Eficiencia de uso de agua, NT = Número de tubérculos, PT =Peso de tubérculos.

### **Análisis genético de la resistencia al estrés hídrico.**

Los componentes de varianza genética (Tabla 4) mostraron que los efectos aditivos y dominantes fueron importantes en la resistencia al estrés hídrico por sequía. Considerando el valor de gamma ( $\gamma$ ), se observó que los efectos aditivos y dominantes son igualmente importantes (cercanos a 1) en todas las

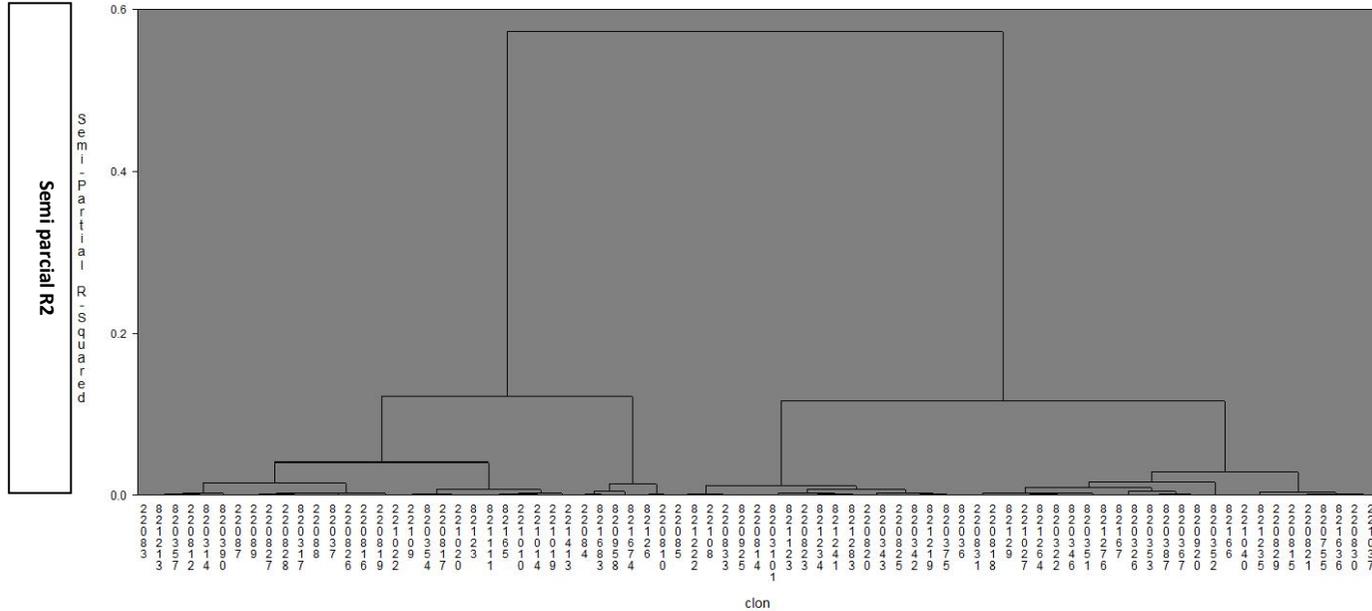
variables a excepción de VR y LR, en las que a pesar de que ambos efectos estuvieron presentes, los efectos dominantes tuvieron mayor peso.

Los resultados encontrados mostraron que la resistencia al estrés hídrico por sequía evaluada a través de la S, R, P y PSR estaría controlada principalmente por genes con efectos aditivos. En el caso del VR y LR, la resistencia estaría controlada por genes con efectos dominantes. Asimismo, las heredabilidades en sentido amplio para S ( $H^2 = 0,87$ ), R ( $H^2 = 0,79$ ) y P ( $H^2 = 0,80$ ), fueron las más altas. Esto significa que en la S el 87% de la variación fenotípica es debida a los genes del genotipo y solamente el 23% es ambiental. En la R el 79% se debe a los genes y el 21% es ambiental. Finalmente, en la P el 80% se debe a los genes y 20% es ambiental.

