

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS



**“RECUPERACIÓN DE LA FOTOSÍNTESIS COMO CRITERIO DE
RIEGO EN UNA VARIEDAD DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.) CON
TOLERANCIA MEDIA A LA SEQUÍA”**

Presentada por:

CARMEN CECILIA SILVA DÍAZ

**TESIS PARA OPTAR EL TÍTULO DE
BIÓLOGO**

Lima - Perú

2019

DEDICADO A:

Leonardo, Cristóbal, Vasco, Doménica y Benjamín,
mis sobrinos.

AGRADECIMIENTOS

A mis padres y hermanos, por ser mi soporte y ejemplo de que con empeño y trabajo, se logran cosas buenas.

Al proyecto “Uso efectivo del agua en el cultivo de papa en zonas áridas: mejorando el manejo del riego mediante el monitoreo del estatus hídrico para enfrentar al Cambio Climático”, Investigación Estratégica del Programa Nacional de Innovación Agraria (PNIA), al fomentar el desarrollo de la ciencia en el Perú, el programa de investigación CGIAR - Roots Tubers and Bananas por el co-financiamiento y el Centro Internacional de la Papa (CIP), por brindar el soporte científico y técnico, además de las instalaciones necesarias.

A David Ramírez por darme la oportunidad de participar en este proyecto, aprender de él y dedicarle esfuerzo a este trabajo.

Al profesor Alfredo Rodríguez, por ser el punto de partida en esta aventura, por confiar en mí y apoyarme con sus observaciones y tiempo para escuchar mis dudas, desde el primer documento que me encomendaron elaborar para concursar a la plaza de tesista.

A Javier Rinza, Nikolai Alarcón y Jesús Zamalloa, por ser mis maestros desde mi primer día en el CIP, gracias por la paciencia.

Al equipo de RSU-CIP, liderado por Wendy Yactayo, quienes con su experiencia y buena predisposición hicieron posible un experimento muy bonito. Gracias por compartir un poco de su experiencia conmigo Sres. *Paisa, Pecana, Lucho, Ccenta* y Huarcaya.

A Roberto Quiroz, Hildo Loayza, Luis Silva, Johan Ninanya y Jonas Wittern, grandes profesionales y personas que conocí durante este periodo en el CIP y que aportaron con preguntas, comentarios, una mano en la toma de datos, al escucharme y finalmente, planteándome más preguntas.

Al profesor Abelardo Calderón, por ser mi consejero desde el curso de Biología Experimental en la Agraria, por contagiarme su curiosidad y cariño por el mundo vegetal.

ÍNDICE GENERAL

I.	INTRODUCCIÓN.....	1
II.	REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
	2.1 El estrés hídrico y su efecto en el cultivo de papa.....	3
	2.2 Rasgos claves para el estudio de las respuestas del cultivo de papa frente a la restricción hídrica.....	4
	2.2.1 Variables ecofisiológicas.....	4
	2.2.2 Rendimiento de cultivo.....	9
	2.3 UNICA, una variedad mejorada, adaptable y productiva.....	9
III.	MATERIALES Y MÉTODOS.....	10
	3.1 Descripción del lugar y condiciones experimentales.....	10
	3.2 Diseño experimental.....	12
	3.3 Fenología.....	13
	3.4 Riego.....	14
	3.5 Evaluaciones ecofisiológicas de recuperación.....	16
	3.6 Evaluación del rendimiento de cultivo.....	18
	3.7 Análisis estadístico.....	18
IV.	RESULTADOS.....	19
	4.1 Fenología.....	19
	4.2 Riego.....	19
	4.3 Recuperación de variables ecofisiológicas.....	20
	4.4 Rendimiento de cultivo.....	28
V.	DISCUSIONES.....	31
	5.1 Efecto de la restricción hídrica en el rendimiento del cultivo de papa.....	31
	5.2 Respuestas de la recuperación de fotosíntesis a la restricción hídrica en papa.....	32
	5.3 Respuesta de variables ecofisiológicas adicionales a la restricción hídrica en papa.....	33

VI. CONCLUSIONES.....	35
VII. RECOMENDACIONES.....	36
VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	37
IX. ANEXOS.....	43

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Condiciones microambientales durante el experimento.....	10
Tabla 2. Características del suelo del campo experimental.....	11
Tabla 3. Inicio de senescencia para cada tratamiento y tipo de riego, expresado en días después de la siembra (DDS) y sumatoria de tiempo termal (ΣTT).....	19
Tabla 4. Volumen total del riego recibido durante la campaña (\pm error estándar), por cada tratamiento y tipo de riego, expresado en metros cúbicos por hectárea ($m^3 ha^{-1}$).	19
Tabla 5. Valores máximos y mínimos de g_{s_max} y A_n , registrados por parcela, para cada tipo de riego, durante el experimento.....	21
Tabla 6. Número de días con restricción hídrica previo al riego de recuperación, independiente de cada tratamiento y tipo de riego, generando ciclos de recuperación, expresados en rangos de días después de la siembra (DDS).	21
Tabla 7. Valores promedio (\pm error estándar) de las variables Recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII (Fv'/Fm') e Índice de reflectancia fotoquímico (PRI) evaluadas en los tratamientos T1 y T2 con riego por GOTEJO, durante un ciclo de recuperación (50-58 DDS). Se presentan los datos del día previo al riego (-1 DDR) y posteriores a este (+1, +4 y +7 DDR).....	24
Tabla 8. Valores promedio (\pm error estándar) de las variables Recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII (Fv'/Fm') e Índice de reflectancia fotoquímico (PRI) evaluadas en los tratamientos T1 y T2 con riego por GRAVEDAD, durante un ciclo de recuperación (50-58 DDS). Se presentan los datos del día previo al riego (-1 DDR) y posteriores a este (+1, +4 y +7 DDR).....	25

Tabla 9. Coeficiente de correlacion (r) entre el rendimiento final y las variables ecofisiológicas: Recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (Fv'/Fm'), Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}) e Índice de reflectancia fotoquímico (PRI), considerando los resultados de los tres tratamientos.	30
---	----

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Relación entre A_n y g_s 5
- Figura 2. Semillas de UNICA en el día de siembra y flor avistada 47 días después de la siembra 9
- Figura 3. Diseño experimental: tratamientos T1 (rojo), T2 (amarillo) y T3 (azul) con 4 repeticiones bajo riego por goteo (área verde) y gravedad (área rosada). Cada parcela (tratamiento) estuvo subdividida en 6 subparcelas (20 plantas). Se escogió al azar una en cada parcela y dentro de ella, 3 plantas (círculos verdes) para ser monitoreadas durante todo el experimento..... 12
- Figura 4. Monitoreo de recuperación fotosintética (A_{rec}), entre los 30 y 96 días después de la siembra (DDS). A: tratamiento control (T1); B: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) y C: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T3), bajo riego por goteo. volumen de riego recibido por los tratamientos durante dicho periodo, en láminas de riego (LR): barras verticales rojas (T1), amarillas (T2) y azules (T3). Ciclos de recuperación, luego de regar alguno de los tratamientos con restricción hídrica: áreas sombreadas. Inicio de senescencia para cada tratamiento: línea verde entrecortada. Cada punto es el promedio de 4 repeticiones..... 22
- Figura 5. Monitoreo de recuperación fotosintética (A_{rec}), entre los 30 y 96 días después de la siembra (DDS). A: tratamiento control (T1); B: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) y C: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T3), bajo riego por gravedad. Volumen de riego recibido por los tratamientos durante dicho periodo, en láminas de riego (LR): barras verticales rojas (T1), amarillas (T2) y azules (T3). Ciclos de recuperación, luego de regar alguno de los tratamientos con restricción hídrica: áreas sombreadas. Inicio de senescencia para cada tratamiento: línea verde entrecortada. Cada punto es el promedio de 4 repeticiones..... 23

- Figura 6. Evaluación de la recuperación fotosintética (A_{rec}) antes (-1 DDR) y después de un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo ambos tipos de riego. Los datos tomados en gravedad y goteo se registraron en los rangos de 75-83 y 85-93 DDS, respectivamente. Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) diferencias significativa al 5%. 25
- Figura 7. Evaluación de la máxima eficiencia del PSII (F_v'/F_m') el día previo (-1 DDR) y posteriores a un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo riego por GOTEIO, entre los 85 y 93 días después de la siembra (DDS). Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) diferencias significativa al 5%. (n.s.) Diferencias no significativas al 5%..... 26
- Figura 8. Evaluación del índice de reflectancia fotoquímico (PRI) el día previo (-1 DDR) y posteriores a un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo riego por GRAVEDAD, entre los 74 y 82 días después de la siembra (DDS). Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) diferencias significativa al 5%..... 26
- Figura 9. Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}), en T1 (control) y T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), antes (barras negras) y después del riego (barras grises), evaluada en el ciclo de recuperación 50-58 DDS..... 27
- Figura 10. Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}), en los tratamientos T1 (control), T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y T3 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), antes (barras negras) y después del riego (barras grises), evaluada en los ciclos de recuperación 85-93 y 75-83 DDS, para goteo y gravedad respectivamente..... 28

Figura 11. A: correlación entre recuperación fotosintética (A_{rec}) y eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (Fv'/Fm') ($r=0.39$). B: correlación entre recuperación fotosintética (A_{rec}) y discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}) ($r=0.73$). C: correlación entre recuperación fotosintética (A_{rec}) e índice de reflectancia fotoquímico (PRI) ($r=0.71$)..... 28

Figura 12. Rendimiento total de peso seco de tubérculos (PST) en los tratamientos T1 (control), T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y T3 ($g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para el sistema de riego por goteo (barras negras) y gravedad (barras grises). Letras diferentes indican diferencia significativa ($p<0.05$) entre tratamientos, detectada por prueba LSD, luego de un ANOVA, a partir del promedio de 4 repeticiones. 30

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1. Sistema de riego por goteo. A: detalle de dimensiones consideradas para el cálculo del volumen de riego requerido por surco (V_{rs}), largo del surco (12.5 m), ancho del surco (0.35 m) y profundidades de raíz (0.15 / 0.2 / 0.3 m). B: parcela control bajo riego por goteo, compuesta por 4 surcos	42
Anexo 2. Curva de luz de la variedad UNICA, en condiciones de invierno - La Molina, 2017. Se señala el punto de saturación de luz: el valor par aproximado al cual la tasa fotosintética ya no se incrementó más. este valor par fue considerado como parámetro fijo para los monitoreos con el sistema medidor de fotosíntesis portátil LI-6400XT.....	42
Anexo 4. Monitoreo ecofisiológico: registro de variables a_n , g_{s_max} y Fv'/Fm' con el sistema medidor de fotosíntesis portátil LI-6400XT, entre las 8 y 10 am.....	43
Anexo 5. Monitoreo de PRI con espectroradiómetro ASD (Analytical Spectral Devices): calibración del equipo previa a toma de datos por planta.....	44
Anexo 6. Preparación de muestras de isótopos para su envío al laboratorio de isótopos estables de la universidad de California-Davis, EEUU y detalle del equipo utilizado	44
Anexo 7. Cosecha para determinar el rendimiento de cultivo a los 97 DDS.....	45
Anexo 8. Rendimiento de cultivo: peso seco promedio obtenido por planta ($g\ planta^{-1}$)	46
Anexo 9. Rangos de valores entre los que flucturaron las variables ecofisiológicas adicionales para cada tratamiento y tipo de riego.....	46
Anexo 10. Valores T, luego de comparar las medias de T1 y T2, para cada variable y tipo de riego, antes (-1) y días después (1, 4, 7) del riego (DDR). La evaluación se dio entre los 50 y 58 días después de siembra.....	47

Anexo 11. Analisis de varianza y posterior prueba de diferencia mínima significativa (LSD) para el rendimiento de tubérculo bajo riego por goteo (A) y gravedad (B).....	47
--	----

LISTA DE ABREVIATURAS

- PNIA : Programa Nacional de Innovación Agraria
- CIP : Centro Internacional de la Papa
- RTB : Raíces, Tubérculos y Bananas (CGIAR)
- A_n : Fotosíntesis neta
- A_{rec} : Recuperación fotosintética
- g_{s_max} : Conductancia estomática a luz saturada, máxima o a media mañana
- Δ_{hoja} : Discriminación isotópica de carbono medido en hojas
- F_v/F_m' : Eficiencia fotoquímica del fotosistema II a luz saturada
- PRI : Photochemical Reflectance Index (Índice de reflectancia fotoquímico)
- PST : Peso seco de tubérculo
- DDS : Días después de la siembra
- DDR : Días después del riego post-estrés
- TIO : Tuber initiation onset (Inicio de tuberización)
- θ : Humedad volumétrica del suelo
- u : Humedad gravimétrica del suelo
- ρ : Densidad aparente del suelo
- CC : Capacidad de campo
- Q : Caudal de riego

RESUMEN

El incremento de la aridez en regiones como la costa peruana a causa del Cambio Climático, impactaría negativamente en la agricultura. Es necesario mejorar el rendimiento de cultivos con menor disponibilidad de agua para el riego. Una medida de adaptación a esto es el manejo del agua a través de mejoras en los calendarios de riego. En este trabajo se utilizaron herramientas fisiológicas como la tasa de fotosíntesis (A_n) y su recuperación luego de un riego post-estrés (A_{rec}), como indicadores de un riego oportuno, luego de someter al cultivo de papa (variedad UNICA) a restricción hídrica. La conductancia estomática máxima (g_{s_max}) fue indicador de niveles de estrés. Además, se midieron otros parámetros fisiológicos en paralelo para dar soporte a la respuesta de A_{rec} . El experimento de campo se realizó en la estación experimental La Molina-Lima del CIP, entre julio y octubre del 2017 bajo dos tipos de riego, goteo (GO) y gravedad (GR). Los tratamientos bajo restricción hídrica (T2 y T3) fueron regados cuando llegaron a valores mínimos de g_{s_max} (0.15 y 0.05 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) y comparados con un control (T1) regado con mayor frecuencia, manteniendo la humedad del suelo cercana a capacidad de campo. El rendimiento del cultivo fue estimado con una cosecha final. Antes del riego, T2 y T3 llegaron al 50 y 25 por ciento de A_{rec} , respectivamente, sin distinción entre tipos de riego y después de ser regadas, a un máximo de 92 por ciento (T2-GO) y 68 por ciento (T3-GR). El rendimiento del cultivo de T1, T2 y T3 fue en GO: 9.7 ± 0.5 , 5.2 ± 0.6 y $4.4\pm 0.2\ t\ ha^{-1}$ respectivamente; y en GR: 8.2 ± 0.9 , 6.3 ± 0.2 y $3.7\pm 0.3\ t\ ha^{-1}$ respectivamente. La sensibilidad de A_{rec} a la disponibilidad hídrica en ambos niveles de estrés y su buena relación con los demás parámetros evaluados, la postulan como un parámetro recomendado a evaluar, pues expresaría el estado fisiológico en el que se encuentra el cultivo y ayudaría a predecir su rendimiento y definir la idoneidad del riego aplicado, como lo hizo con este trabajo.

