

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE CIENCIAS



**“TOLERANCIA AL ESTRÉS HÍDRICO INDUCIDO POR MEMORIA
EN PARIENTES SILVESTRES DE CAMOTE [*Ipomoea series Batatas*
(Choisy) D. F. Austin]”**

Presentada por:

FERNANDO GUERRERO ZURITA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Lima – Perú

2020

**La UNALM es titular de los derechos patrimoniales de la presente
investigación (Art. 24 – Reglamento de Propiedad Intelectual)**

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA

LA MOLINA

FACULTAD DE CIENCIAS

**“TOLERANCIA AL ESTRÉS HÍDRICO INDUCIDO POR MEMORIA
EN PARIENTES SILVESTRES DE CAMOTE [*Ipomoea Series Batatas*
(Choisy) D.F. Austin”**

Presentada por:

FERNANDO GUERRERO ZURITA

Tesis para Optar el Título Profesional de:

BIÓLOGO

Sustentada y aprobada por el siguiente jurado:

Ph.D. Alfredo Rodríguez Delfin
PRESIDENTE

Blga. Milagros del Rosario Chang la Rosa
MIEMBRO

Mg.Sc. Abelardo Ciro Calderón Rodríguez
MIEMBRO

Dr. Raúl Blas Sevillano
ASESOR

Dra. Bettina Heider
Co Asesora

DEDICATORIA

A mis padres, Francisco y Carmen y hermanos,
Francisco y Alessandra. Sin ellos nada de esto hubiera sido posible.

AGRADECIMIENTOS

Al proyecto "Targeted use of crop wild relatives for improved abiotic stress resistance in cultivated sweet potato" NCSU Subaward Number 2015-0861-01 llevado a cabo por North Carolina State University (NCSU) en colaboración con el Centro Internacional de la Papa (CIP). Este proyecto formó parte de la iniciativa "Adapting Agriculture to Climate Change: Collecting, Protecting and Preparing Crop Wild Relatives" con auspicio del Gobierno de Noruega. Además, la iniciativa fue administrada por Global Crop Diversity Trust con el Millennium Seed Bank of the Royal Botanic Gardens, Kew – Reino Unido y se implementa en asociación con Bancos de Germoplasma nacionales e internacionales e institutos de fitomejoramiento de todo el mundo. Para más información sobre el proyecto visitar <http://www.cwrdiversity.org/>. Se agradece el cofinanciamiento del CGIAR Research Program on Roots, Tubers and Bananas (RTB).

A la Dra. Bettina Heider, por su apoyo incondicional y confiar en mí para llevar a cabo este proyecto.

Al Dr. Raul Blas, por sus acertadas correcciones que han contribuido a la mejora de esta investigación.

A Carlos Flores y César Fernández del CIP-San Ramón, por su apoyo técnico en el cuidado de las plantas y la toma de medidas y muestras para el análisis.

A David Ramírez, por acogerme en su laboratorio (Crop Ecophysiology, Modeling and Remote Sensing Laboratory, CEM-RS) del CIP-La Molina para llevar a cabo el procesamiento de muestras, análisis de los datos y redacción de la tesis y por sus consejos y aportes en conocimientos para realizar el presente estudio.

A Javier Rinza, Cecilia Silva, Johan Ninanya y Jesús Zamalloa del laboratorio CEM-RS, grandes compañeros de trabajo, que aportaron con sus comentarios y críticas constructivas.

A Kevin, Eyner, Marcia, Gianinna, Evita, Franchesca y demás amigos por su amistad sincera y apoyo incondicional.