### **Aptitudes combinatorias.**

Las ACGs de las plantas utilizadas como progenitores masculinos para las variables de respuesta asociadas con la recuperación (Tabla 5) mostraron que el genotipo YH x blb 21 presentó la menor ACG para severidad (-1,103); por tanto, este progenitor sería una buena fuente genética de genes de resistencia al estrés hídrico, similar situación ocurre con las P (menor valor = -0,238), VR (mayor valor = 1,108), PSR (mayor valor = 1,181) y LR (mayor valor = 1,112), confirmando al progenitor mencionado como el mejor de todos los utilizados, con excepción del progenitor macho NKD-164 que mostró buena ACG para R (menor valor = -0,184).

Para la ACE (Tabla 5), la cruce obtenida entre G x NKD – 162 (phu) mostró el valor más bajo para P (-0,109) y el más alto para VR (0,666). Asimismo, presento valores altos para PSR (0,673) y LR (0,540). Otra cruce que se distinguió por su ACE fue la obtenida entre Chulina 3 (phu) x (phu x blb21) que mostró el valor más bajo para S (-0,642), los más altos para PSR (0,691) y LR (0,670) y un valor alto para VR (0,595).



**Figura 4.** 79 clones de papa agrupados por grado de recuperación, longitud de raíz, volumen de raíz, WUE y grado de postrado (turgencia)

**Tabla 3.** Coeficientes de correlación de Pearson para nueve progenies de papa sometidas a estrés hídrico en pre-tuberización. Año 2011

	<b>S</b>	<b>P</b>	<b>R</b>	<b>VR</b>	<b>LR</b>	<b>PSR</b>	<b>NT</b>	<b>PT</b>	<b>WUE</b>
				(mL)	(cm)	(g)		(g)	
<b>Severidad</b>	1	<b>0,40</b>	<b>0,43</b>	-0,16	-0,16	-0,11	0,12	0,08	-0,15
		<,0001	<,0001	0,0003	0,0002	0,014	0,1733	0,3409	0,0004
<b>Recuperación</b>	<b>0,43</b>	<b>0,70</b>	1	<b>-0,71</b>	<b>-0,65</b>	-0,42	0,13	0,07	<b>-0,67</b>
	<,0001	<,0001		<,0001	<,0001	<,0001	0,1261	0,4375	<,0001

S = Severidad, P = Postrado (o turgencia), R = Recuperación, VR = Volumen de raíz, LR = Largo de raíz, PSR = Peso seco de raíz, NT = Número de tubérculos, PT =Peso de tubérculos, WUE = Eficiencia de uso de agua. S = 0 (0% marchitez) a 5 (100% de marchitez), R = 0 (0% recuperación) a 5 (100% recuperación), P (o Turgencia) = 1 a 3. Las variables en negrillas son las que mostraron mayor correlación.

**Tabla 4.** Varianzas genéticas, heredabilidades e importancia de los efectos genéticos en una población de papa bajo estrés hídrico por sequía durante la pre-tuberización. Año 2011

<b>Variables</b>	$\sigma^2_a$	$\sigma^2_d$	$h^2$	$H^2$	$\gamma$
Severidad (S)	4,11	3,73	0,46	0,87	0,95
Recuperación (R)	0,74	0,56	0,45	0,79	0,87
Postrado (o Turgencia) ((P)	0,12	0,09	0,46	0,80	0,87
Volumen raíz (VR)	1,25	0,04	0,40	0,41	0,17
Peso seco de raíz (PSR)	0,79	0,49	0,24	0,39	0,79
Longitud raíz (LR)	0,83	0,01	0,31	0,32	0,13

$\sigma^2_a$  = Varianza aditiva,  $\sigma^2_d$  = Varianza de dominancia,  $h^2$  = Heredabilidad en sentido estrecho,  $H^2$  = Heredabilidad en sentido amplio,  $\gamma$  = importancia de efectos genéticos ( $\gamma = 1$ , aditiva y dominante son igualmente importantes,  $\gamma > 1$  = aditivos importantes;  $\gamma < 1$  = dominantes importantes)

**Tabla 5.** ACG y ACE de los progenitores machos y cruza interespecificas en papa bajo estrés hídrico en pre-tuberización. Año 2011