Palabras claves: *recuperación fotosintética, fluorescencia clorofiliana, discriminación isotópica de carbono, índice de reflectancia fotquímico, riego por goteo, riego por gravedad.*

ABSTRACT

The increase of aridness in prone regions such as the Peruvian coast due to Climate Change, would negatively impact agriculture. It is necessary to improve crop yield with less irrigation water available. A measure of adaptation to this situation is the water management through improvements in irrigation schedules. To do so, in this research, physiological tools such as photosynthesis (A_n) and its recovery after re-watering (A_{rec}) were used as an indicator of an appropriate irrigation, after subject potato crop (UNICA variety) to water restriction. Maximum stomatal conductance (g_{s_max}) was indicator of stress levels. Also, other physiological parameters were measured in parallel to support A_{rec} 's response. The field experiment was carried out at the CIP's La Molina-Lima experimental station, between July and October 2017, over two irrigation types, drip (DR) and furrow (FU) irrigation. Treatments under water restriction (T2 and T3) were re-watered when reached minimum values of g_{s_max} (0.15 and 0.05 mol H₂O m⁻²s⁻¹) and compared with a control (T1), watered more often maintaining soil moisture close to field capacity. Crop yield was estimated with a harvest. Before re-watering, T2 and T3 reached 50 and 25 percent of A_{rec} , respectively, without distinction between irrigation types and after re-watering, a maximum of 92 percent (T2-DR) and 68 percent (T3-DU). The crop yield of T1, T2 and T3 was in DR: 9.7 ± 0.5 , 5.2 ± 0.6 and 4.4 ± 0.2 t ha⁻¹ respectively; and in FU: 8.2 ± 0.9 , 6.3 ± 0.2 and 3.7 ± 0.3 t ha⁻¹ respectively. A_{rec} 's sensitivity to water availability, under both stress levels and its good relationship with other parameters, postulate it as suitable parameter to evaluate, plus it would express the physiological state of the crop and help to predict its yield, likewise to define the suitability of the irrigation applied, as it was for this work.

Key words: *photosynthetic recovery, chlorophyll fluorescence, carbon isotope discrimination, photochemical reflectance index, drip irrigation, furrow irrigation.*

I. INTRODUCCIÓN

Los desafíos a los que se enfrenta la seguridad alimentaria global como el crecimiento demográfico, la escasez del agua e incremento de la intensidad de precipitaciones, vienen siendo acentuados por el Cambio Climático (Simelton et al., 2012). Dichos eventos extremos incrementan la vulnerabilidad de los cultivos a padecer estrés hídrico (Xu et al., 2010), causando una reducción en su rendimiento e incrementando los costos de producción e irrigación (Díaz, 2016). Es una necesidad por tanto, incrementar la sostenibilidad, resiliencia y productividad de la agricultura mediante el uso eficiente de recursos como el agua de riego (FAO, 2016).

La baja disponibilidad hídrica limita el crecimiento vegetal debido principalmente, a la reducción del balance de carbono que depende de la fotosíntesis (Flexas et al., 2009). Entender las respuestas de la planta frente a ciertos niveles de estrés hídrico, así como las limitaciones fisiológicas de la fotosíntesis durante su recuperación después de un riego post-estrés, ayudaría a la implementación de prácticas de manejo de cultivos frente al Cambio Climático (Campos et al., 2014; Flexas et al., 2006; Xu et al., 2010). Por ejemplo, se ha propuesto ahorrar agua con un riego eficiente, al definir el momento de riego más apropiado bajo restricción hídrica (Jones, 2004). Así como también, se podría mantener la actividad fotosintética óptima y rendimientos elevados de plantas bajo un riego constante (Medici et al., 2014).

El cultivo de papa, el cuarto con mayor importancia en la producción agrícola mundial (FAO, 2017), produce alimentos más nutritivos de forma más rápida y en menos extensión de tierra, pues hasta el 85 por ciento de su biomasa es comestible (FAO et al., 2009). Al ser cultivada en 149 países, se espera ocurra un fuerte impacto sobre este cultivo debido a su alta sensibilidad a la restricción hídrica en el suelo (Jefferies, 1995; Pino y González, 2016). Esto ha promovido diversos estudios enfocados en las respuestas del cultivo frente a impactos bióticos y abióticos, a partir de los cuales, se postula a la conductancia estomática, media a luz saturada como el descriptor fisiológico más adecuado para caracterizar estrés hídrico en papa (Ramírez et al., 2016a).

La presente investigación pretende evaluar la eficiencia de la recuperación fotosintética como indicador de un riego adecuado, basado en umbrales de conductancia estomática a luz saturada. Adicionalmente se midieron otras variables ecofisiológicas relacionadas con la fotosíntesis, con el fin de conocer las respuestas fotosintéticas de la variedad de papa UNICA bajo dos tipos de riego, durante periodos de restricción hídrica y rehidratación.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 El estrés hídrico y su efecto en el cultivo de papa

El estrés causado por una eventual sequía o restricción hídrica, provoca cambios y respuestas en todos los niveles funcionales de la planta afectada, pues se desarrolla de manera lenta e incrementa su intensidad de acuerdo a la duración del evento, por lo que la dimensión del tiempo juega un rol importante en la supervivencia de las plantas frente a esta perturbación (Larcher, 2003). Por otro lado, una sequía prolongada y la consecuente reducción gradual de la humedad del suelo pueden inducir efectos crónicos en el crecimiento y la senescencia prematura del cultivo (Jefferies, 1995). Así también, una sequía intensa provocaría una falla hidráulica y simplástica en especies anisohídricas¹, mientras que una sequía moderada pero duradera, causaría privación de carbono en especies isohídricas² (Gorai et al., 2015).

El inicio de la restricción hídrica es detectado por las hojas que modulan la demanda hídrica a través de la cobertura foliar y luego afectan la disponibilidad de agua en el suelo (Rivas et al., 2016). Las plantas compensan dichos efectos perjudiciales con mecanismos que funcionan a diferentes escalas temporales (respuesta inmediata, aclimatación y adaptación), dependiendo de la naturaleza del estrés y del proceso fisiológico que ha sido afectado (Lambers et al., 2008). Aun así, una exposición prolongada a un estrés severo perjudicaría la capacidad de aclimatación de la planta sometida (Ramírez et al., 2016a).

El cultivo de papa es considerado vulnerable a la sequía debido a presentar un sistema radicular ligeramente débil y superficial que limita su capacidad para extraer de modo efectivo la humedad del suelo, sin embargo, se le han observado respuestas que podrían sugerir una habilidad de uso más efectivo de recursos (Jefferies, 1995). En adición, su vulnerabilidad dependerá del estado fenológico en el que se encuentre el cultivo, siendo la

¹ Plantas anisohídricas: tienen un potencial hídrico foliar fluctuante de acuerdo a las condiciones ambientales debido a su limitada capacidad de control estomático (Sade et al., 2012).

² Plantas isohídricas: mantienen su potencial hídrico foliar constante gracias al control estomático (Sade et al., 2012).

emergencia y el *inicio de tuberización*, las etapas más sensibles (Martínez y Moreno, 1992; Monneveux et al., 2013).

2.2 Rasgos claves para el estudio de las respuestas del cultivo de papa frente a la restricción hídrica

Cuando el estrés hídrico es detectado en etapas tempranas, el suministro de agua puede ser optimizado (Sarlikioti et al., 2010). Por ello, monitorear rasgos fenológicos, morfológicos y fisiológicos que estén relacionados con el rendimiento, en el momento fenológico apropiado, pueden servir para realizar un riego racional del cultivo de papa (Ramírez et al., 2013; Campos et al., 2014; Ramírez et al., 2016b).

Se han estudiado diferentes rasgos relacionados con el rendimiento del cultivo, usando diferentes métodos, entre los cuales, Figuran: la tasa de asimilación de carbono, conductancia estomática, potencial hídrico, fluorescencia, termometría infrarroja, fotografía térmica, reflectancia del follaje, discriminación isotópica de carbono y otros (Monneveux et al., 2013).

2.2.1 Variables ecofisiológicas

a. Tasa de asimilación neta de carbono (A_n)

La asimilación de carbono en la planta está determinada por el suministro y demanda del mismo, regidos por su difusión en fase gaseosa y líquida, y su tasa de transformación en el sitio de carboxilación del cloroplasto, respectivamente (Lambers et al., 2008). Es por ello, que la fotosíntesis de hojas individuales puede ser descrita en términos de diferencia de concentraciones de CO_2 entre los espacios intercelulares de la hoja y fuera de ella (aire circundante y resistencias a la difusión gaseosa) (Bierhuizen y Slatyer, 1965).

Se considera asimilación neta de carbono una vez que la producción de CO_2 por respiración es completamente compensada por la fijación de carbono en la fotosíntesis, en un escenario de concentración carbónica ascendente (Lamberse et al., 2008). Los factores más importantes que afectan A_n en los cultivos son CO_2 , luz y temperatura, entre los cuales, el primero no es limitante en campo debido a su concentración relativamente constante en la atmosfera y la temperatura no afecta al tipo de respuesta, aunque sí, a la tasa, dejando a la luz como la variable más importante (Marshall and Biscoe, 1980). Muy a

menudo, A_n está fuertemente correlacionada con la conductancia estomática (g_s) (Figura 1), pues se considera que existe una suerte de compensación entre A_n y g_s durante déficit hídrico, ya que la planta intenta perder menos agua por transpiración a cambio de asimilar menos CO_2 (Gorai et al., 2015).

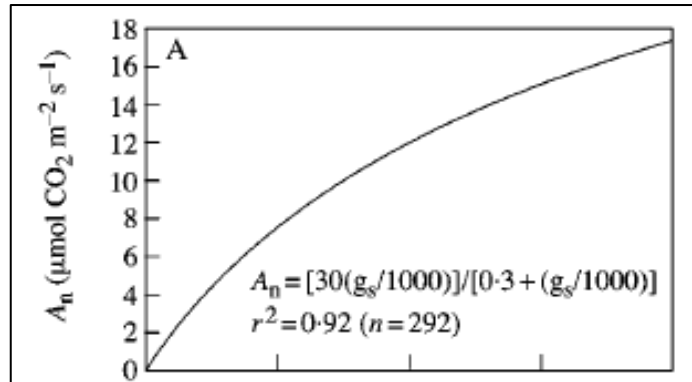


Figura 1. Relación entre A_n y g_s .

(FUENTE: Medrano et al., 2002)

b. Conductancia estomática a luz saturada (g_{s_max})

La conductancia estomática (g_s) es una medida directa y rápida de la pérdida hídrica (transpiración) y no destructiva de la hoja (Prange, 1986). Por otro lado, la absorción de CO_2 se inicia por la difusión del gas desde la atmósfera que rodea la capa límite de la hoja hacia los espacios intercelulares y los sitios de carboxilación del cloroplasto. Este flujo gaseoso variará en proporción a g_s , es decir, el cierre y apertura del poro estomático, mecanismo regulado en respuesta a variaciones ambientales para mantener la concentración de CO_2 intercelular (C_i) a una fracción relativamente constante del CO_2 atmosférico (C_a) (Lambers et al., 2008).

El cierre estomático es considerado un indicador confiable de estrés hídrico en papa (Prange, 1986) por ser una de las primeras respuestas de la planta ante una eventual sequía, manifestada con una reducción de g_s para evitar una deshidratación por transpiración (Chaves, 1991). La g_s puede ser usada como indicador de la severidad de estrés hídrico debido a su alta correlación con A_n (Flexas et al., 2012), pues la fotosíntesis podría ser inhibida cuando se logra valores bajos de g_s ($0.1\text{-}0.15 \text{ moles H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), observados en áreas semiáridas en condiciones naturales (Flexas et al., 2004), siendo $0.3 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$, un valor sugerido como óptimo en un cultivo con riego óptimo (Chaves, 2004; Rinza et al.,

2018). Dicha inhibición se vería expresada en la reducción del rendimiento de los cultivos (Ramírez et al., 2013).

Se denomina g_{s_max} a la medida de g_s bajo condiciones de luz saturada, denominada máxima o de media mañana (Medrano, 2002). Es considerada como el rasgo más apropiado para comparar respuestas entre diferentes especies y condiciones experimentales, al funcionar como un parámetro integrativo de señales asociadas a las respuestas de la planta (Flexas et al., 2012). En adición, Flexas et al. (2006) consideran que medir g_s a condiciones saturadas bajo los rangos propuestos por Flexas et al. (2004), funcionarían como umbrales óptimos de riego, criterio tomado en cuenta por Ramírez et al. (2016a) para el cultivo de papa y el cual, se mantiene en este trabajo.

c. Eficiencia fotoquímica del fotosistema II a luz saturada (Fv'/Fm')

La fluorescencia clorofiliana es una de las vías de liberación de energía que sigue una molécula de clorofila, luego de haber absorbido un quantum de luz, para el retorno de sus electrones excitados a su estado inicial (Li-cor, 2012). Esta vía es una emisión de calor a través de fotones de longitud de onda larga, mayor que la absorbida por la planta (Lambers et al., 2008). Así pues, una limitada asimilación de CO_2 puede llevar a un desbalance entre la actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII) y el requerimiento electrónico para la fotosíntesis, exponiendo a las plantas a un exceso de energía que debe ser liberado (Yi et al., 2016).

La medición de fluorescencia en tejidos verdes da información acerca del estado de los fotosistemas, el curso del transporte de electrones y la formación del gradiente de protones requerido para formar ATP (Larcher, 2003). Asimismo, el PSII podría contribuir a una elevada tolerancia a la sequía y capacidad de recuperación que puede depender de la especie o cultivo (Xu et al., 2010). Por ello, es considerada una herramienta útil para cuantificar efectos del estrés sobre el performance fotosintético y es aplicable en condiciones de campo (Lambers, 2008).

La Fv'/Fm' (Ecuación 1) es un parámetro derivado de la fluorescencia clorofiliana que da un estimado de la fracción de la eficiencia máxima del PSII lograda en la hoja bajo las condiciones ambientales dadas durante la medición (Baker, 2008).

$$\frac{Fv'}{Fm'} = \frac{Fm' - Fo'}{Fm'} \quad (1)$$

Fm': Valor máximo de fluorescencia durante un flash de luz saturante.

Fo': Valor mínimo de fluorescencia de una hoja adaptada a la luz y que ha sido momentáneamente puesta a oscuridad, luego del flash saturante.

d. Discriminación isotópica de carbono (Δ)

En la naturaleza existen dos formas estables de isótopos del carbono (^{12}C y ^{13}C) distribuidas de forma desigual en un organismo. La Rubisco (enzima encargada de la carboxilación y oxigenación en el cloroplasto) discrimina en contra del carbono más pesado, reaccionando más rápido con $^{12}\text{CO}_2$ que con $^{13}\text{CO}_2$ durante su incorporación a la biomasa vegetal (Lambers et al., 2008). Esta variable mide la razón de isótopos estables de carbono en la biomasa seca de la planta ($^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$), comparada con la razón en la atmósfera (Condon et al., 1990).

En condiciones de déficit hídrico, la discriminación isotópica representa un estimador confiable de la conductancia estomática (g_s) (Condon et al., 2002). Puede ser medida tanto en tubérculos (Δ_{tuber}) como en hojas (Δ_{hoja}), pues se han reportado relaciones positivas entre Δ_{hoja} y g_s (Jefferies, 1995), así como entre Δ_{hoja} y la tolerancia a sequía (De Blonde, 1999). Además, Δ_{tuber} podría dar una estimación más integrada del performance fisiológico, ya que la formación de tubérculo demora más que el desarrollo de la hoja (Mackerron y Jefferies, 1988).

Entre las ventajas de usarlo como criterio de selección está su alta heredabilidad, el bajo costo de evaluación y la capacidad de proyectar el rendimiento del cultivo, que parece ser promovido por el rendimiento potencial y los mecanismos de tolerancia a la sequía (Ramírez et al., 2015). Por lo tanto, es considerado integrativo ya que incluye la difusión del carbono desde la capa límite hasta los sitios de carboxilación y los procesos bioquímicos durante su fijación, conversión y almacenamiento (Ramírez et al., 2015). Se ha sugerido su uso como medición indirecta del rendimiento bajo sequía, ya que es difícil obtener esta información a partir de rasgos directos (Monneveux et al., 2013).

e. Índice de Reflectancia Fotoquímica (PRI)

La medición del PRI (*Photochemical Reflectance Index*) está basada en la intensidad de luz reflejada por la planta a 531 nm, longitud de onda en la cual, son sensibles los pigmentos del ciclo de xantofilas, y a 570 nm, como una longitud de onda referencial (Shrestha et al., 2012). Es usado en sensoramiento remoto como un parámetro de reflectancia de la cobertura foliar que indica cambios en el estado de epoxidación de los pigmentos del ciclo de xantófilas (Gamon et al., 1992). Por tanto, está relacionado con la eficiencia fotoquímica del PSII, debido a que el ciclo de xantófilas protege su funcionalidad frente a condiciones fotoinhibitorias o de calentamiento fotoquímico por carboxilación, reducido a causa del cierre estomático (Demmig et al., 1987).