A todos mis maestros de la Universidad Nacional Agraria La Molina y el Colegio Mayor Secundario Presidente del Perú – COAR Lima, que me transmitieron sus conocimientos, inculcaron la pasión por la investigación y contribuyeron indirectamente con este estudio.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	ix
ABSTRACT	x
I. INTRODUCCIÓN	1
II. REVISIÓN DE LA LITERATURA	4
2.1 Parientes silvestres de cultivares (CWR)	4
2.1.1 CWR del camote (SP-CWR).....	4
2.2 Estrés hídrico en cultivos de importancia agronómica	5
2.2.1 Mecanismos de tolerancia al estrés hídrico.....	6
2.2.2 Medidas instantáneas que determinan estrés hídrico.	6
2.3 Variables ecofisiológicas que determinan tolerancia al estrés hídrico.	7
2.3.1 Área foliar (Af)	7
2.3.2 Diferencial de temperatura (dT).....	8
2.3.3 Senescencia	8
2.3.4 Discriminación isotópica de carbono (Δ).....	10
2.3.5 Rendimiento de biomasa	10
2.4 Desarrollo de memoria en vegetales.	11
III. METODOLOGÍA	13
3.1 Material biológico	13
3.2 Descripción del lugar de estudio	15
3.3 Diseño experimental	16
3.4 Mediciones ecofisiológicas	18
3.4.1 Estrés hídrico.....	18
3.4.2 Variables descriptoras de memoria	19
3.4.3 Evaluación de la tolerancia al estrés hídrico	23

3.5	Análisis estadístico.....	24
IV.	RESULTADOS Y DISCUSIONES	25
4.1	Evaluación del estrés hídrico	25
4.2	Desarrollo de memoria vegetal.....	25
4.2.1	ISR	27
4.2.2	RAF.....	29
4.2.3	RDT	32
4.2.4	RDI.....	35
4.3	Tolerancia al estrés hídrico inducida por memoria	37
4.3.1	DSI.....	37
4.3.2	ITSM.....	39
4.4	Análisis de Componentes Principales (PCA)	41
V.	CONCLUSIONES	46
VI.	RECOMENDACIONES	47
VII.	BIBLIOGRAFÍA	48
VIII.	ANEXOS	60

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1: Accesiones de parientes silvestres de camote [<i>Ipomoea</i> series <i>Batatas</i> (Choisy) D. F. Austin] conservadas en el Banco de Germoplasma del CIP y empleadas en el estudio.....	13
Tabla 2: Promedio mensual (\pm error estándar) de las variables meteorológicas registradas en las casas mallas por los sensores durante el experimento.....	15
Tabla 3: Listado de accesiones y el comportamiento que presentaron en el estado fenológico de floración.....	18
Tabla 4: Valores promedio (\pm error estándar) de las variables ISR, RAF, RDT y RDI de las accesiones del estudio	26
Tabla 5: Matriz de correlación de Pearson entre variables descriptoras de memoria de las accesiones del estudio.....	42
Tabla 6: Matriz de correlación de Pearson y varianzas del análisis de componentes principales a partir de los ajustes ortogonales de las seis variables descriptoras de memoria y tolerancia al estrés hídrico	43

ÍNDICE DE FIGURAS

<p>Figura 1. Comparación de la actividad de un gen sensible al estrés en una planta con exposición previa al estrés (curva continua) y otra sin previa exposición (curva discontinua). (Fuente: Bruce <i>et al.</i>, 2007).....</p>	11
<p>Figura 2. Esquema del tratamiento en individuos con estrés (a) y sin estrés (b) en estrés hídrico para el desarrollo de tolerancia inducida por memoria. N1: crecimiento con riego hasta la floración; N2: crecimiento con riego permanente; EH: periodo de restricción de riego con 8, 11 y 14 días de duración para EH1, EH2 y EH3, respectivamente; R: periodos de recuperación con 14 días de duración; rectángulos de color plomo y blanco: riego constante a capacidad de campo (R_{cc}); rectángulos con líneas diagonales: riego restringido (R_{rest}).....</p>	17
<p>Figura 3: Valores promedio (\pm error estándar) del patrón de concentración de clorofila en hojas de las tres accesiones con mayor valor ISR: a) 0.48, b) 0.35 y c) 0.30 para CIP 460204, CIP 107665.9 y CIP 460585, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra. **$p < 0.01$, *$p < 0.05$.....</p>	28
<p>Figura 4: Valores ISR para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.....</p>	29
<p>Figura 5: Valores RAF para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.....</p>	30
<p>Figura 6: Valores promedio (\pm error estándar) del área foliar (Af) de las tres accesiones</p>	

con mayor valor RAF: a) 1.50, b) 1.43 y c) 1.38 para CIP 460032, CIP 460116 y CIP 460531, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra.