Machos	ACG					
	Severidad	Recuperación	Turgencia	Volumen raíz (mL)	Paso seco raíz (g)	Longitud raíz (cm)
NKD136	0,29	-0,13	0,09	-0,40	-0,39	-0,31
NKD158	0,28	-0,11	0,05	-0,16	-0,21	-0,19
NKD162	0,20	-0,17	0,04	-0,05	-0,05	-0,22
NKD164	0,33	<b>-0,18</b>	0,06	-0,50	-0,53	-0,39
YHxblb21	<b>-1,10</b>	0,59	-0,24	<b>1,11</b>	<b>1,18</b>	<b>1,11</b>
Cruza	ACE					
D x NKD136	0,03	-0,01	0,01	-0,04	-0,04	-0,03
Wilapala x NKD158	-0,01	0,13	-0,07	0,54	0,50	0,26
D x NKD158	0,07	-0,16	0,09	-0,63	-0,58	-0,33
D x NKD162	0,24	-0,20	0,13	-0,75	-0,76	-0,61
G x NKD162	-0,17	0,17	-0,11	0,67	0,67	0,54
A x NKD164	0,31	-0,07	0,06	-0,45	-0,54	-0,58
D x NKD164	-0,25	0,05	-0,04	0,36	0,45	0,51
Bol 2835 x YHxblb21	0,71	-0,43	0,10	-0,68	-0,78	-0,74
Chulina3 (phu) x YHxblb21	-0,64	0,41	-0,08	0,60	0,69	0,67

S = 0 (0% marchitez) a 5 (100% de marchitez), R = 0 (0% recuperación) a 5 (100% recuperación), P (o Turgencia) = 1 a 3.

Esto indica que estas cruza serían las más aptas para desarrollar un vigor híbrido para dichos caracteres. Al ser la papa una especie de multiplicación vegetativa los caracteres dominantes pueden ser fijados.

### Discusión

Se debe enfatizar que si bien la primera responsabilidad del fitomejorador es desarrollar genotipos resistentes a la sequía, debe optarse por un enfoque interdisciplinario para evaluar el germoplasma.

Según Blum (2005), cuando un genotipo rinde mejor que otro bajo condiciones de sequía, este es relativamente más resistente a sequía. El tipo de sequía se desarrolla cuando la demanda del cultivo por agua no está satisfecha por la oferta y el agua de la planta se reduce. Las plantas pueden resistir a la sequía ya sea evitando la deshidratación o por la tolerancia a la deshidratación tal como lo sugirió Levitt (1972). La resistencia a la sequía en términos fisiológicos involucra una interacción entre la magnitud y el momento del estrés. El momento se refiere al estado de desarrollo de la planta cuando ocurre el estrés. Por ejemplo, la resistencia a la sequía en plántula en trigo no tiene nada que ver con la resistencia a sequía durante el llenado de grano en el campo (Blum, 2005).

Los resultados en el presente estudio mostraron que en la resistencia a sequía están involucrados efectos aditivos y dominantes, y ambos efectos son igualmente importantes, lo que denota la complejidad de la resistencia al estrés hídrico por sequía, aspecto que coincide con lo observado por Asfaw (2012), quien menciona que genéticamente la resistencia a sequía tiene un mecanismo de herencia poligénica con baja heredabilidad, que muestra una variación genética limitada. Sin embargo, para nuestras familias se observaron altas heredabilidades en sentido amplio para S, R y P (o turgencia). Esto indicaría que en estas poblaciones existiría una amplia

varianza genética para estos caracteres. Por tanto, serían poblaciones aptas para seleccionar por dichos caracteres.

En los ambientes difíciles donde la mayoría de los pequeños agricultores de los países en desarrollo cultivan, los mecanismos de resistencia a la sequía son fisiológicamente complejos, debido a que la sequía interacciona con otros factores ambientales, como la alta temperatura, baja fertilidad de los suelos, acidez de los suelos, salinidad, enfermedades y plagas. Por lo tanto, la expresión de la resistencia a sequía es afectada por una alta interacción del genotipo con el ambiente (G x E). Como resultado la valiosa resistencia a la sequía puede ser enmascarada por una pobre adaptación a un ambiente específico (Beebe *et al.*, 1998; Beebe *et al.*, 2010). Esta complejidad en ambientes de sequía y el rango de mecanismos que las plantas usan para la adaptación a la sequía hace difícil identificar estrategias y criterios de selección que contribuyan a rendimientos altos y estables bajo condiciones de no estrés y estrés hídrico (Asfaw, 2012).