Al guardar una relación cercana con g_{s_max} (Ramírez et al., 2016a), puede dar una rápida y no destructiva evaluación de la fotosíntesis a mayor escala, relacionada a propiedades de la hoja para un amplio rango de especies y podría ayudar en la detección temprana del estrés hídrico, con el fin de optimizar el suministro del agua de riego (Sarlikioti et al., 2010).

f. Recuperación de fotosíntesis (A_{rec})

Se ha manifestado la recuperación de una planta luego de un riego post-estrés con el crecimiento de nuevas partes y la reapertura de estomas, evidenciando una recuperación fotosintética (Xu et al., 2010). Esta podría estar relacionada con la adaptabilidad de la especie o variedad y por consiguiente, la velocidad y el grado de recuperación pueden depender de la capacidad tolerante al estrés de dicha especie o variedad (Flexas et al., 2004). Asimismo, podría depender de una interacción compleja con la edad de la planta u hoja, la intensidad de luz, el número de ciclos consecutivos de sequía, entre otros factores (Flexas et al., 2006). Por otro lado, la extensión y magnitud del estímulo a partir de riego post-estrés podría depender de la intensidad de la sequía previa, su duración y la etapa fenológica en la que se aplique (Chaves et al., 2003; Jefferies, 1995).

A pesar de englobar un amplio rango de procesos fisiológicos, son pocos los estudios que consideran la asimilación de CO_2 (A) como indicador de la actividad biológica de la planta, la cual ha sido reportada como el porcentaje de recuperación logrado (A_{rec}) para poder comparar las respuestas de A entre especies con diferente capacidad fotosintética (Resco et al., 2008). Con respecto al cultivo de papa, investigaciones recientes que han usado este

criterio para evaluar la recuperación fotosintética del cultivo, postulan que esta es rápida después del riego post-estrés (Ramírez et al., 2016a).

2.2.2 Rendimiento de cultivo

La determinación del rendimiento potencial de un genotipo y su rendimiento bajo estrés, es una forma de evaluar su adaptación al mismo, pues al conocer el rendimiento potencial se podría cuantificar la reducción causada por el estrés (Díaz, 2016). Así pues, en condiciones de estrés moderado, un genotipo con elevado rendimiento potencial podría mantener mejores resultados que otro con menor rendimiento potencial (Acevedo y Ferreres, 1993).

El rendimiento total del cultivo de papa es producto de la interacción de cuatro procesos: interceptación de luz por el follaje, conversión de la luz interceptada en materia seca, partición de dicha materia en tubérculos y concentración de materia seca en tubérculo (Jefferies, 1995). La discriminación isotópica determinada después del *inicio de tuberización*, podría funcionar como indicador indirecto de selección para rendimiento de tubérculo, bajo condiciones óptimas y restringidas de riego, ya que parece ser promovido por el rendimiento potencial y mecanismos de tolerancia (Ramírez et al., 2015).

2.3 UNICA, una variedad mejorada, adaptable y productiva

Es una variedad de papa mejorada con cualidades para la industria de frituras, caracterizada por una ligera tolerancia a sales y altas temperaturas, resistencia al virus PVY y ligera resistencia a la rancha (*Phytophthora infestans*), pero susceptible a la mosca minadora (*Liriomyza huidobrensis*) (Egúsqüiza, 2014). Tiene un ciclo de vida semi-precoz en la costa (90-110 días) y mantiene su rendimiento en diferentes épocas del año (CIP, 2002). Por ejemplo, en invierno, con una floración y fructificación escasa, tiene un rendimiento potencial de 50 t ha⁻¹ y en primavera, con una floración moderada, puede llegar a 40 t ha⁻¹ (Gutiérrez et al., 2007).



Figura 2. Semillas de UNICA en el día de siembra y flor avistada 47 días después de la siembra.

III. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1 Descripción del lugar y condiciones experimentales

El experimento se llevó a cabo en la estación experimental del Centro Internacional de la Papa (CIP) La Molina-Lima (12.08°S, 76.95°W y 244 m.s.n.m.), en la costa central del Perú, del 5 de julio al 10 de octubre del 2017. Esta zona se caracteriza por presentar un clima desértico árido-sub tropical, con presencia de cielo nuboso en otoño e invierno (nublado en las primeras horas y despejándose al mediodía) y escasa o nula precipitación, con una temperatura media anual de 18.5°C (SENAMHI, 2018). Adicionalmente, se registraron las condiciones micro-ambientales con un registrador en continuo (“*data logger*”) (HOBO U12, modelo Sensor S-LIB-M003, Onset Computer Corporation, Bourne, EEUU.), como parte de una estación meteorológica automática ubicada en el centro del campo experimental (Tabla 1).

Tabla 1. Condiciones microambientales durante el experimento.

Temperatura máxima (°C)	24 (25 de setiembre)
Temperatura mínima (°C)	12.7 (23 de julio)
Temperatura promedio (°C)	16.1 ± 0.1
Humedad relativa promedio (%)	88.6 ± 0.4
Radiación global media (W m ⁻²)	114 ± 0.01

El suelo se caracteriza por presentar una textura franco-arenosa (50, 32 y 18% de arena, limo y arcilla, respectivamente), con un bajo contenido de materia orgánica (1.39 ± 0.02%), alto contenido de fósforo (39.9 ± 0.55 ppm) y un contenido medio de potasio (197.3 ± 3.51 ppm). Adicionalmente, los valores de humedad volumétrica y gravimétrica a capacidad de campo, densidad aparente, pH y conductividad eléctrica (Tabla 2) fueron

obtenidos por el DRH-FIA, UNALM³ y el laboratorio CEM⁴. La dosis de fertilización consistió en 180:100:160 kg ha⁻¹ de N:P₂O₅:K₂O aplicada en la siembra y el primer aporque. Dichos componentes se encuentran en diferentes proporciones en productos comerciales como nitrato de amonio (NDA), fosfato diamónico (FDA) y sulfato de potasio (SP). El día de la siembra (5 de julio 2017) se aplicó 24, 31 y 47 kg de NDA, FDA y SP, respectivamente para un área efectiva de 1480 m², considerando el área ocupada por 24 parcelas (45 m²) más 400 m² adicionales. Durante el primer aporque, 27 días después de la siembra (DDS), se aplicó 40 kg de NDA para completar el 50 por ciento restante de nitrógeno requerido para dicha área.

Tabla 2. Características físicas del suelo del campo experimental.

Humedad gravimétrica a capacidad de campo (%)	19.14 ± 1.27
Humedad volumétrica a capacidad de campo (%)	31.76 ± 0.08
Densidad aparente (g cm ⁻³)	1.67 ± 0.06
pH	7.63 ± 0.01
Conductividad eléctrica (dS m ⁻¹)	3.58 ± 0.15

El control de plagas se realizó en base a un control etológico durante todo el experimento con trampas adhesivas amarillas y azules (25x40 cm) para mosca minadora y blanca, elaboradas por el equipo de RSU-CIP⁵ a partir de plástico, madera y cola entomológica Temo o Cid (Verde Vivo, Italia). Además, se colocaron trampas de feromonas *nr* (Pherobank, Holanda) para *Tuta absoluta* (polilla del tomate) y *Phthorimaea operculella* (polilla de la papa). Cuando se observó un aumento de la población de plagas en dichas trampas, se decidió aplicar control químico en dos ocasiones, acompañado por la aplicación de fertilizantes foliares para reforzar la nutrición de la planta (63 y 70 DDS). La primera aplicación estuvo compuesta por los insecticidas: Vertimec (Sygenta Crop Protection A.G., Suiza) [0.15 L] y Sunfire (BASF S.A., Brasil) [0.125 L] y los fertilizantes foliares: Quimifol 600 (Química Suiza, Perú) [0.5 kg] y Oligomix (Química Suiza, Perú) [0.05 kg] en una dilución de 100 L. De igual forma, la segunda aplicación estuvo compuesta por los insecticidas: Movento (Bayer A.G., Alemania) [0.125 L] y Trigard

³ Departamento de Recursos Hídricos de la Facultad de Ingeniería Agrícola, Universidad Nacional Agraria La Molina.

⁴ Laboratorio de Ecofisiología y Modelación de Cultivos (Crop Ecophysiology and Modelling), Centro Internacional de la Papa.

⁵ Unidad de Soporte a la Investigación (Research Support Unit), Centro Internacional de la Papa.

(Farmagro, Perú) [0.035 kg] para combatir mosca blanca y minadora, arañita roja y *Prodidiplosis longifila*, además de Quimifol 600 [0.5 kg], Oligomix [0.05 kg] y Aceite agrícola (Aris Industrial S.A., Perú) [0.5 L].

3.2 Diseño experimental

El diseño experimental fue por bloques completamente al azar (DBCA) con submuestreo. Se sembraron 2880 semillas en un área total de 1953 m², dividida en dos campos con diferente tipo riego (goteo y gravedad) y dentro de los cuales, se ubicaron tres tratamientos con cuatro repeticiones (Figura 3). La unidad muestral fue una parcela de 45 m², conformada por 120 plantas y dentro de la cual, se tomaron muestras en tres individuos (plantas) sin que constituyan una repetición, debido a las dificultades de tiempo y costo que implicaría muestrear todos los individuos que la conforman. La variable independiente fue el momento de riego según umbrales de g_{s_max} y las dependientes, las variables ecofisiológicas y el rendimiento del cultivo.

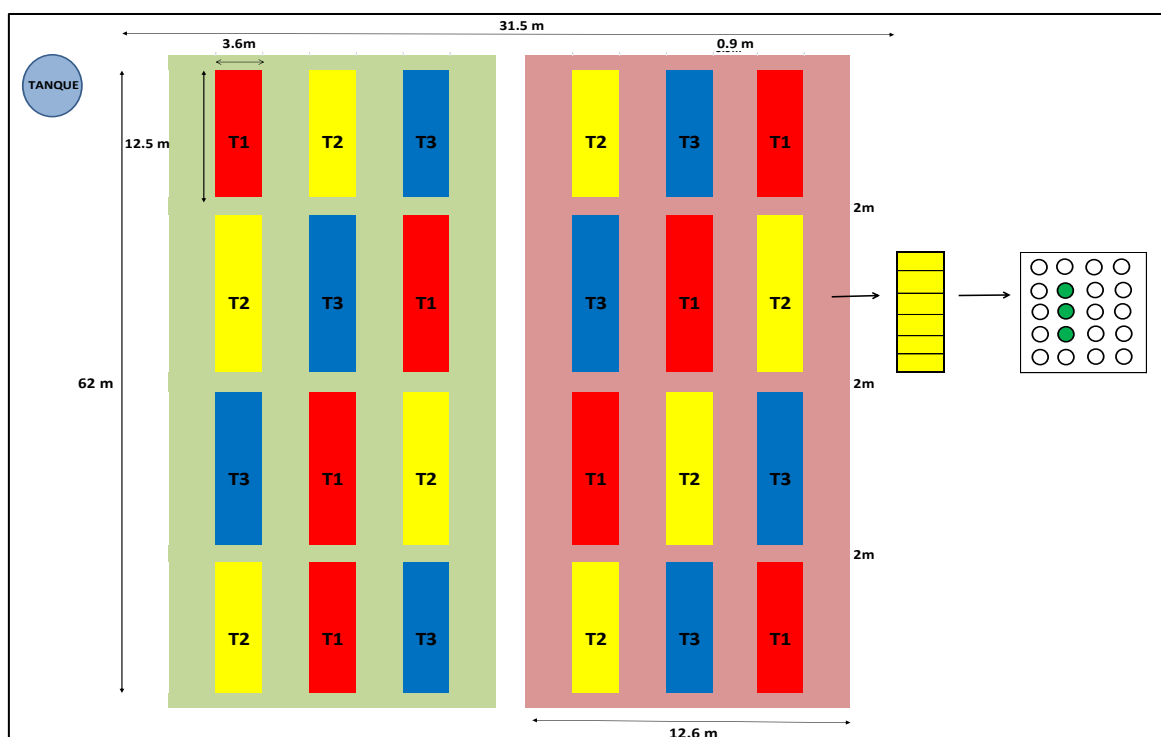


Figura 3. Diseño experimental: tratamientos T1 (rojo), T2 (amarillo) y T3 (azul) con 4 repeticiones bajo riego por goteo (área verde) y gravedad (área rosada). Cada parcela (tratamiento) estuvo subdividida en 6 subparcelas (20 plantas). Se escogió al azar una en cada parcela y dentro de ella, 3 plantas (círculos verdes) para ser monitoreadas durante todo el experimento.

3.3 Fenología

Para estimar los estados de desarrollo del cultivo de papa, se usó la Suma Térmica Acumulada (ΣTT), un método simple que representa el efecto de la temperatura del aire sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas (Jefferies y Mackerron, 1987). Para el cálculo del tiempo termal (Ecuación 2) se usaron valores diarios de temperatura del aire (máxima y mínima), obtenidos de la estación climática automática (Campbell Scientific, EEUU.), ubicada en la estación experimental CIP-La Molina. La ΣTT se contabilizó a partir del Inicio de emergencia, considerando la sumatoria del TT de este día y el día previo, como el primer valor de ΣTT .

$$TT (^{\circ}C) = \frac{T_{max} + T_{min}}{2} - T_b \quad (2)$$

Dónde:

T_b : Temperatura basal para UNICA (2°C), umbral mínimo de temperatura para el desarrollo del cultivo (Haverkort y Mackerron, 1994).

- **Inicio de emergencia:** estado que se define cuando ha emergido el 50 por ciento del total de semillas sembradas. Para ello, se realizaron conteos diarios de plantas emergentes desde los 9 DDS.
- **Inicio de tuberización (TIO):** estado que se define cuando el diámetro del tubérculo es el doble del grosor del estolón que lo sostiene (≈ 10 mm) (Jefferies y Lawson, 1991) y a partir del cual, se dio inicio a la restricción hídrica en el experimento. Para determinarlo, se realizaron cosechas individuales de plantas borde al azar en los días estimados según ΣTT referencial de experimentos pasados en condiciones similares.
- **Inicio de senescencia:** estado que se define cuando la cobertura foliar máxima lograda por el cultivo, se reduce en un 50 por ciento, el cual, se estimó mediante modelación y siguiendo el procedimiento de Ramírez et al. (2013), a partir de ΣTT y porcentaje de cobertura foliar. Para ello, se tomaron imágenes de la cobertura con una cámara digital (modelo D5300, Nikon, Japón) que fueron procesadas con el software CIP-Canopy cover.

(<https://cipotato.org/site/inrm/home/downmod.htm>).

3.4 Riego

El volumen de riego aplicado a cada parcela se calculó en láminas de riego (mm) para un área de 45 m². En un inicio, ambos campos fueron regados por gravedad y sin distinción entre tratamientos, con el fin de evitar estrés hídrico antes del TIO, pues esto perjudicaría la translocación de fotosintatos hacia los estolones y tubérculos, afectando posteriormente el rendimiento (Jefferies, 1995). El agua de riego por gravedad (GR) provenía del pozo de la estación experimental con un caudal máximo de 60 L h⁻¹. El sistema de riego por goteo (GO) estuvo conformado por dos cintas de riego instaladas en cada uno de los cuatro surcos que conformaban una parcela, con un espaciado entre goteros y caudal de gotero de 0.2 m y 1.49 L h⁻¹, respectivamente. Finalmente, el agua fue suministrada por una bomba (1hp, Venus 33M, España) a partir de un tanque de 5000 L de capacidad (Rotoplas, México) (Anexo 1).