**p<0.01, *p<0.05..... 31

Figura 7: Valores promedio (\pm error estándar) de diferencial de temperatura (dT) de las tres accesiones con mayor valor RDT: a) 1.260, b) 1.155 y c) 1.145 para CIP 460296, CIP 460619 y CIP 460077, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra. **p<0.01, *p<0.05..... 33

Figura 8: Valores RDT para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria..... 34

Figura 9: Valores promedio de discriminación isotópica de ^{13}C de hojas (Δ hoja) de las tres accesiones con mayor valor RDI: a) 1.043, b) 1.038 y c) 1.034 para CIP 430434, CIP 460296 y CIP 460077, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra..... 36

Figura 10: Valores RDI para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria..... 37

Figura 11: Valores DSI para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y

superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de susceptibilidad a la sequía..... 38

Figura 12: Valores ITSM para las accesiones de camote cultivado (barras naranjas) y sus especies parientes silvestre (SP-CWR) (barras negras)..... 40

Figura 13: Valores ITSM para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de tolerancia a la sequía inducida por memoria..... 41

Figura 14: Ordenamiento 2D (componente 1 y 2) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente..... 43

ÍNDICE DE ANEXOS

Anexo 1: Digital Object Identifier (DOI) de las accesiones CIP utilizadas en el estudio....	60
Anexo 2: Ordenamiento 2D (componente 1 y 3) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente.....	61
Anexo 3: Ordenamiento 2D (componente 2 y 3) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente.....	62
Anexo 4: Galería fotográfica.....	63

LISTA DE ABREVIATURAS

CIP	: Centro Internacional de la Papa
CWR	: Parientes silvestres de cultivos
SP-CWR	: Parientes silvestres de camote
g_{s_max}	: Conductancia estomática a luz saturada, máxima o a media mañana
SPAD	: Soil Plant Analysis Development
Chl _{SPAD}	: Concentración de clorofila en unidades SPAD
ISR	: Índice de senescencia retardada
A_f	: Área foliar
A_{f_max}	: Área foliar máxima
RAF	: Razón de Área Foliar
dT	: Diferencial de temperatura
dT _{min}	: Diferencial de temperatura máxima
RDT	: Razón de Diferencial de Temperatura
Δ_{hoja}	: Discriminación isotópica de ¹³ C de hoja
$\Delta_{hoja\ max}$: Discriminación isotópica de ¹³ C de hoja máxima
RDI	: Razón de Diferencial de Temperatura
DSI	: Índice de Susceptibilidad a la sequía.
ITSM	: Índice de Tolerancia a la Sequía Inducido por Memoria
DDS	: Días después de la siembra
θ	: Humedad gravimétrica
CC	: Capacidad de campo
R _{rest}	: Restricción de riego (riego a 0% de la capacidad de campo)
R _{cc}	: Riego óptimo (riego a 100% de la capacidad de campo)
EH	: Periodos de estrés hídrico (1, 2 y 3)
R	: Periodos de recuperación (1, 2 y 3)
PCA	: Análisis de Componentes Principales