En nuestro estudio las únicas variables asociadas con la S (R y P) fueron aquellas que se evaluaron inmediatamente después del periodo de sequía. Todas las variables que no expresaron asociación se evaluaron a la madurez fisiológica y después de un largo periodo de recuperación. Esto con la finalidad de perpetuar los genotipos. Lamentablemente, esto imposibilita saber si realmente existió algún grado de asociación entre estas variables y la severidad. Debido a que de los 563 clones solamente 49 (19 resistentes y 30 entre moderadamente resistentes y susceptibles) produjeron tubérculos no se podrá realizar una segunda evaluación con toda la población. En este momento se están multiplicando los 49 genotipos y se implementará un segundo ensayo con los mismos. En este caso se tendrán repeticiones y será posible evaluar todas las variables después del periodo de sequía.

En la capacidad de recuperación de las plantas estresadas por sequía se observó una correlación positiva significativa con el P

de las plantas y correlaciones negativas significativas y altas con VR, LR y WUE. Estos aspectos ya fueron ampliamente debatidos en muchos trabajos sobre sequía y hasta el día de hoy no se han llegado a resultados concluyentes (Blum, 2005). Por lo que en nuestro caso será necesario que todos los genotipos seleccionados sean evaluados en diferentes ambientes, antes de definir si realmente son resistentes a sequía.

Se debe mencionar que el ideotipo resistente a sequía no siempre es fácil de definir. En talleres de fitomejoramiento para ambientes propensos a la sequía existe un debate constante de los supuestos mecanismos de resistencia como la WUA, sus interrelaciones y asociaciones con el rendimiento potencial. El bajo rendimiento por condiciones limitadas de agua puede ser determinado por factores genéticos que controlan el rendimiento potencial, y/o la resistencia a la sequía, y/o el WUE (Blum, 2005). El rendimiento potencial no fue analizado en nuestro estudio. El WUE es a menudo una variable de respuesta para la resistencia y el mejoramiento del rendimiento del cultivo bajo condiciones de estrés. La resistencia a sequía es a veces considerada como perjudicial al potencial de rendimiento, lo cual es razonable porque el rendimiento y la resistencia a sequía son rasgos diferentes que son controlados por diferentes genes o sistemas de genes, es decir, que se pueden seleccionar de manera independiente uno del otro (Quizenberry, 1987).

Los biólogos moleculares que entran en esta disciplina a menudo reportan el efecto de genes exóticos para la tolerancia a sequía y advierten su expectativa de valor, lo cual es un caso raro. En nuestro ensayo pudimos observar que los genotipos más resistentes y con mayor recuperación expresaron una mayor WUA. Sin embargo, aunque no se observó una asociación significativa con el rendimiento ya sea en NT o PT, existió una tendencia a que los genotipos más resistentes expresen menor NT y PT que los susceptibles. Esto podría significar que en general los genotipos más resistentes emplearon más agua y fotosíntesis para mantenerse turgentes,

pero también es probable que estos genotipos tuvieran otros mecanismos para tolerar este estrés hídrico por sequía. En el caso de los clones susceptibles la producción de tubérculos probablemente fue una respuesta adaptativa al estrés hídrico por sequía. No obstante, los 19 genotipos que fueron resistentes y produjeron tubérculos, son valiosos y nos servirán para un posterior estudio.

Por otra parte, mucho se ha escrito y debatido sobre la absorción de la humedad por las raíces en el suelo. Al final, la esencia de la cuestión es que, cuando la humedad del suelo profundo está disponible para una raíz larga, es simplemente tan eficaz como un larga cuerda en un pozo profundo (Gewin, 2010). La variación genética existente en la longitud de la raíz potencial (máxima LR medida en el suelo sin estrés y en condiciones no limitantes) puede cambiar, dependiendo de si el suelo está seco o no, lo cual a corto o largo plazo se vuelve irrelevante (Blum, 2005).