Las parcelas control (T1) tuvieron un riego convencional durante todo el desarrollo del cultivo, manteniendo la humedad volumétrica del suelo cercana a su capacidad de campo. Por otro lado, las parcelas T2 y T3 en ambos campos fueron sometidas a restricción hídrica hasta lograr valores mínimos de $g_{s_max} = 0.15$ y 0.05 moles H₂O m⁻²s⁻¹, respectivamente, previo a ser regadas.

Para determinar el umbral de riego de T2 y T3 se realizaban monitoreos interdiarios de g_{s_max} con un Sistema de Fotosíntesis Portátil (modelo LI-6400 XT, Li-Cor, EEUU.) que registraba A_n en simultáneo. Se tomaban datos en un foliolo ubicado en la tercera hoja más joven y expuesta al sol, de tres plantas centrales por parcela, para cada tratamiento y tipo de riego, entre las 8:00 y 11:00 am. Los bordes no fueron considerados para dichas mediciones debido a posibles impactos mecánicos o de otro tipo. Los parámetros que se fijaron en el equipo fueron: 1500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa (PAR) de saturación de luz para UNICA en esta época, obtenida a través de curvas de luz (Anexo 2), 400 ppm de CO₂, conductancia de capa límite de 9.29 mol m⁻²s⁻¹ y tasa de flujo de aire de 500 $\mu\text{mol s}^{-1}$.

Una vez decidido el riego, se debía determinar el volumen a regar. Para ello, previo a la siembra se determinó la humedad volumétrica (θ_{cc}) y gravimétrica (u_{cc}) del suelo a capacidad de campo, así como, su densidad aparente (ρ), por medio de dos calicatas que fueron saturadas con agua y cubiertas con plástico por siete días. Luego se extrajeron

muestras de suelo a 0, 0.1, 0.25 y 0.4 m de profundidad, en dos perfiles por calicata. Dichas muestras fueron pesadas y secadas a 105°C por 72 h en un horno (modelo UF TS 450, Memmert, Alemania) hasta lograr un peso constante a partir del cual, se calcularon las variables mencionadas según García (1992). Estos datos sirvieron de referencia para los futuros riegos de los tratamientos.

Para el riego por goteo se tomaba una muestra compuesta de suelo por parcela, a una profundidad de 25 cm. Dichas muestras eran pesadas (**pf**) y secadas en un horno de microondas (modelo CQ1570, Samsung, Corea del Sur) por 25 min (**ps**), para obtener la humedad gravimétrica actual (**u**) (Ecuación 3) y a partir de ella, obtener la humedad volumétrica actual (**θ**) (Ecuación 4), para lo cual se consideró la densidad del agua (ρ_a). La diferencia entre **θ** a capacidad de campo y su valor actual, era considerada para calcular el volumen necesario en litros (**V**) (Ecuación 5) y el tiempo de riego en minutos (**T_r**) (Ecuación 6), contabilizado a partir de una presión estable de 0.5 MPa en las cintas de riego.

$$u (\%) = \frac{(pf - ps)}{ps} \times 100 \quad (3)$$

$$\theta (\%) = \frac{\rho_a}{\rho} \times u \quad (4)$$

$$V (L) = V_{rs} \times (\theta_{cc} - \theta) \times 10 \quad (5)$$

$$T_r(\text{min}) = \frac{V}{Q} \quad (6)$$

Dónde:

V_{rs} (m³): Volumen de riego requerido por surco. Se obtiene a partir del producto del largo del surco (12.5 m), ancho del surco (0.35 m) y la profundidad de la raíz según el estado fenológico de la planta (0.15, 0.2 y 0.3 m) (Anexo 1A).

Q (L min⁻¹): Caudal de riego por surco. Se obtiene a partir del producto del caudal de gotero (1.49 L h⁻¹) con el número de goteros por surco (126) y dividido por 60.

Para estimar el volumen regado por gravedad, se registraba el tiempo en que tardaban en colmarse de agua todos los canales de la parcela (Anexo 3), cuyos extremos opuestos eran cerrados con un poco de tierra para evitar fuga por escorrentía. Debido a que el agua

proveniente del pozo presentaba un caudal diferente en cada ocasión de riego, este era calculado al término del riego de las parcelas, registrando el tiempo que tardaba en llenar un cilindro de 200 L de volumen y repitiendo esta acción tres veces.

Una vez iniciada la restricción del riego de T2 y T3, a partir del TIO (30 DDS), T1-GO fue regado en promedio, cada seis días con un θ entre 20 y 24 por ciento y T1-gravedad, cada 11 días con un θ entre 19 y 25 por ciento.

3.5 Evaluaciones ecofisiológicas de recuperación

Cuando se decidía regar alguno de los tratamientos (T2 y T3), realizado por la tarde, se registraban las variables ecofisiológicas adicionales en dicho tratamiento y su respectivo control, antes de ser regado (-1), al día siguiente (+1), cuatro (+4) y siete (+7) días después, siempre en las mismas tres plantas monitoreadas constantemente. Dichas variables fueron:

- **Eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (F_v'/F_m')**

Esta variable fue registrada inmediatamente después de g_{s_max} y A_n y con el mismo equipo, el cual, irradia la planta con luces LED (3 azules, 1 rojo lejano y 1 roja) moduladas de forma muy rápida y cuenta además, con dos detectores que miden la fluorescencia resultante de las oscilaciones de la radiación incidente (Anexo 4).

- **Índice de Reflectancia Fotoquímico (PRI)**

Fue estimado a partir de la reflectancia medida a 531 y 570 nm (Ecuación 7) y registrada con un espectroradiómetro (modelo FSHH 325_1075P, Analytical Spectral Devices Inc., EEUU.) entre las 13:00 y 15:00 h, en condiciones preferentes de cielo despejado. El equipo se ubicó a 90° y 30 cm del follaje, tomando tres datos por planta, cuyo promedio correspondería a los valores de R (Anexo 5).

$$PRI = \frac{R_{531} - R_{570}}{R_{531} + R_{570}} \quad (7)$$

Dónde:

R_{531} : Señales de reflectancia a 531 nm

R_{570} : Señales de reflectancia a 570 nm

- **Discriminación isotópica de ^{13}C (Δ_{hoja})**

A diferencia de las variables anteriores, esta fue registrada solo en dos momentos (antes y 4 días después del riego) debido a su muestreo invasivo, inmediatamente después de las evaluaciones con el Li-6400 XT. Se tomaba una muestra compuesta

por parcela, de 12 foliolos (medios y apicales) de las plantas en las que se evaluaron las otras variables. Las muestras eran secadas a 60°C por 48 h en horno (modelo UF TS 450, Memmert, Alemania). Una vez secas, haciendo uso de guantes quirúrgicos para evitar contaminación, eran molidas en un molino de bolas (modelo MBIX-100, MRC, Israel) y almacenadas en cartuchos debidamente identificados. Se tomaba una alícuota (1.7-2.1 mg) del contenido de los cartuchos, para ser vertida y empaquetada en cápsulas de estaño, de tal forma que no existiera fuga de muestra, y colocadas en una microplaca con base en U (Anexo 6), para su envío al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California-Davis, EEUU. Este laboratorio cuenta con un espectrómetro de masas de tasa de isótopos (Sercon ltd., Inglaterra) que opera en modo de flujo continuo y permite la determinación de la composición isotópica (Ecuación 8). A partir de la información entregada por Davis, se estimaba Δ_{hoja} , siguiendo Farquhar et al. (1989) (Ecuación 9).

$$\delta^{13}\text{C} (\text{‰}) = \left(\frac{R_{\text{muestra}}}{R_{\text{referencia}}} - 1 \right) \times 1000 \quad (8)$$

Dónde:

$\delta^{13}\text{C}$: Composición isotópica

R : Razón $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$

$$\Delta (\text{‰}) = \frac{(\delta_a - \delta_p)}{1 + \delta_p} \times 1000 \quad (9)$$

Dónde:

Δ : Discriminación isotópica

δ_p : Composición isotópica (^{13}C) de la muestra

δ_a : Composición isotópica (^{13}C) del CO_2 atmosférico (-8.5 ‰)

- **Recuperación fotosintética (A_{rec})**

Esta fue la variable principal evaluada, con la cual se correlacionaron las respuestas de las otras variables. Se tomó como referencia Resco et al. (2008) para calcular el porcentaje de la tasa máxima por parcela (A_{max}), logrado a partir de A_n registrada en cada medición (Ecuación 10). El valor de A_{max} correspondió al máximo valor logrado por una parcela durante todo el experimento.

$$A_{\text{rec}} (\%) = \frac{A_n}{A_{\text{max}}} \times 100 \quad (10)$$

3.6 Evaluación del rendimiento de cultivo

Para determinar el rendimiento de peso fresco y biomasa de tubérculo se realizó una cosecha a los 97 DDS. Se muestrearon seis plantas centrales por parcela, cada planta fue separada en hojas, tallos, raíces y tubérculos para su pesado en fresco (Anexo 7). Luego, se tomó una muestra de tubérculos con un peso aproximado de 100 g para ser secadas al horno (modelo UF TS 450, Memmert, Alemania) a 60°C por 72 h. Las muestras frescas y secas fueron pesadas en una balanza de precisión (modelo EK-3000i, A&D, Inglaterra). A partir de estos datos y considerando el área ocupada por las seis plantas (1.62 m²), se obtuvo el rendimiento en gramos por planta y luego fue estimado en toneladas por hectárea, ya que en condiciones experimentales de campo, el rendimiento se expresa como biomasa de tubérculo por área (t ha⁻¹) (Ramírez et al., 2015b).

3.7 Análisis estadístico

Para evaluar los efectos de los tratamientos sobre el rendimiento, se realizó un Análisis de Varianza (ANOVA), a partir del promedio de cuatro réplicas. Si se hallaban diferencias significativas, se procedía a un análisis de Mínima Diferencia Significativa (LSD) a un nivel de significancia del cinco por ciento, para identificar cuáles tratamientos eran los que diferían en sus respuestas. Por otro lado, en los “ciclos de recuperación” se compararon T2 y T3 con el control (T1), antes y después del riego, para determinar si la variable fue afectada por la restricción hídrica y si recuperó luego del riego. Adicionalmente, se realizó una prueba *T Pareada* entre los datos de Δ_{hoja} , al ser muestras tomadas de los mismos individuos, antes y después de un impacto (riego). Dichos análisis se ejecutaron en el software libre RStudio. Finalmente, para correlacionar las variables ecofisiológicas con el rendimiento, así como A_{rec} con las variables adicionales, se calculó el *r* de Spearman en Microsoft Excel.

IV. RESULTADOS

4.1 Fenología

El inicio de emergencia se dio a los 14 DDS, dando inicio a la ΣTT con 33°C y el TIO, a los 30 DDS ($\Sigma TT=567^\circ C$). El inicio de la senescencia fue diferente para cada tratamiento (Tabla 3 y Figuras 4 y 5). La senescencia inició en plantas del tratamiento T3-GO, seguido de los tratamientos T3-GR y T2-GO.

Tabla 3. Inicio de senescencia para cada tratamiento y tipo de riego, expresado en días después de la siembra (DDS) y sumatoria de tiempo termal (ΣTT).

Tratamientos	GOTEO		GRAVEDAD	
	DDS	ΣTT (°C)	DDS	ΣTT (°C)
T1 (control)	96	1247.7	97	1321.1
T2	87	1100.9	97	1379.8
T3	82	1027.5	85	1071.6

T2: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15$ moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$.

T3: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05$ moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$.

4.2 Riego

Durante los primeros 30 DDS se realizaron riegos por gravedad (45-65 mm) en ambos campos, recibiendo 4 riegos iniciales. A lo largo del experimento, T1 recibió mayor volumen de riego que T2 y T3, siendo estos: 80 y 67 por ciento de T1, respectivamente en el riego por goteo y 72 y 63 por ciento de T1, respectivamente en el riego por gravedad (Tabla 4).

Tabla 4. Volumen total del riego recibido durante la campaña (\pm error estándar), por cada tratamiento y tipo de riego, expresado en metros cúbicos por hectárea ($m^3\ ha^{-1}$).

Tratamientos	GOTEO ($m^3\ ha^{-1}$)	GRAVEDAD ($m^3\ ha^{-1}$)
T1 (control)	2477 \pm 27	3898 \pm 10
T2	2011 \pm 39	2794 \pm 19
T3	1662 \pm 5	2458 \pm 13

4.3 Recuperación de variables ecofisiológicas

a. Monitoreo de g_{s_max} y A_n

Los monitoreos, iniciados a los 33 DDS, registraron valores máximos de g_{s_max} de hasta 0.9 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$, durante los primeros días de medición, aun sin distinción entre tratamientos (Tabla 5). Durante la evaluación de recuperación (51-93 DDS), la g_{s_max} en T1 se mantuvo dentro del mismo rango (0.20-0.45 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) bajo ambos tipos de riego, mientras que en T2 mostró diferentes rangos de valores entre goteo (0.12-0.27 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) y gravedad (0.11-0.36 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$). De igual forma, la g_{s_max} en T3-GO se mantuvo en un rango más ajustado (0.06-0.15 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$) que en T3-GR (0.06-0.24 moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$). Por otro lado, los valores máximos de A_n en todo el experimento llegaron a superar los 30 μ moles $CO_2\ m^{-2}s^{-1}$, bajo ambos tipos de riego, registrados a los 52 DDS (Tabla 5).

b. Evaluaciones ecofisiológicas de recuperación de fotosíntesis

Para el cálculo de A_{rec} se consideró 30.6 μ moles $CO_2\ m^{-2}s^{-1}$ como A_{max} , que fue registrado en una parcela con riego por goteo, durante los primeros días de monitoreo. Se tuvo oportunidad de evaluar la recuperación de un tratamiento en más de una ocasión, pues cada uno llegó a su valor mínimo de g_{s_max} en diferentes momentos, denominados “ciclos de recuperación”, los cuales estaban conformados por el día previo al riego de recuperación y los siete días posteriores (Tabla 6). Dichos ciclos se caracterizaron por presentar una humedad relativa promedio en el rango de 80-90 por ciento. En cambio, los valores de PAR tuvieron una amplia fluctuación diaria (110-1073 μ moles $m^{-2}s^{-1}$). Durante estas evaluaciones, T1 mantuvo valores entre 55 y 95 por ciento de A_{rec} , T2 tuvo su mayor declive (40 por ciento) en los últimos 10 días de evaluación, sin llegar a superar el 92 por ciento de A_{rec} ; finalmente, T3 alcanzó valores entre 25 y 68 por ciento de A_{rec} (Figuras 4 y 5). En promedio, antes del riego, las parcelas de T1, T2 y T3 llegaron a 70, 50 y 30 por ciento de A_{rec} , respectivamente. Entre los 50 y 58 DDS, los tratamientos con riego por goteo (Tabla 7) y gravedad (Tabla 8), mostraron una A_{rec} afectada por la restricción de riego, con una diferencia significativa entre tratamientos (T1 y T2) antes del riego (-1 DDR), con un p-valor de 0.004 y 0.0105, para goteo y gravedad, respectivamente. Los cuales se recuperaron cuatro días después de su rehidratación (+4 DDR) al no mostrar diferencias significativas entre T1 y T2, con un p-valor de 0.068 y 0.111 en goteo y

gravidad, respectivamente. Entre los 75 y 83 DDS (Figura 6), T2-GR y T3-GR llegaron a sus valores mínimos de g_{s_max} , donde A_{rec} fue afectada por la restricción del riego, pues se encontró diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.0028$). Luego de ser regadas, se inició la recuperación a partir del siguiente día, llegando a una mayor estabilidad tres días después (+4), donde no se encontraron diferencias significativas entre tratamientos ($p = 0.306$). Por lo tanto, en todos los ciclos se observó el ascenso de A_{rec} luego de un riego. Sin embargo, estos valores fueron cada vez menores, conforme avanzaba el ciclo del cultivo.