RESUMEN

Los parientes silvestres de camote [*Ipomoea series Batatas* (Choisy) D. F. Austin] (SP-CWR) son un grupo de especies con diversos genes de tolerancia al estrés hídrico, pero poco estudiados. En el presente estudio, 59 accesiones SP-CWR fueron inducidas al estrés sometiendo a cuatro de cada ocho individuos por accesión a una secuencia de períodos de riego restringido (R_rest) de 8, 11 y 14 días de duración, sucedidos cada uno por un periodo de recuperación (R_cc) de 14 días con riego a capacidad de campo ($\theta_{cc} = 32.4\%$). Las cuatro plantas restantes conformaron el grupo sin estrés (control) con riego constante (θ_{cc}). Se diseñaron cuatro variables descriptoras de memoria: índice de senescencia retardada (ISR), razón de área foliar (RAF), razón diferencial de temperatura (RDT) y razón de discriminación isotópica de ^{13}C en hojas (RDI). Para evaluar el desarrollo de la tolerancia al estrés hídrico, se calculó el índice de tolerancia a la sequía inducida por memoria (ITSM) a partir de las variables de memoria y el índice de susceptibilidad a la sequía (DSI). En total, 20, 18 y 21 presentaron floración temprana, tardía y ausente, respectivamente. Los mecanismos de memoria identificados en este estudio fueron senescencia retrasada, aumento del área foliar y mejor termorregulación e intercambio gaseoso en las hojas de los individuos estresados respecto a los no estresados. Se encontró que el 49.2 por ciento del total de accesiones desarrollaron tolerancia al estrés hídrico ($\text{ITSM} > 2.0$) y que ésta es dependiente del genotipo. Se observaron dos mecanismos de tolerancia: escape de la sequía (senescencia tardía y aumento del área foliar) en accesiones de floración temprana principalmente y, evitación de la sequía (optimización del intercambio gaseoso y transpiración de las hojas) en accesiones con floración tardía y ausente, principalmente. Finalmente, los genotipos examinados demostraron una clara diversidad en su respuesta fisiológica ante la inducción de memoria para desarrollar tolerancia al estrés hídrico.

Palabras clave

Retardo de senescencia, área foliar, diferencial de temperatura, discriminación isotópica de carbono, memoria vegetal, sequía.

ABSTRACT

Sweet potato-crop wild relatives [*Ipomoea series Batatas* (Choisy) D. F. Austin] (SP-CWR) are a group of species whose genetic potential for water stress tolerance is very diverse, but poorly studied. In the present study, 59 SP-CWR accessions were primed by subjecting four out of eight individuals per accession to a sequence of water stress periods. The priming consisted of water restriction periods (R_{rest}) of 8, 11 and 14 days when no water was supplied, followed each by 14 days of recovery (R_{fc}) with irrigation up to field capacity ($\theta_{fc}=32.4\%$). The remaining four plants per accession belonged to the non-primed (control) group and were constantly irrigated. Four stress memory descriptive variables were designed: delayed-senescence index (ISR), foliar area ratio (RAF), leaf-minus-air temperature ratio (RDT) and carbon isotopic discrimination ratio (RDI). To evaluate drought tolerance development, memory-induced drought tolerance index (ITSM) was calculated from stress memory descriptive variables and the drought susceptibility index (DSI). In total, 20 accessions presented early flowering, 18 with late flowering and 21 without flowering. Delayed senescence, increased leaf area and better leaves thermoregulation and gas exchange of the primed individuals compared to non-primed were the memory mechanisms identified in this study. It was found that 49.2 per cent of the total accessions developed drought tolerance (ITSM > 2.0) in a genotype-dependent manner. Two drought tolerance mechanisms were observed: drought escape (late senescence and increased leaf area) in early flowering accessions mainly and drought avoidance (optimization of gas exchange and leaf transpiration) in accessions with late and absent flowering, mainly. Finally, the examined genotypes showed a clear diversity in their physiological response to memory induction to develop water stress tolerance.

Keywords

Delayed senescence, leaf area, foliar temperature, carbon isotope discrimination, short-term memory, stress priming, drought.

I. INTRODUCCIÓN

El camote [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] es el segundo cultivo de tipo raíz almacenadora con mayor producción en el mundo luego de la yuca [*Manihot esculenta* Crantz] (FAO, 2017). Este cultivo es altamente nutritivo y supera a la mayoría de alimentos a base de carbohidratos en términos de vitaminas, minerales, fibra dietética y proteínas totales por lo que se ha convertido en prioridad en las estrategias a base de cultivos para potenciar la seguridad alimenticia en los trópicos (Motsa, Modi, Mabhaudhi, & Mabhaudhi, 2015; Woolfe, 1992). Incluso, en zonas tropicales y subtropicales de Sudáfrica, en donde las permanentes temperaturas altas perjudican a los pequeños agricultores, el cultivo de camote ha demostrado mejores rendimientos y propiedades nutricionales que otros cultivos populares como maíz y cereales (Motsa *et al.*, 2015).