No es absolutamente claro si la capacidad para desarrollar raíces más largas bajo estrés es compatible con un alto rendimiento potencial. Cuando todos sus requerimientos son efectivamente suministrados, las plantas no necesitan una gran raíz. La masa de raíces en un sistema de riego por goteo es muy productiva y relativamente pequeña. Sin embargo, cuando existe falta de garantía de recursos acuíferos, una raíz potencialmente grande es necesaria para garantizar captación de recursos en condiciones irregulares. Esta forma de seguro puede suponer una carga sobre el potencial de rendimiento si una raíz grande se expresa en volumen de raíces. En los cultivos de cereales como la caña (y sin duda en el arroz) una raíz profunda es muy probable asociado con un número limitado de raíces adventicias.

En nuestro ensayo observamos que la capacidad de R estuvo asociada con mayor VR y LR de las plantas. Esto indicó que los genotipos con mejor R tenían mayor VR y LR. Esto concuerda con Gewin (2010) quien reporta que un equipo de

Camberra de la CSIRO dirigido por Michelle Watt encontró que había líneas de trigo con la capacidad para resistir los efectos adversos de la sequía, esta capacidad fue directamente proporcional a la densidad y grado de desarrollo de la raíz y les permitía penetrar en el suelo un 25% más que otros genotipos.

Se debe mencionar que hasta el día de hoy hay un conocimiento insuficiente de los mecanismos de herencia de la resistencia a la sequía. Al respecto Cattivelli (2008), menciona que en la resistencia genética a la sequía en trigo, hay baja heredabilidad, un control poligénico, epístasis, una interacción significativa del genotipo y el ambiente ( $G \times E$ ) y los caracteres cuantitativos y el ambiente ( $QTL \times E$ ). El conocimiento práctico de algunos mecanismos de herencia a la sequía es una de las contribuciones más importantes de nuestro trabajo, en la que hemos intentado analizar los componentes de varianza genética para determinar la heredabilidad en sentido amplio ( $H^2$ ) para las variables S, R y P (o turgencia), donde hemos observado una alta heredabilidad para estas variables y una heredabilidad baja para VR, PSR y LR. Al respecto Molina – Galán (1992) menciona que  $H^2$  se basa en la varianza genotípica y por tanto mide en qué medida la varianza fenotípica está determinada por la varianza genotípica; es decir, incluye los efectos de la varianza por dominancia y de la varianza epistática. La  $H^2$  no aporta mucho a la hora de entender las propiedades genéticas de una población, ni revela la causa del parecido fenotípico entre parientes.

Ramirez y Egaña (2003) mencionan que la  $H^2$  puede variar entre 0 y 1. Un valor de 0 indica que las diferencias en el genotipo no contribuyen a la varianza fenotípica y que todas las diferencias fenotípicas provienen de la variación ambiental. Un valor de 1 indica que toda la varianza fenotípica se debe a diferencias genotípicas. En nuestro estudio estaría ocurriendo el segundo caso, lo cual sugeriría que los caracteres S, R y P son variables que podrían utilizarse para la selección de genotipos con genes de efectos aditivos para resistencia al estrés hídrico

por sequía. Además, estos genes podrían acumularse a través de cruzamientos recurrentes.

Indicar que nosotros no medimos la materia seca de follaje, sin embargo en un trabajo previo realizado por Gabriel *et al.* (2011b) encontraron una correlación alta y significativa de S y R con la materia seca de raíz y follaje, indicando esto que las variedades más resistentes y que mejor recuperaban acumularon mayor cantidad de fotosintatos en estos órganos.

Finalmente debemos indicar que no hemos considerado otras variables de respuesta como: la regulación de los estomas, cuyos efectos son dominantes como aditivos, la resistencia de la cutícula, la turgencia celular, los espacios de aire intercelular, las reacciones bioquímicas y la relación de los caracteres de resistencia a la sequía y la productividad de la planta, que son más complejas de medir, pero que convendría medir y correlacionar con las variables de respuesta consideradas en el presente trabajo.

### **Agradecimientos**

Se agradece el apoyo económico de los proyectos Fontagro - CLIPAPA (FTG/RF-1025-RG), Fontagro - papa Cambio Climático (FTG-8037/08) y “Fortaleciendo capacidades de innovación participativa para luchar contra la pobreza rural” (IP – Holanda). Gracias al Dr. José Ignacio Ruíz de Galarreta de Neiker Tecnalia en España, por la revisión y sugerencias al presente documento.

### Bibliografía Consultada

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, Bolivia* 42 (60): 25-31.