Tabla 5. Valores máximos y mínimos de g_{s_max} y A_n , registrados por parcela, para cada tipo de riego, durante el experimento.

valor	g_{s_max} ($\text{mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$)		A_n ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$)	
	goteo	gravidad	goteo	gravidad
máximo	0.90	0.80	30.6	30.1
mínimo	0.04	0.03	4.50	3.80

g_{s_max} : conductancia estomática a luz saturada

A_n : tasa de asimilación fotosintética neta

Tabla 6. Número de días con restricción hídrica previo al riego de recuperación, independiente de cada tratamiento y tipo de riego, generando ciclos de recuperación, expresados en rangos de días después de la siembra (DDS).

Ciclos de recuperación (DDS)	GOTEO		GRAVEDAD	
	T2	T3	T2	T3
50-58	30		30	
72-79	21			
75-83			24	54
86-93	14	65		

T2: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ moles H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

T3: con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05 \text{ moles H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Campo regado por goteo

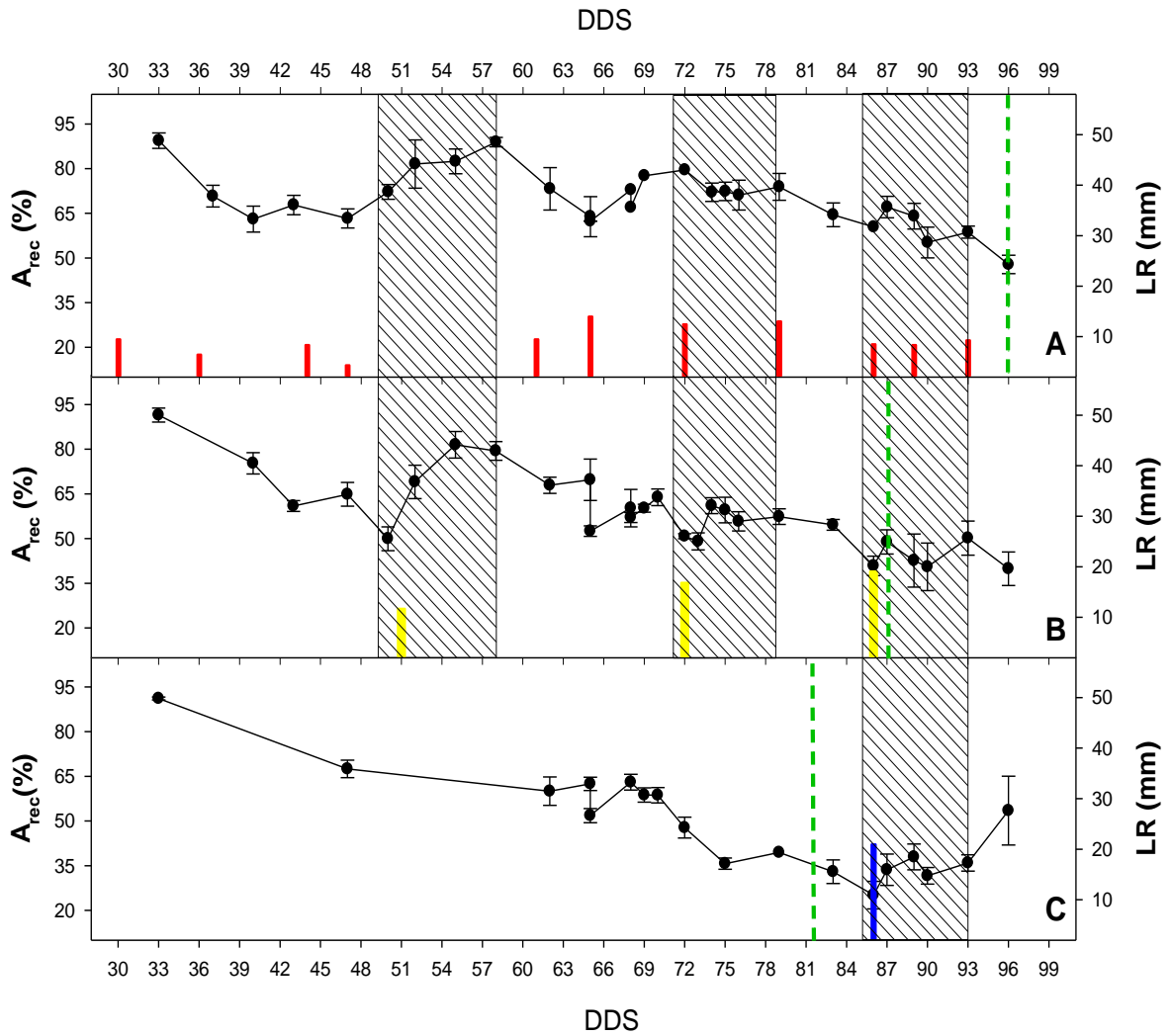


Figura 4. Monitoreo de recuperación fotosintética (A_{rec}), entre los 30 y 96 días después de la siembra (DDS). **A:** tratamiento control (T1); **B:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) y **C:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T3), bajo riego por goteo. Volumen de riego recibido por los tratamientos durante dicho periodo, en láminas de riego (LR): barras verticales rojas (T1), amarillas (T2) y azules (T3). Ciclos de recuperación, luego de regar alguno de los tratamientos con restricción hídrica: áreas sombreadas. Inicio de senescencia para cada tratamiento: línea verde entrecortada. Cada punto es el promedio de 4 repeticiones.

Campo regado por gravedad

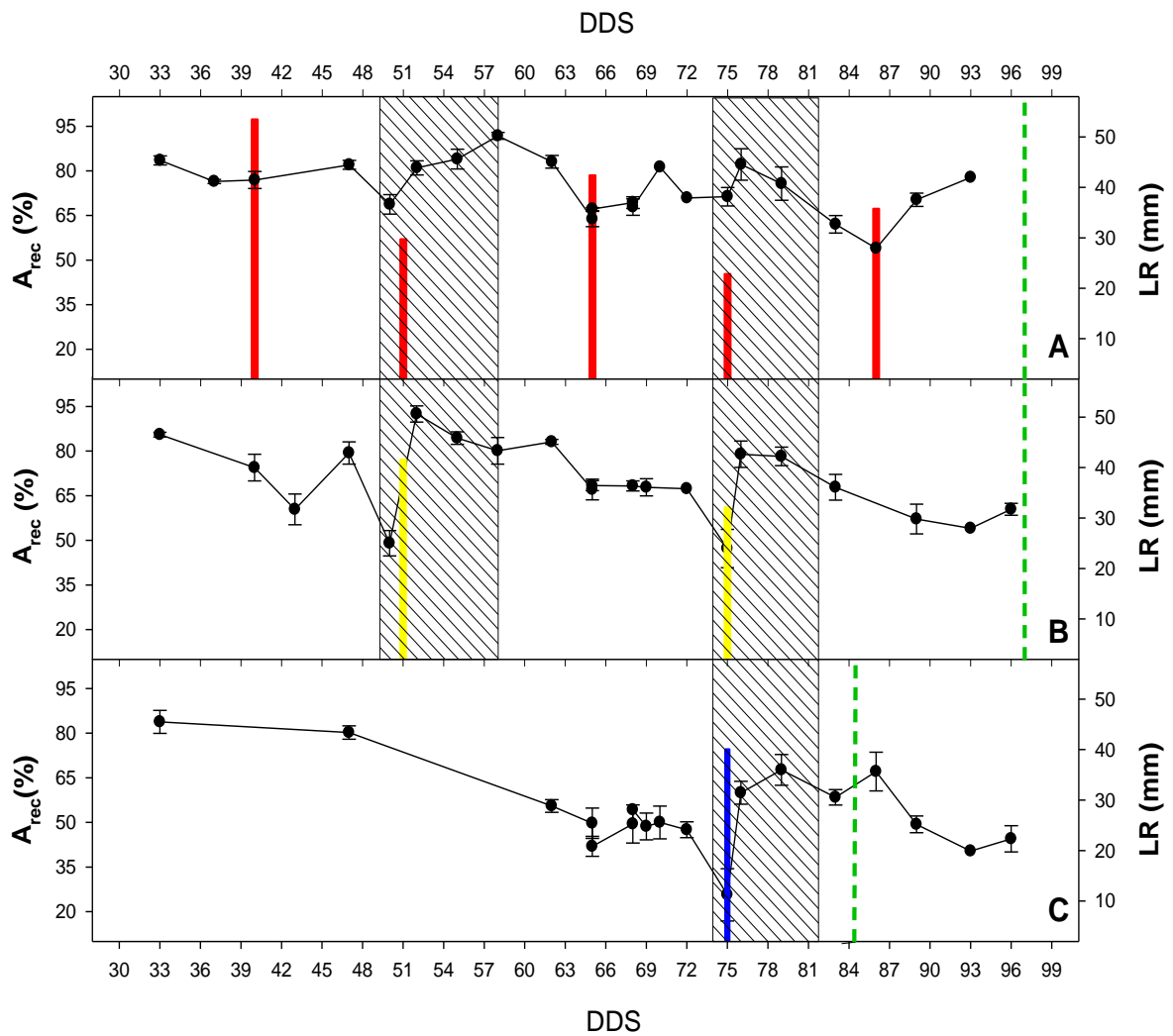


Figura 5. Monitoreo de recuperación fotosintética (A_{rec}), entre los 30 y 96 días después de la siembra (DDS). **A:** tratamiento control (T1); **B:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) y **C:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T3), bajo riego por gravedad. Volumen de riego recibido por los tratamientos durante dicho periodo, en láminas de riego (LR): barras verticales rojas (T1), amarillas (T2) y azules (T3). Ciclos de recuperación, luego de regar alguno de los tratamientos con restricción hídrica: áreas sombreadas. Inicio de senescencia para cada tratamiento: línea verde entrecortada. Cada punto es el promedio de 4 repeticiones.

Con respecto a la fluorescencia, las respuestas de F_v'/F_m' fueron diferentes dependiendo del tipo de riego. Entre los 50 y 58 DDS, las plantas de T2-GO mostraron una ligera caída de la fluorescencia al llegar a su umbral mínimo de g_{s_max} , recuperándose a partir del día después del riego (+1 DDR) y al igual que A_{rec} , se encontró diferencias significativas entre los valores de fluorescencia de los tratamientos, sólo antes de ser regados ($p = 0.003$) (Tabla 7). Por el contrario, las plantas de T2-GR nunca mostraron diferencias significativas ($p = 0.195$) con respecto al T1-GR (Tabla 8). Aun así, después del riego, tanto los tratamientos T1 como T2, manifestaron un incremento promedio. Finalmente, entre los 85 y 93 DDS no hubo diferencias significativas ($p = 0.2$) luego del riego por goteo (+4 DDR) entre control (T1) y restricción hídrica (T2 y T3), a pesar de una apariencia distinta entre ellos (Figura 7). Se observó además que el rango de variación de esta variable fue muy reducido.

Entre los 50 y 58 DDS, el PRI siguió un patrón diferente a las variables anteriores, al reducir sus valores en los primeros días después del riego y recuperarse ligeramente siete días después del mismo (Tablas 7 y 8), además de no mostrar diferencias significativas entre tratamientos, antes y después de ambos tipos de riego. Por el contrario, entre los 75 y 83 DDS, cuando se compararon T1 y T3, se obtuvo diferencias significativas entre ellos, antes y después de ambos tipos de riego (Figura 8).

Tabla 7. Valores promedio (\pm error estándar) de las variables recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII (F_v'/F_m') e Índice de Reflectancia Fotoquímico (PRI), evaluadas en los tratamientos T1 y T2 con riego por GOTEJO, durante un ciclo de recuperación (50-58 DDS). Se presentan los datos del día previo al riego (-1 DDR) y posteriores a este (+1, +4 y +7 DDR).

DDR	tratamiento	A_{rec}	F_v'/F_m'	PRI
-1	T1	72.2 ± 2.47	0.562 ± 0.01	0.003 ± 0.001
-1	T2	49.95 ± 4.00	0.484 ± 0.01	0.005 ± 0.002
+1	T1	81.55 ± 8.09	0.542 ± 0.02	-0.007 ± 0.004
+1	T2	69.04 ± 5.60	0.546 ± 0.02	0.001 ± 0.002
+4	T1	82.44 ± 4.17	0.612 ± 0.00	-0.001 ± 0.008
+4	T2	81.47 ± 4.44	0.618 ± 0.01	-0.001 ± 0.001
+7	T1	88.92 ± 1.55	0.650 ± 0.01	0.020 ± 0.003
+7	T2	79.42 ± 3.14	0.619 ± 0.01	0.014 ± 0.002

T1: control; **T2:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15$ moles $H_2O\ m^{-2}s^{-1}$; **DDR:** días después del riego.

Tabla 8. Valores promedio (\pm error estándar) de las variables recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII (Fv'/Fm') e Índice de Reflectancia Fotoquímico (PRI) evaluadas en los tratamientos T1 y T2 con riego por GRAVEDAD, durante un ciclo de recuperación (50-58 DDS). Se presentan los datos del día previo al riego (-1 DDR) y posteriores a este (+1, +4 y +7 DDR).

DDR	tratamiento	A_{rec}	Fv'/Fm'	PRI
-1	T1	68.74 + 3.27	0.537 + 0.01	0.007 + 0.003
-1	T2	49.04 + 4.26	0.498 + 0.03	0.006 + 0.002
+1	T1	81.02 + 2.38	0.540 + 0.01	0.004 + 0.002
+1	T2	92.47 + 2.7	0.556 + 0.01	0.003 + 0.003
+4	T1	83.97 + 3.35	0.622 + 0.00	0.002 + 0.004
+4	T2	84.38 + 2.12	0.634 + 0.00	0.002 + 0.003
+7	T1	91.77 + 1.16	0.650 + 0.01	0.023 + 0.002
+7	T2	80.09 + 4.48	0.630 + 0.01	0.016 + 0.002

T1: control; **T2:** con restricción hídrica hasta $g_{s_max} = 0.15 \text{ moles H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$; **DDR:** días después del riego.

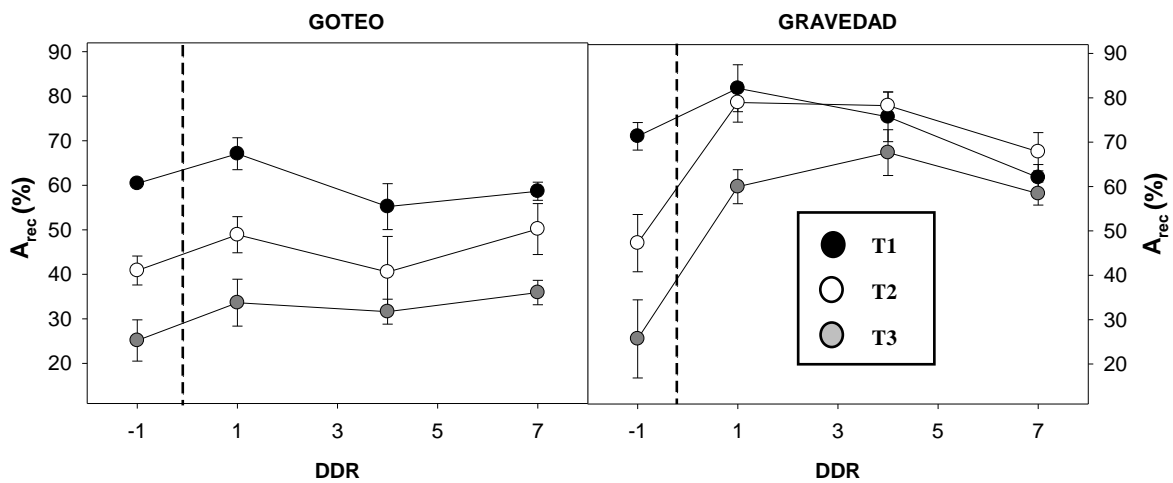


Figura 6. Evaluación de la recuperación fotosintética (A_{rec}) antes (-1 DDR) y después de un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo ambos tipos de riego. Los datos tomados en gravedad y goteo se registraron en los rangos de 75-83 y 85-93 DDS, respectivamente. Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) Diferencias significativa al 5%.