Gajanayake, Raja Reddy, & Shankle (2015) indican en su estudio sobre el cultivo de camote, que la temperatura óptima para el máximo rendimiento en raíz es de 25.6 °C y que temperaturas por encima de esa afectan el crecimiento radicular y con ello su rendimiento. Sin embargo, estudios demuestran que, como resultado del incremento de temperatura a causa de los efectos del cambio climático, las condiciones de sequía en el planeta se tornarán más severas en las próximas décadas (Schulze, 2011) y que tendrán un efecto directo en términos de productividad del cultivo de camote (Low *et al.*, 2009; Schafleitner *et al.*, 2010; H. Zhang, Mittal, Leamy, Barazani, & Song, 2017). Por lo tanto, es necesario encontrar genotipos que potencien las características de tolerancia a estrés hídrico del camote, para luego incluirlos en programas de mejoramiento y potenciar sus bondades nutricionales y de rendimiento.

Por otra parte, los parientes silvestres de cultivos (o CWR por sus siglas en inglés: Crop Wild Relatives) son cada vez más reconocidos por su potencial para contribuir con caracteres resistentes a factores tanto bióticos como abióticos de interés (Feuillet, Langridge, & Waugh, 2008; Guarino & Lobell, 2011; Prohens *et al.*, 2017) considerados valiosos en

programas de mejoramiento vegetal. En el género *Ipomoea* se reconocen diez series, dentro de las cuales destaca la serie Batatas pues incluye a *I. batatas* y 15 especies más consideradas parientes silvestres del camote. De este grupo, especies que han sido consideradas para programas de mejoramiento incluyen, por ejemplo, *I. trifida* e *I. littoralis* para mejor rendimiento, resistencia al gorgojo y sarna del camote; e *I. triloba* para tolerancia a estrés hídrico y resistencias a la podredumbre de la raíz e infecciones micóticas en la hoja (Iwanaga, 1988; Komaki, 2004; Nimmakayala, Vajja, & Reddy, 2011). Sin embargo, Khoury *et al.* (2015) señalan que todo el potencial que ofrecen los parientes silvestres del camote, especialmente en cuanto a tolerancia a sequía, está muy lejos de ser aprovechado en su totalidad.

Aunque es conocida la tolerancia al estrés hídrico que presentan algunos miembros de la serie Batatas, no se ha estudiado cómo responden éstos cuando son sometidos a consecutivos periodos de estrés hídrico dentro del mismo ciclo de vida del individuo. Estudios previos (Bruce, Matthes, Napier, & Pickett, 2007; Conrath *et al.*, 2006; Ramírez *et al.*, 2015b) evidencian que una exposición a estrés en etapas tempranas de su desarrollo “preparan” a la planta ante una posterior exposición al mismo estrés. Ello se logra mediante un mecanismo conocido como memoria a corto plazo, que implica pequeños periodos de estrés de menos de una semana (Ramírez *et al.*, 2015b). Por otro lado, a lo largo de la evolución, muchas especies silvestres, han logrado adaptarse a continuos ciclos de climas extremos por los que ha atravesado el planeta (Sharma, Upadhyaya, Varshney, & Gowda, 2013), muy probablemente debido a mecanismos de memoria vegetal. En ese sentido, realizar estudios de memoria vegetal en respuesta al estrés hídrico (Ahmed, Qadeer, Ahmed, & Hassan, 2016; Jakab *et al.*, 2005; Jisha, Vijayakumari & Puthur, 2013; Ramírez *et al.*, 2015b) en los CWR del camote y la búsqueda de nuevos genotipos tolerantes resulta de importancia mundial.

El objetivo principal del estudio fue evaluar el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico mediante la inducción de memoria a corto plazo en 59 accesiones de parientes silvestres de camote [*Ipomoea* series *Batatas* (Choisy) D. F. Austin]. Además, como objetivos secundarios, se planteó:

Evaluar el desarrollo de memoria vegetal a través de las variables ecofisiológicas de senescencia, área foliar, diferencial de temperatura y discriminación isotópica de ^{13}C .

Evaluar el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico mediante un índice integrador del desarrollo de las variables ecofisiológicas descriptoras de memoria y un índice convencional como el índice de susceptibilidad a la sequía (DSI).