Asfaw, A. 2011. Breeding for drought tolerance by integrative design: The case of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in Ethiopia. Thesis Wageningen University, Wageningen, NL. 185 pages.

Beebe, S.; I.M. Rao; C. Cajiao; M. Granales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environment. *Crop Sci* 48: 582-592.

Beebe, S.; I.M. Rao; M.W. Blair; J.A. Acosta-Gallegos. 2010. Phenotyping common beans for adaptation to drought. Page 311-334 in Ribaut, J.M., Monneveux, P. (eds). Drought phenotyping in crops; from theory to practice. Generation challenge Program Special Issue on Phenotyping.

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.

Cattivelli, L. 2008. Plant adaptation to abiotic stress conditions: An integrated view from breeding to genomics. Page 135-137. In: Carmen M Avila, Sergio G Atienza, José I Cubero, María T Moreno (eds); *Actas de Horticultura. IV Congreso de mejora genética de plantas*, 14 - 16 Octubre, 2008, Córdoba, España.

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

Gabriel, J.; J.I. Ruiz de Galarreta; R. López; L. Barandalla; C. Alvarado; E. Ritter. 2011a. Short communication. Introgression of late blight (*Phytophthora infestans* L.) resistance from tuber-bearing

*Solanum* wild species into cultivated potato. Spanish J Agr. Res. 9 (1): 193 – 197.

Gabriel, J.; P. Porco; A. Angulo; J. Magne; J. La Torre; P. Mamani. 2011b. Resistencia genética a estrés hídrico en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) bajo invernadero. Revista Latinoamericana de la Papa 16 (2): 173 – 208.

Gewin, V. 2010. An underground revolution. Macmillan Publishers Limited. p. 552 – 553.

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 p.

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: Febrero 2012.

Levitt, J. 1972. Responses of plant to environmental stresses. Academic Press. New York.

López, R.; L. Barandalla; E. Ritter; U.N. Hasse; J.I. Ruiz de Galarreta. 2011. Calidad y valor nutricional de germoplasma nativo de patata para su incorporación en programas de mejora genética. Batata show, Brasil 29: 12 -18.

Magne, J.; R. Ríos; J. Gonzáles; M. Siles. 2009. Herencia de la resistencia genética de arveja (*Pisum sativum* L.) al anegamiento. Revista de Agricultura, Bolivia 47 (62): 44 – 51.

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

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

Molina-Galán J.D. 1992. Introducción a la genética de poblaciones y cuantitativa: Algunas implicaciones en genotecnia. AGT, México D.F, México. 349 p.

Quizenberry, J.E. 1991. Mejoramiento de la planta para Resistencia a la sequía y el aprovechamiento del agua. Página 233 – 256 *in* Christianse Mery y Lewis F. Charles (eds); Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. Noriega, México D.F., México.

Ramírez, L. y B. Egaña. 2003. Guía de conceptos de genética cuantitativa. Departamento de Producción Agraria, Universidad Pública de Navarra. [http://www.unavarra.es/genmic/genética\\_y\\_mejora/genética\\_cuantitativa/GENETICA-CUANTITATIVA.htm](http://www.unavarra.es/genmic/genética_y_mejora/genética_cuantitativa/GENETICA-CUANTITATIVA.htm). 17 p. Consulta: Mayo, 2012.

Siles, M. 2005. Diseño de bloques incompletos con una sola repetición en la evaluación preliminar de material avanzado en programas de mejoramiento genético de cultivos. *Revista de Agricultura* 34: 39 – 45.

SAS. Institute Inc. 2004. User's guide. Statistics. Version 9.2. SAS Institute Inc., Cary, North Carolina, USA.

Thiele, G.; G. Hareau; V. Suarez; E. Chujoy; M. Bonierbale; L. Maldonado. 2008 Varietal change in potatoes in developing countries and the contribution of the International Potato Center: 1972-2007. International Potato Center (CIP), Lima, Peru. Working Paper 2008-6. 46 p.

Torrez, W.; H. Foronda. 2008. Producción de semilla de papa dentro del sistema nacional de certificación de semilla. *Revista de Agricultura, Bolivia* 43 (60): 3- 9.

Zeballos, H.; F. Balderrama; B. Condori; J. Blajos. 2009. Economía de la papa en Bolivia (1998-2007). Fundación PROINPA, Cochabamba, Bolivia. 129 p.