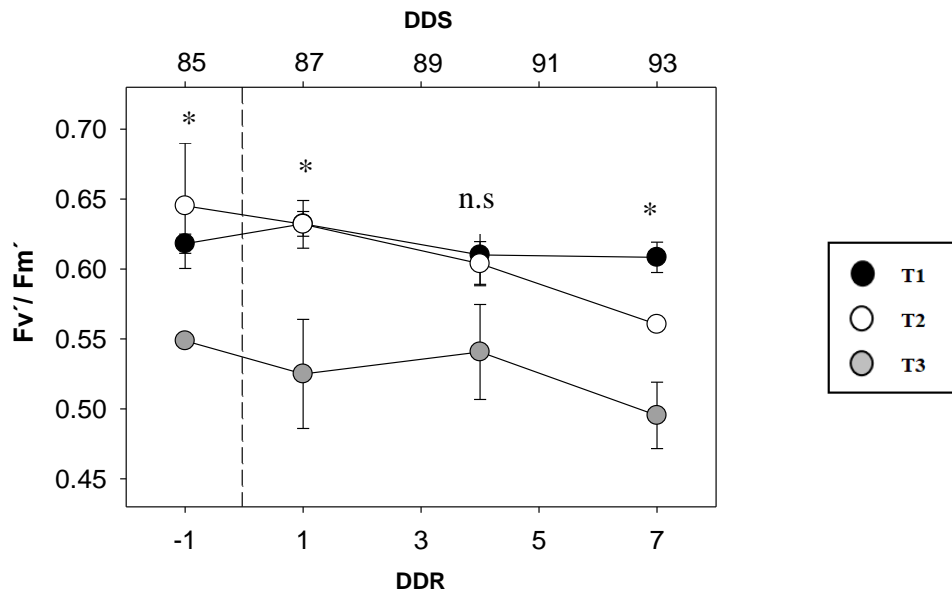


Figura 7. Evaluación de la Eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (F_v'/F_m') el día previo (-1 DDR) y posteriores a un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo riego por GOTEJO, entre los 85 y 93 días después de la siembra (DDS). Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) Diferencias significativa al 5%. (n.s.) Diferencias no significativas al 5%.

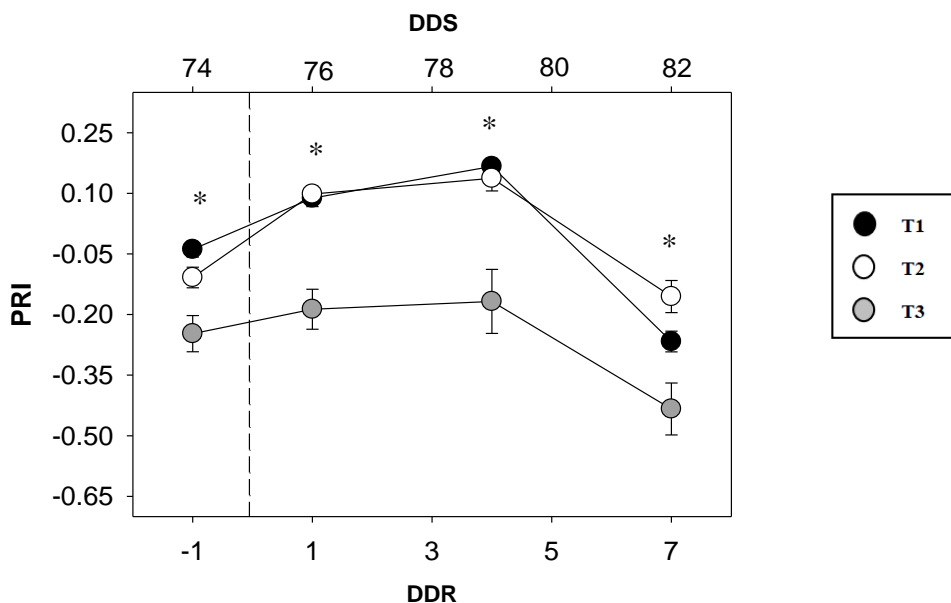


Figura 8. Evaluación del Índice de reflectancia fotoquímica (PRI) el día previo (-1 DDR) y posteriores a un riego (línea vertical entrecortada) en los tratamientos T1: control (círculos negros), T2: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos blancos) y T3: $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (círculos grises), bajo riego por GRAVEDAD, entre los 74 y 82 días

después de la siembra (DDS). Cada símbolo es el promedio de 4 repeticiones. (*) Diferencias significativa al 5%.

Los datos de Δ_{hoja} fueron evaluados con una prueba *t- pareada*, bajo el supuesto de que los valores obtenidos después del riego fueron mayores que antes del mismo. La evaluación realizada entre los 50 y 58 DDS (Figura 9) arrojó resultados heterogéneos, pues los tratamientos T1-GO (p-val=0.03) y T2-GR (p-val=0.02) manifestaron efectos positivos del riego, mientras que T2-GO (p-val=0.05) y T1-GR (p-val=0.06), rechazaron el supuesto, es decir, los valores después del riego no fueron mayores que antes del mismo.

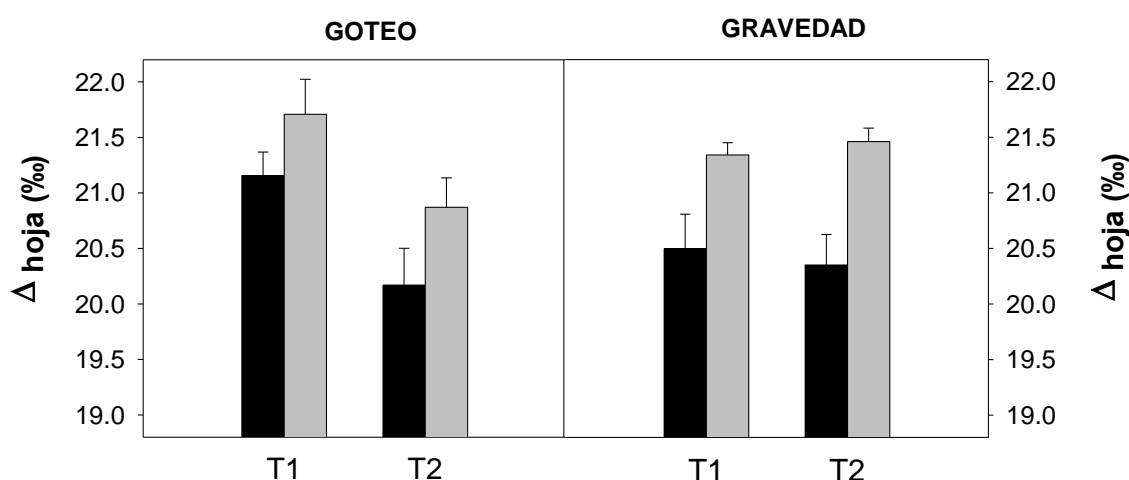


Figura 9. Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}), en T1 (control) y T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), antes (barras negras) y después del riego (barras grises), evaluada en el ciclo de recuperación 50-58 DDS.

En otra ocasión, fueron regados los tres tratamientos al mismo tiempo y fue posible evaluar Δ_{hoja} en ellos. Los tratamientos regados por gravedad fueron evaluados en el ciclo 75-83 DDS y los tratamientos regados por goteo, entre los 85 y 93 DDS, en donde se obtuvo una respuesta positiva bajo riego por gravedad, y negativa, bajo riego por goteo (Figura 10).

Finalmente se realizó un análisis de correlación entre A_{rec} y las demás variables ecofisiológicas, de donde se obtuvo una buena correlación con Δ_{hoja} y PRI, pero no con F_v'/F_m' (Figura 11).

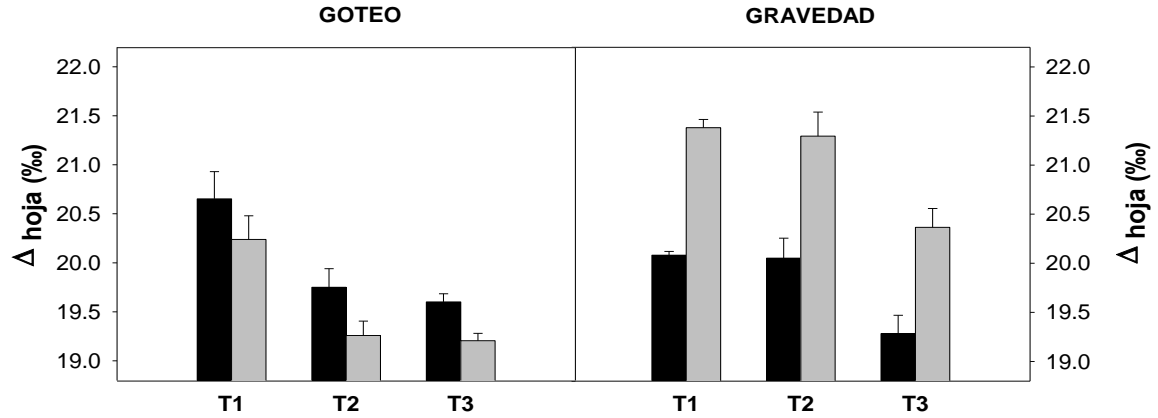


Figura 10. Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}), en los tratamientos T1 (control), T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y T3 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), antes (barras negras) y después del riego (barras grises), evaluada en los ciclos de recuperación 85-93 y 75-83 DDS, para goteo y gravedad respectivamente.

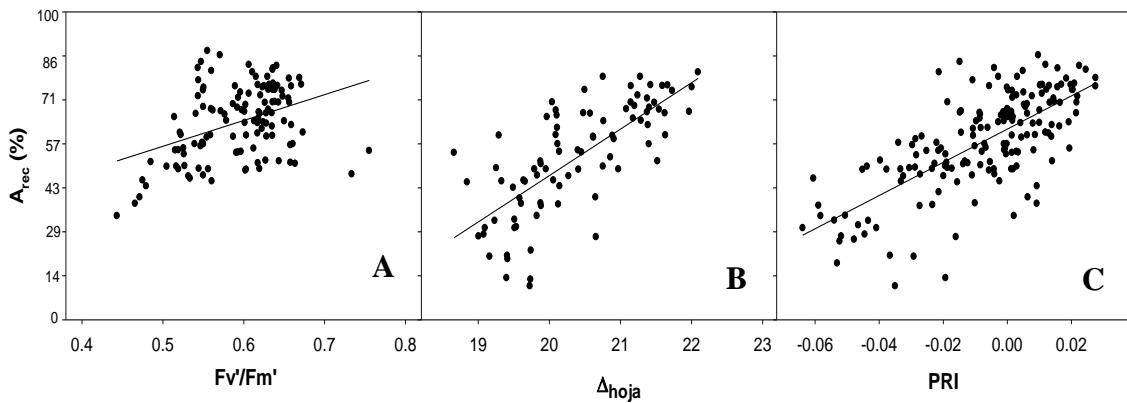


Figura 11. **A:** Correlación entre Recuperación fotosintética (A_{rec}) y Eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (F_v'/F_m') ($r=0.39$). **B:** Correlación entre Recuperación fotosintética (A_{rec}) y Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}) ($r=0.73$). **C:** Correlación entre Recuperación fotosintética (A_{rec}) e Índice de reflectancia fotoquímico (PRI) ($R=0.71$).

4.4 Rendimiento de cultivo

El tratamiento *control* (T1) obtuvo un rendimiento promedio en peso fresco de 47 ± 2.4 y 42 ± 3 t ha⁻¹, bajo riego por goteo y gravedad, respectivamente. De manera similar, obtuvo un rendimiento promedio en materia seca de 9.7 ± 0.5 y 8.2 ± 0.9 t ha⁻¹, bajo riego por goteo y gravedad, respectivamente (Figura 12). Bajo restricción hídrica, las plantas cultivadas bajo el tratamiento T2 obtuvieron un rendimiento promedio en materia seca de 5.2 ± 0.6 y 6.3 ± 0.2 t ha⁻¹, correspondientes al 54 y 77 por ciento de T1, para goteo y gravedad respectivamente, encontrándose una diferencia significativa entre T1 y T2 bajo riego por goteo, mas no, por gravedad. En adición, las plantas cultivadas bajo el tratamiento T3 obtuvieron un rendimiento promedio en materia seca de 4.4 ± 0.2 y 3.7 ± 0.3 t ha⁻¹, correspondientes al 46 y 45 por ciento de T1, para goteo y gravedad respectivamente, encontrándose una diferencia significativa entre los tratamientos T1 y T3, tanto para goteo como gravedad. Cuando se compararon los tratamientos T2 y T3, no se halló una diferencia significativa bajo riego por goteo, pero sí, bajo riego por gravedad. Cabe resaltar que el porcentaje de materia seca en cada tratamiento fue diferente, siendo T1 bajo ambos tipos de riego, los menores valores (GO: 21% y GR: 19%), superados por T2 (GO: 22% y GR: 22) y T3 (GO: 24% y GR: 22%).

Por último, luego de correlacionar los valores del rendimiento final por tratamiento en ambos riegos con los mínimos valores obtenidos (antes de riego post-estrés) por sus semejantes en las variables A_{rec} , Fv'/Fm' , Δ_{hoja} y PRI, se obtuvo una alta correlación con la variable principal de este estudio, al igual que con la discriminación isotópica de carbono en hojas, seguidos por el PRI. Resultados contrarios se obtuvieron para Fv'/Fm' que no guardó correlación alguna con el rendimiento final del cultivo (Tabla 9).

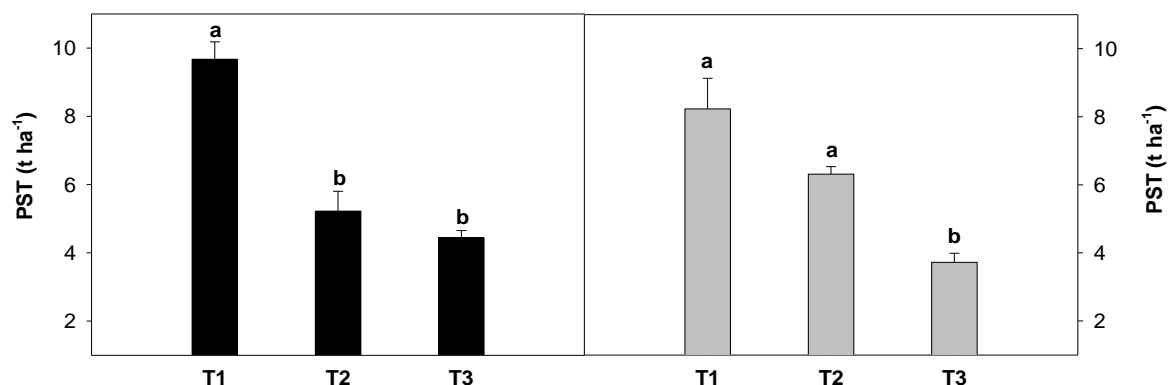


Figura 12. Rendimiento total de peso seco de tubérculos (PST) en los tratamientos T1 (control), T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y T3 ($g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para el sistema de riego por goteo (barras negras) y gravedad (barras grises). Letras diferentes indican diferencia significativa ($P < 0.05$) entre tratamientos, detectada por prueba LSD, luego de un ANOVA, a partir del promedio de 4 repeticiones.