Determinar los mecanismos mediante los cuales los parientes silvestres de camote desarrollan tolerancia al estrés hídrico inducido por memoria.

II. REVISIÓN DE LA LITERATURA

2.1 Parientes silvestres de cultivares (CWR)

La domesticación de los cultivares, con el paso del tiempo, ha provocado que se reduzca la diversidad tanto a nivel genético como ecológico (H. Zhang *et al.*, 2017). En contraste, los CWRs presentan una gran diversidad genética en comparación con sus descendientes domesticados, por lo que son considerados fuente genética en el fitomejoramiento de varios rasgos de interés agronómico, en particular la tolerancia a estrés abiótico y biótico (Prohens *et al.*, 2017).

Zhang *et al.* (2017) resume que hay dos criterios para considerar a una determinada especie como pariente silvestre de la especie cultivada. El primero es el concepto del pool genético (GP, por sus siglas en inglés Gene Pool) propuesto por Harlan & de Wet (1971). Según estos lineamientos, los CWRs son clasificados en grupos (GP-1 – GP-3) basados en lo relativamente fácil que resultaría el intercambio de genes con los cultivos domesticados. Así, es más sencillo el intercambio genético de los cultivos domesticados con CWRs pertenecientes al grupo GP-1 que con los del GP-2 y se necesita de ayuda técnica de laboratorio para realizarlo con GP-3. El segundo concepto es propuesto por Maxted, Ford-Lloyd, Jury, Kell, & Scholten (2006), con respecto a su grupo taxonómico (TG, por sus siglas en inglés Taxon Group), un sistema basado en su jerarquía taxonómica con respecto al cultivo domesticado. En ese sentido, los CWRs abarcan un rango que va desde TG1 (misma especie que el cultivo) a TG4 (diferentes especies dentro del mismo género que el cultivo).

2.1.1 CWR del camote (SP-CWR).

Ipomoea L. es el género más grande dentro de la familia Convolvulaceae con alrededor de 500-650 especies (Eserman, Tiley, Jarret, Leebens-Mack, & Miller, 2014; Wilkin, 1999). Este género comprende un grupo denominado *Ipomoea* series *Batatas* (Choisy) D. F. Austin conformado por especies consideradas CWR del camote. Debido al descubrimiento constante de más especies y una mejor caracterización tanto morfológica como genética, el

número de integrantes de la serie Batatas ha ido cambiando con el paso del tiempo (Austin, 1978; Austin, Jarret, & Johnson, 1993; J. A. McDonald & Austin, 1990; John R. I. Wood *et al.*, 2015; J.R.I. Wood, Muñoz-Rodríguez, Williams, & Scotland, 2019). Este grupo incluye al camote silvestre *I. batatas* (L.) Lam, *I. trifida* (H. B. K.) G. Don, *I. cordatotriloba* Dennstedt, *I. cynanchifolia* Meisn., *I. grandifolia* (Dammer) O'Donell, *I. lacunosa* L., *I. leucantha* Jacquin, *I. littoralis* Blume, *I. ramosissima* (Poir.) Choisy, *I. splendor-sylvae* House, *I. tabascanana* McDonald and Austin, *I. tenuissima* Choisy, *I. tiliacea* (Willd.) Choisy in D. C., *I. triloba* L., *I. lactífera* J. R. I. Wood and Scotland e *I. australis* (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz.

En cuanto al centro de origen del camote cultivado, se sabe que su centro de diversificación primaria se encuentra en México y Centroamérica (Austin, 1988; Gichuki *et al.*, 2003; Roullier *et al.*, 2013; D. Zhang, Cervantes, Huamán, Carey, & Ghislain, 2000). Además, Khoury *et al.* (2015) realizaron un análisis ecogeográfico de la serie Batatas y encontraron su distribución principalmente en Norteamérica (*I. lacunosa* e *I. tenuissima*), Mesoamérica (*I. splendor-sylvae* e *I. tabascanana*), áreas tropicales (*I. triloba* e *I. trifida*) y Sudamérica (*I. grandifolia* e *I. cynanchifolia*).