Tabla 9. Coeficiente de correlación (r) entre el rendimiento final y las variables ecofisiológicas: Recuperación fotosintética (A_{rec}), Eficiencia fotoquímica del PSII a luz saturada (Fv'/Fm'), Discriminación isotópica de carbono en hojas (Δ_{hoja}) e Índice de reflectancia fotoquímico (PRI), considerando los resultados de los tres tratamientos.

r	A_{rec}	Fv'/Fm'	Δ_{hoja}	PRI
Rendimiento	0.91	0.13	0.91	0.59

V. DISCUSIONES

5.1 Efecto de la restricción hídrica en el rendimiento del cultivo de papa

UNICA es una variedad mejorada y adaptada a condiciones de costa, cuyo rendimiento en peso fresco puede llegar hasta 40 y 50 t ha⁻¹, bajo condiciones óptimas (Gutiérrez et al., 2007). Dichos valores son superiores a los registrados para la costa peruana (32 t ha⁻¹) y aun más, para el promedio nacional (14 t ha⁻¹) (MINAGRI, 2017). Los rendimientos logrados en este experimento por las parcelas control, es decir, bajo riego convencional, fueron muy cercanos a los óptimos sugeridos por Gutiérrez, superando las 40 t ha⁻¹, bajo ambos tipos de riego. Por otro lado, el rendimiento y calidad del tubérculo son afectados cuando la planta de papa sufre estrés por sequía (Obidiegwu et al., 2015). Esto se vio reflejado en los tratamientos con restricción hídrica, T2 y T3, cuyos rendimientos fueron significativamente menores al tratamiento control (T1), además de presentar tubérculos deformes y de tamaño reducido en las plantas del tratamiento T3. Sin embargo, al evaluar la biomasa de tubérculos, se observaron respuestas diferentes entre los tipos de riego. No se encontró diferencias significativas entre los tratamientos T1 y T2 bajo riego por gravedad, ni entre los tratamientos T2 y T3, bajo riego por goteo, pudiendo haber usado 30 y 20 por ciento menos agua de riego por gravedad y goteo, respectivamente y obtener rendimientos similares. Esto podría deberse al mayor porcentaje de materia seca acumulado en los tratamientos bajo estrés, lo cual les permitió asemejarse en rendimiento a sus respectivos controles. Aun así, los rendimientos de materia seca logrados en este experimento, bajo restricción hídrica T2-GO (141 g planta⁻¹) y T2-GR (170 g planta⁻¹) (Anexo 8), superaron a los obtenidos por los controles (130-147 g planta⁻¹) de otro experimento realizado con la misma variedad y en el mismo lugar, bajo condiciones controladas de invernadero (Ramírez et al., 2015).

Con respecto a las diferencias entre los tipos de riego aplicado, el riego por goteo produce mejores rendimientos en comparación a otros tipos de riego debido a su mayor eficiencia en el uso de agua, manteniendo elevado el potencial hídrico del suelo, al minimizar las fluctuaciones de humedad en la zona radicular de la planta (Hanson et al., 1997).

Esto pudo contribuir al mayor rendimiento de las plantas del tratamiento T1-GO sobre el tratamiento T1-GR, observado en este experimento, a pesar de haber recibido casi 40 por ciento menos volumen de agua, lo que indicaría una mayor eficiencia en el uso de agua y nutrientes, por el cultivo de UNICA bajo riego por goteo.

5.2 Respuestas de la recuperación fotosintética a la restricción hídrica en papa

La tasa fotosintética neta (A_n) guarda una buena relación con la conductancia estomática máxima (g_{s_max}) (Ramírez et al., 2016a), la cual, es considerada como un indicador sensible y confiable del estrés hídrico en el cultivo de papa (Prange, 1986). En este experimento, bajo las condiciones particulares de la zona y la época en la que se realizó (HR= 80-90%), se observaron dinámicas semejantes entre A_{rec} y g_{s_max} , postulando a A_{rec} como una variable sensible a la restricción hídrica impuesta y a sus riegos posteriores.

Para lograr el umbral de g_{s_max} designado a T2, se mantuvo una restricción hídrica por 30 días, dándole al experimento cualidades de un escenario en condiciones naturales, pues el estrés hídrico en condiciones naturales se desarrolla de manera gradual, pudiendo tardar semanas hasta meses (Flexas et al., 2006).

El elevado porcentaje de recuperación en el tratamiento T2, que superó el 90 por ciento bajo ambos tipos de riego, sugiere que el umbral de g_{s_max} designado, no afecta significativamente a UNICA, como lo sugirió Campos et al. (2014) al no observar daño fenotípico en sus plantas. Esto podría atribuirse a la capacidad tolerante al estrés de la variedad evaluada (Flexas et al., 2004). A pesar de la respuesta rápida de A_{rec} , sus valores se fueron reduciendo en cada ciclo de recuperación subsecuente, tal como lo sugirió Larcher (1981), pues la limitación de agua o nutrientes induce la senescencia (Jefferies y Lawson, 1991; Schapendonk et al., 1989) y esta podría alterar las respuestas fisiológicas (Tuberosa, 2012). Es por ello que las evaluaciones tomadas a partir de los 85 DDS, no se consideraron debido al inicio de senescencia en los tratamientos T3 bajo ambos tipos de riego, seguidos por T2-GO. La rápida estabilidad de A_{rec} , cuatro días después del riego de recuperación, así como su recuperación parcial luego del riego del tratamiento T3, coinciden con lo encontrado por Flexas et al. (2004) y Ramirez et al. (2016a).

5.3 Respuesta de variables ecofisiológicas adicionales a la restricción hídrica en papa

Medir fluorescencia clorofiliana brinda información fisiológica del efecto del estrés hídrico en los fotosistemas (Prange, 1986; Larcher, 2003). Por ejemplo, estudios realizados en el cultivo de papa, postulan que el fotosistema se ve afectado sólo cuando el cultivo es sometido a estrés hídrico combinado con altas temperaturas (Prange, 1986). Otros, han observado una relativa estabilidad de la fluorescencia clorofiliana del cultivo de papa bajo riego óptimo y limitado (Jefferies, 1995). Frente a esto, estudios recientes postulan que los fotosistemas podría restaurarse durante la noche, luego de haber sufrido algún daño a causa de déficit hídrico durante el día y solo se evidenciaría una reducción significativa de la actividad del PSII, luego de una sequía prolongada (Resco et al., 2008; Yi et al., 2016),

Dadas las condiciones ambientales en las que se desarrolló este experimento (invierno-primavera), no se registraron temperaturas elevadas para el cultivo de papa y la ligera diferencia observada de F_v'/F_m' bajo riego óptimo y limitado, podría entenderse como una relativa estabilidad del PSII, lo cual, habría ayudado a la elevada recuperación fotosintética de las plantas del tratamiento T2. Por el contrario, la evidente caída de F_v'/F_m' en las plantas del tratamiento T3, así como su diferencia significativa con el tratamiento control, aun después del riego, indicarían que pudo haber dañado al PSII que no permitió la recuperación fotosintética de dichas plantas. Es posible que esta variable solo muestre sensibilidad frente a una sequía severa (Resco et al., 2008) probablemente ocasionada por el umbral de g_{s_max} designando al tratamiento T3 en este experimento.

El PRI tampoco se mostró sensible a la restricción hídrica a la cual fue sometido el tratamiento T2 durante las fechas evaluadas, pero sí, al umbral de g_{s_max} de T3, sin recuperar sus valores luego del riego. Ya que el PRI está conectado con la respuesta del ciclo de xantófilas frente a un estrés (Sarlikioti et al., 2010), éste reconoció tal estado solo en las plantas del tratamiento T3.

La relativa estabilidad de estos parámetros sugieren que el estrés aplicado según umbral de $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) no causó daños irreversibles y el daño que pudo haber sufrido, fue reparado durante la rehidratación, promoviendo la recuperación de la fotosíntesis. Por el contrario, los bajos valores de A_{rec} , y la no recuperación de F_v'/F_m' y PRI, luego de regar las plantas del tratamiento T3, indican que el umbral de g_{s_max} ($0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$) causó un estrés hídrico severo, llegando a consecuencias de un probable

estrés oxidativo y consecuente daño en las plantas (Flexas et al., 2006), reflejándose en el rendimiento reducido.

Por último, la buena correlación de Δ_{hoja} medida antes del riego (momento de máximo estrés), bajo riego convencional y limitado, con el rendimiento de materia seca, la señalan como un buen predictor del mismo. Sin embargo, a pesar de su muestreo sencillo en campo, el procedimiento de análisis seguido en este trabajo, tomó más tiempo del que dura el desarrollo del cultivo, por lo que no funcionaría precisamente como un indicador predictivo. Esto deja a la medición de A_{rec} , previa a un riego post-estrés como una herramienta muy útil para identificar un criterio de riego adecuado y predecir el rendimiento final del cultivo, debido a su alta correlación con el rendimiento de materia seca.

VI. CONCLUSIONES

- La restricción de riego aplicada en dos niveles, significó un estrés para el cultivo de papa reflejado en su rendimiento, así como también, en los valores mínimos alcanzados por A_{rec} antes del riego de recuperación.
- La respuesta fisiológica de ambos tipos de riegos fue semejante bajo riego convencional, pero sus respuestas difirieron luego de ser sometidas a restricción hídrica.
- La estabilidad de las variables fotosintéticas Fv'/Fm' y PRI bajo el umbral de T2 ($g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), permite considerarlo como un estrés leve para UNICA, que no perjudicó su respuesta fotosintética. Por el contrario, la respuesta de estas variables al umbral de T3 ($g_{s_max} = 0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$), lo señalan como un umbral severo para UNICA.
- Medir Δ_{hoja} en el momento de máximo estrés da una idea del rendimiento final que podría lograr el cultivo.
- El tratamiento con el umbral de $g_{s_max} = 0.15 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (T2) bajo riego por gravedad tuvo la mejor respuesta a la restricción hídrica aplicada. Este mostró un buen performance fisiológico con los máximos valores de A_{rec} , valores estables de Fv'/Fm' y PRI, así como un inicio de senescencia y rendimiento de materia seca semejantes al control (T1), a pesar de haber invertido 28 por ciento menos volumen de agua en el riego.
- La sensibilidad de A_{rec} a la disponibilidad hídrica, en ambos niveles de estrés, así como su buena relación con variables fisiológicas ampliamente estudiadas y el rendimiento, la postulan como un rasgo recomendado a evaluar luego del inicio de tuberización y hasta antes del inicio de senescencia. Su respuesta estaría expresando el estado fisiológico en el que se encuentra la planta y ayudaría a predecir el rendimiento final del cultivo, así como también, a definir la idoneidad del riego aplicado, como lo hizo con este trabajo.

VII. RECOMENDACIONES

- Se recomienda a futuro utilizar A_{rec} como indicador de un riego idóneo, evaluar su respuesta combinada con diferentes tipos de riego y en otras variedades de papa con diferentes periodos vegetativos y niveles de tolerancia a estresores. Así mismo, utilizar aproximaciones de sensoramiento remoto relacionadas a A_{rec} , con el fin de reducir el impacto en el cultivo e incrementar la escala espacial de las evaluaciones.

VIII. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. Acevedo, E., Ferreres, E. 1993. Resistance to abiotic stress. In: Plant Breeding: Principles and prospects. Hayward, M., Bosemark, N. and Romagosa I. (Eds.). Chapman & Hall, London, pp. 406-421.
2. Baker, N., 2008. Chlorophyll Fluorescence: A Probe of Photosynthesis In Vivo. *Annu. Rev. Plant Biol.* 59, 89–113.
3. Bierhuizen, J., Slatyer, R., 1965. Effect of atmospheric concentration of water vapour and CO₂ in determining transpiration-photosynthesis relationships of cotton leaves. *Agric. Meteorol.* 2, 259–270.
4. Campos, H., Trejo, C., Peña-Valdivia, C., García-Nava, R., Conde-Martínez, F., Cruz-Ortega, M., 2014. Stomatal and non-stomatal limitations of bell pepper (*Capsicum annuum* L.) plants under water stress and re-watering: Delayed restoration of photosynthesis during recovery. *Environ. Exp. Bot.* 98, 56–64.
5. Chaves, M., 1991. Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation. *J. Exp. Bot.* 42, 1–16.
6. Chaves, M., Maroco, J., Pereira, J., 2003. Understanding plant responses to drought — from genes to the whole plant. *Funct. Plant Biol.* 30, 239.
7. Chaves, M., 2004. Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: prospects for water-saving agriculture. *J. Exp. Bot.* 55, 2365–2384.
8. CIP. 2002. Informe Técnico Anual 2.001-2.002 del Proyecto FONTAGRO “Selección y Utilización de Variedades de Papa co Resistencia a Enfermedades para el Procesamiento Industrial de América Latina”. Centro Internacional de la Papa – CIP. Lima, Perú. 84 p.

9. Condon, A., Farquhar, G., Richards, R., 1990. Genotypic Variation in Carbon Isotope Discrimination and Transpiration Efficiency in Wheat. Leaf Gas Exchange and Whole Plant Studies. *Funct. Plant Biol.* 17, 9.
10. Condon, A., Richards, R., Rebetzke, G., Farquhar, G., 2002. Improving Intrinsic Water-Use Efficiency and Crop Yield. *Crop Sci.* 42, 122.
11. Demmig, B., Winter, K., Krüger, A., Czygan, F.C., 1987. Photoinhibition and zeaxanthin formation in intact leaves : a possible role of the xanthophyll cycle in the dissipation of excess light energy. *Plant Physiol.* 84, 218–224.
12. Deblonde, P., Haverkort, A., Ledent, J., 1999: Responses of early and late potato cultivars to moderate drought conditions: agronomic parameters and carbon isotope discrimination. *Eur. J. Agron.* 11, 91–105.
13. Díaz, P., 2016. Evaluación de la tolerancia al estrés hídrico en genotipos de papa criolla (*Solanum phureja* Juz et Buk). Tesis Mg.Sc. Medellín, Colombia, Universidad Nacional de Colombia. 85 p.
14. Egúsqüiza, B., 2014. La papa en el Perú. 2 ed. Lima, Perú, UNALM. 200 p.
15. FAO, International Year of the Potato, Food and Agriculture Organization of the United Nations, 2009. New light on a hidden treasure: International Year of the Potato 2008 : an end-of-year review. Food and Agriculture Organization of the United Nations, Rome.
16. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura), 2016. State of food and agriculture. Food & Agriculture Org, S.I.
17. FAO (Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y Agricultura), 2017. FAOSTAT. Consultado 23 jul. 2107. Disponible en: <http://faostat.fao.org>
18. Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 40, 503–537.

19. Flexas, J., Barón, M., Bota, J., Ducruet, J.-M., Gallé, A., Galmés, J., Jiménez, M., Pou, A., Ribas-Carbó, M., Sajnani, C., Tomàs, M., Medrano, H., 2009. Photosynthesis limitations during water stress acclimation and recovery in the drought-adapted *Vitis* hybrid Richter-110 (*V. berlandieri*×*V. rupestris*). *J. Exp. Bot.* 60, 2361–2377.
20. Flexas, J., Bota, J., Cifre, J., Mariano Escalona, J., Galmes, J., Gulias, J., Lefi, E.-K., Florinda Martinez-Canellas, S., Teresa Moreno, M., Ribas-Carbo, M., Riera, D., Sampol, B., Medrano, H., 2004. Understanding down-regulation of photosynthesis under water stress: future prospects and searching for physiological tools for irrigation management. *Ann. Appl. Biol.* 144, 273–283.
21. Flexas, J., Bota, J., Galmés, J., Medrano, H., Ribas-Carbó, M., 2006. Keeping a positive carbon balance under adverse conditions: responses of photosynthesis and respiration to water stress. *Physiol. Plant.* 127, 343–352.
22. Flexas, J., Gallé, A., Galmés, J., Ribas-Carbo, M., Medrano, H., 2012. The Response of Photosynthesis to Soil Water Stress, in: Aroca, R. (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, pp. 129–144.
23. Gamon, J.A., Peñuelas, J., Field, C.B., 1992. A narrow-waveband spectral index that tracks diurnal changes in photosynthetic efficiency. *Remote Sens. Environ.* 41, 35–44.
24. Gorai, M., Laajili, W., Santiago, L.S., Neffati, M., 2015. Rapid recovery of photosynthesis and water relations following soil drying and re-watering is related to the adaptation of desert shrub *Ephedra alata* subsp. *alenda* (Ephedraceae) to arid environments. *Environ. Exp. Bot.* 109, 113–121.

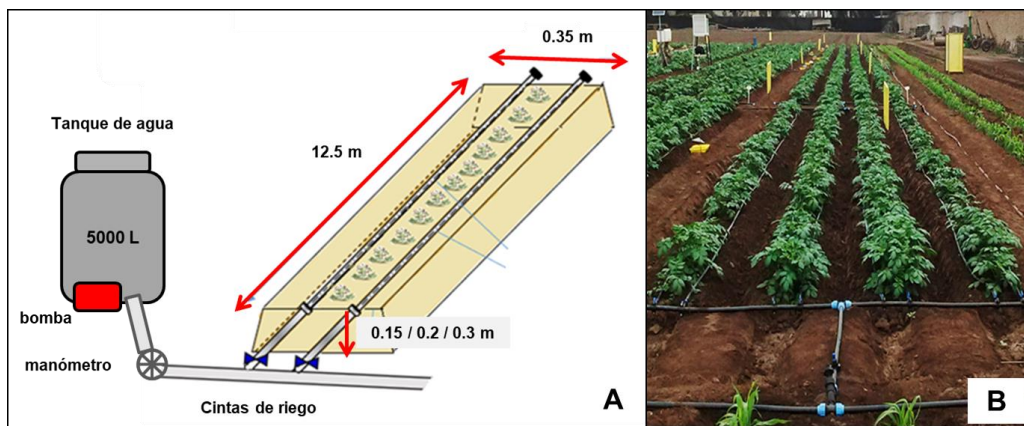
25. Jefferies, R.A., 1995. Physiology of crop response to drought, in: Haverkort, A.J., MacKerron, D.K.L. (Eds.), *Potato Ecology And Modelling of Crops under Conditions Limiting Growth*. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 61–74.
26. Jones, H.G., 2004. Irrigation scheduling: advantages and pitfalls of plant-based methods. *J. Exp. Bot.* 55, 2427–2436.
27. Lambers, H., Chapin, F.S., Pons, T.L., 2008. *Plant Physiological Ecology*. Springer New York, New York, NY.
28. Larcher, W., 2003. *Physiological plant ecology: ecophysiology and stress physiology of functional groups*, 4th ed. ed. Springer, Berlin ; New York.
29. Marshall, B., Biscoe, P.V., 1980. A Model for C₃ Leaves Describing the Dependence of Net Photosynthesis on Irradiance. *J. Exp. Bot.* 31, 29–39.
30. Medici, L.O., Reinert, F., Carvalho, D.F., Kozak, M., Azevedo, R.A., 2014. What about keeping plants well watered? *Environ. Exp. Bot.* 99, 38–42.
31. Medrano, H., 2002. Regulation of Photosynthesis of C₃ Plants in Response to Progressive Drought: Stomatal Conductance as a Reference Parameter. *Ann. Bot.* 89, 895–905.
32. MINAGRI (Ministerio de Agricultura y Riego), 2017. Papa: características de la producción nacional y de la comercialización en Lima Metropolitana. Dirección general de políticas agrarias: Dirección de estudios económicos en informática. Lima, Peru. 13 p
33. Monneveux, P., Ramírez, D.A., Pino, M.-T., 2013. Drought tolerance in potato (*S. tuberosum* L.). *Plant Sci.* 205–206, 76–86.
34. Prange, R.K., 1986. Chlorophyll fluorescence in vivo as an indicator of water stress in potato leaves. *Am. Potato J.* 63, 325–333.

35. Ramírez, D.A., Rolando, J.L., Yactayo, W., Monneveux, P., Quiroz, R., 2015. Is Discrimination of ¹³ C in Potato Leaflets and Tubers an Appropriate Trait to Describe Genotype Responses to Restrictive and Well-Watered Conditions? *J. Agron. Crop Sci.* 201, 410–418.
36. Ramírez, D.A., Yactayo, W., Rens, L.R., Rolando, J.L., Palacios, S., De Mendiburu, F., Mares, V., Barreda, C., Loayza, H., Monneveux, P., Zotarelli, L., Khan, A., Quiroz, R., 2016. Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis recovery as key indicators in potato. *Agric. Water Manag.* 177, 369–378.
37. Rinza, J., Ramírez, D.A., García, J., de Mendiburu, F., Yactayo, W., Barreda, C., Velasquez, T., Mejía, A., Quiroz, R., 2018. Infrared Radiometry as a Tool for Early Water Deficit Detection: Insights into Its Use for Establishing Irrigation Calendars for Potatoes Under Humid Conditions. *Potato Res.*
38. Rivas, R., Falcão, H.M., Ribeiro, R.V., Machado, E.C., Pimentel, C., Santos, M.G., 2016. Drought tolerance in cowpea species is driven by less sensitivity of leaf gas exchange to water deficit and rapid recovery of photosynthesis after rehydration. *South Afr. J. Bot.* 103, 101–107.
39. Sade, N., Gebremedhin, A., Moshelion, M., 2012. Risk-taking plants: Anisohydric behavior as a stress-resistance trait. *Plant Signal. Behav.* 7, 767–770.
40. Sarlikioti, V., Driever, S.M., Marcelis, L.F.M., 2010. Photochemical reflectance index as a mean of monitoring early water stress. *Ann. Appl. Biol.* 157, 81–89.
41. Shrestha, Suchit, Brueck, H., Asch, F., 2012. Chlorophyll index, photochemical reflectance index and chlorophyll fluorescence measurements of rice leaves supplied with different N levels. *J. Photochem. Photobiol. B* 113, 7–13.

42. Simelton, E., Fraser, E.D.G., Termansen, M., Benton, T.G., Gosling, S.N., South, A., Arnell, N.W., Challinor, A.J., Dougill, A.J., Forster, P.M., 2012. The socioeconomics of food crop production and climate change vulnerability: a global scale quantitative analysis of how grain crops are sensitive to drought. *Food Secur.* 4, 163–179.
43. Xu, Z., Zhou, G., Shimizu, H., 2010. Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signal. Behav.* 5, 649–654.
44. Yi, X.-P., Zhang, Y.-L., Yao, H.-S., Luo, H.-H., Gou, L., Chow, W.S., Zhang, W.-F., 2016. Rapid recovery of photosynthetic rate following soil water deficit and rewatering in cotton plants (*Gossypium herbaceum* L.) is related to the stability of the photosystems. *J. Plant Physiol.* 194, 23–34.

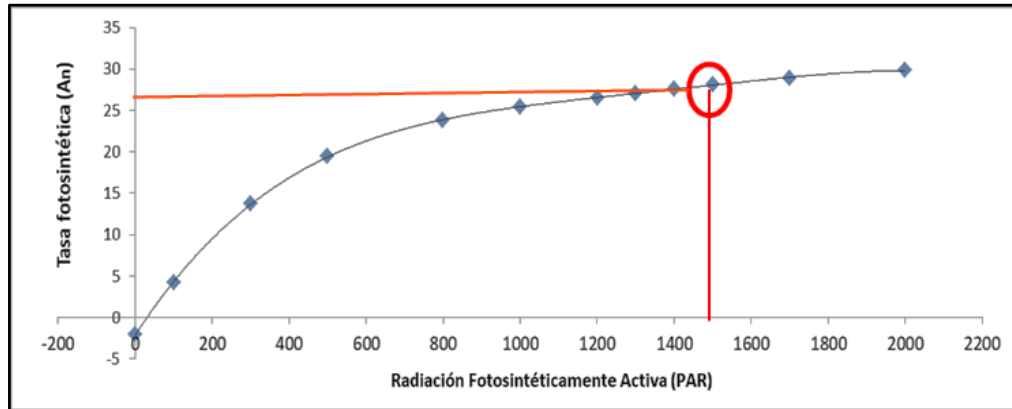
IX. ANEXOS

Anexo 1. Sistema de riego por goteo. **A:** detalle de dimensiones consideradas para el cálculo del volumen de riego requerido por surco (V_{rs}), largo del surco (12.5 m), ancho del surco (0.35 m) y profundidades de raíz (0.15 / 0.2 / 0.3 m). **B:** parcela control bajo riego por goteo, compuesta por 4 surcos.



Anexo 2. Curva de luz de la variedad UNICA, para determinar su máxima capacidad fotosintética en condiciones de invierno - La Molina, 2017. Se programó el equipo LI-6400XT para el registro de valores de tasa de asimilación de carbono o tasa fotosintética neta (A_n) sujeta a diferentes valores de radiación (2000, 1700, 1500, 1400, 1300, 1200, 1000, 800, 500, 300, 100, 0 $\mu\text{mol photon m}^{-2}\text{s}^{-1}$), con los parámetros controlados de concentración de CO_2 (400 ppm) y flujo de aire (500 $\mu\text{mol s}^{-1}$). Los datos fueron tomados en plantas de parcelas control, entre las 7:00 y 11:00 horas.

En la gráfica se señala el punto de saturación de luz: el valor PAR aproximado al cual A_n ya no se incrementó más. Este valor PAR fue considerado como parámetro fijo para los monitoreos de g_{s_max} y A_n .



Curva de luz de la variedad de papa UNICA para condiciones de invierno 2017 en La Molina, Lima-Perú.

Anexo 3. Riego por gravedad de una parcela control (T1).



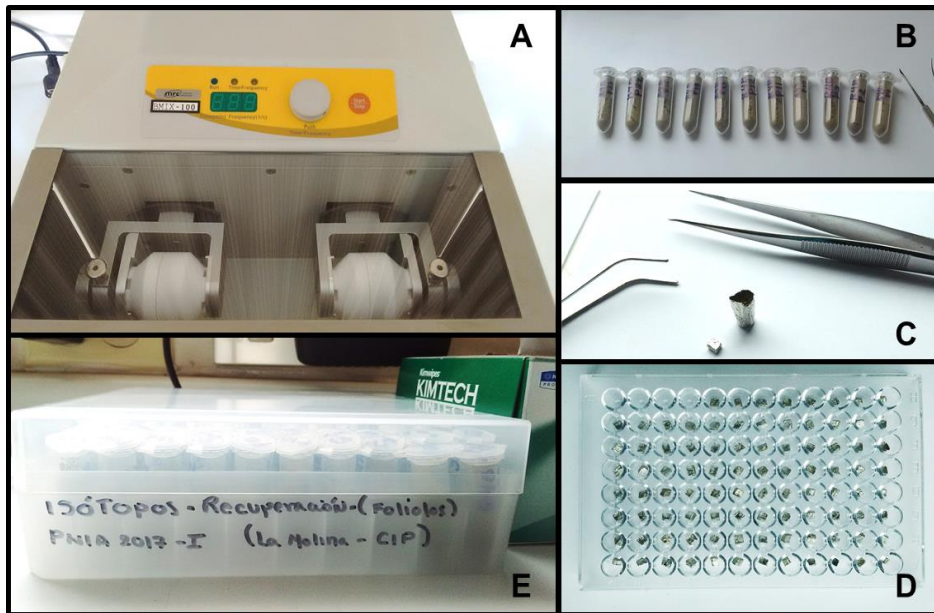
Anexo 4. Monitoreo ecofisiológico: registro de variables A_n , g_{s_max} y F_v'/F_m' con el sistema medidor de fotosíntesis portátil LI-6400XT, entre las 8 y 10 am.



Anexo 5. Monitoreo de PRI con espectroradiómetro ASD (Analytical Spectral Devices): Calibración del equipo previa a toma de datos por planta, con un espectralon (superficie calibradora Labsphere).



Anexo 6. Preparación de muestras de isótopos para su envío al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California-Davis, EEUU y detalle del equipo utilizado.



Equipo utilizado: **A:** molino de bolas BMIX-100. **B:** cartuchos con muestra molida de hojas. **C:** cápsula de estaño con muestra lista para ser empaquetada. **D:** microplaca con base en U, conteniendo 96 muestras empaquetadas en cápsulas de estaño. **E:** caja con muestras de reserva almacenadas en cartuchos.

Anexo 7. Cosecha para determinar el rendimiento de cultivo a los 97 DDS.



Anexo 8. Rendimiento: peso seco promedio obtenido por planta (g planta^{-1})

Tratamientos	GOTEO	GRAVEDAD
T1 (control)	261.2	222.2
T2	141.0	170.4
T3	119.9	100.4

Anexo 9. Rangos de valores entre los que flucturaron las variables ecofisiológicas adicionales para cada tratamiento y tipo de riego.

	FV'/FM'	PRI	Δ
T1 GO	[0.542 - 0.651]	[-0.026 - 0.02]	[20.2 - 21.7]
T1 GR	[0.537 - 0.650]	[-0.027 - 0.023]	[20.1 - 21.4]
T2 GO	[0.484 - 0.645]	[-0.041 - 0.014]	[19.3 - 20.9]
T2 GR	[0.498 - 0.660]	[-0.016 - 0.016]	[20.1 - 21.5]
T3 GO	[0.495 - 0.549]	[-0.053 - -0.047]	[19.2 - 19.6]
T3 GR	[0.575 - 0.634]	[-0.043 - -0.017]	[19.3 - 20.4]

Anexo 10. Valores T, luego de comparar las medias de T1 y T2, para cada variable y tipo de riego, antes (-1) y días después (1, 4, 7) del riego (DDR). La evaluación se dio entre los 50 y 58 días después de la siembra.

DDR	GOTEO			GRAVEDAD		
	% Arec	Fv'/Fm'	PRI	% Arec	Fv'/Fm'	PRI
-1	5.006**	5.302**	1.687 ^{ns}	3.669*	1.457 ^{ns}	0.077 ^{ns}
1	1.174 ^{ns}	0.045 ^{ns}	1.919 ^{ns}	3.186*	1.562 ^{ns}	0.313 ^{ns}
4	0.158 ^{ns}	2.319 ^{ns}	0.161 ^{ns}	0.105 ^{ns}	1.867 ^{ns}	0.063 ^{ns}
7	2.97*	1.353 ^{ns}	1.548 ^{ns}	2.352*	2.445 ^{ns}	1.543 ^{ns}

(**) Significancia al 1%. (*) Significancia al 5%. (ns) No significativo.

Anexo 11. Analisis de varianza y posterior prueba de diferencia mínima significativa (LSD) para el rendimiento de tubérculo bajo riego por goteo (A) y gravedad (B).

A) Peso seco de tubérculo: GOTEO

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Trt	2	271538	135769	26.08	0.000313	***
Residuals	8	41644	5205			

PS groups

1	261.1509	a
2	141.0355	b
3	119.8807	b

B) Peso seco de tubérculo: GRAVEDAD

	Df	Sum Sq	Mean Sq	F value	Pr(>F)	
Trt	2	179219	89610	12.45	0.00256	**
Residuals	9	64757	7195			

PS groups

1	222.1978	a
2	170.4423	a
3	100.4439	b

Signif. codes: 0 '***' 0.001 '**' 0.01 '*' 0.05 '.' 0.1 ' ' 1