2.2 Estrés hídrico en cultivos de importancia agronómica

El estrés es definido como una alteración fisiológica causada por factores que tienden a romper la homeostasis en la que se encuentra un organismo (Lisar, Motafakkerzad, M., & M. Rahm, 2012; Osakabe, Osakabe, Shinozaki, & Tran, 2014). En ese sentido, el estrés hídrico en una planta, es causado por la reducción del contenido de agua en el suelo, o comúnmente llamado sequía (Levitt, 1980; Lisar *et al.*, 2012). Sequía es un término meteorológico relacionado a periodos en los que no llueve, mientras que el estrés hídrico consiste en que la planta es sometida a la pérdida de agua de manera artificial (Levitt, 1980). Este tipo de estrés abiótico causa en la planta una disminución del potencial hídrico, pérdida de la turgencia, cierre de estomas y reducidas tasas de crecimiento (Hsiao, 1973; Shao, Chu, Jaleel, & Zhao, 2008). Aunque la gravedad de los efectos del estrés hídrico depende de la duración de éste en la planta, una sequía prolongada podría generar senescencia prematura y hasta daños crónicos en su crecimiento foliar (Jefferies, 1995). El efecto del estrés hídrico es aún más severo cuando se trata de cultivares de importancia agronómica (Osakabe *et al.*,

2014). La disminución en la biomasa de la planta, y por ende, en el rendimiento, es principalmente causado por la baja tasa fotosintética y rápida senescencia durante las condiciones de estrés (Lisar *et al.*, 2012). Sin embargo, pese a que algunos cultivos presentan tolerancia al estrés sin reducir el rendimiento (Iwanaga, 1988; Motsa *et al.*, 2015), sus propiedades nutricionales como la concentración de vitaminas, pueden verse afectadas (A. J. S. McDonald & Davies, 1996; Mwangi & Ssemakula, 2011).

2.2.1 Mecanismos de tolerancia al estrés hídrico.

La gran diversidad de especies de plantas cultivadas en climas que incluyen condiciones extremas de sequedad sugiere que, en la naturaleza, éstas han evolucionado para sobrellevar la sequía con una gran variedad de adaptaciones morfológicas, fisiológicas y bioquímicas (Basu, Ramegowda, Kumar, & Pereira, 2016). De Leonardis *et al.* (2007) resume en su estudio que existen tres mecanismos base de superar a la sequía: escape, evitación y tolerancia a la sequía. En el primer mecanismo, las plantas han evolucionado para que completen su ciclo de vida antes del inicio de la sequía, ya sea presentando un desarrollo fenológico rápido o plasticidad en las etapas de su desarrollo (Levitt, 1980; Maximov, 1929). Luego, en el mecanismo de evitación a la sequía, involucra dos estrategias: ahorro de agua (conservar el agua presente en los tejidos regulando principalmente el cierre de los estomas) o gasto de agua (evitan la sequía absorbiendo agua lo suficientemente rápido como para compensar la pérdida de agua del suelo) (De Leonardis *et al.*, 2007; Levitt, 1980; Maximov, 1929; Nemeskéri & Helyes, 2019). Por último, los mecanismos de tolerancia a la sequía consisten en que las plantas tienen la habilidad de soportar un bajo contenido hídrico en los tejidos mediante diversos rasgos adaptativos. Estos rasgos involucran el mantenimiento de la turgencia celular mediante ajuste osmótico y elasticidad celular y, aumentando la resistencia protoplásmica (Levitt, 1980; Morgan, 1984).

2.2.2 Medidas instantáneas que determinan estrés hídrico.

La conductancia estomática (gs) mide los niveles de transpiración de la planta (Manuela M. Chaves, Maroco, & Pereira, 2003). Como proceso fisiológico, el CO₂ existente en la capa límite de la hoja ingresa a ésta por difusión mediante los estomas, hasta llegar a los sitios de carboxilación en el cloroplasto. En respuesta a las variaciones medioambientales, el flujo gaseoso de CO₂ varía en proporción a la conductancia estomática, es decir, al cierre o

apertura del estoma. De esta manera, se mantiene constante la fracción de concentración de CO₂ intracelular (C_i) con respecto al atmosférico (C_a) (Flexas, Gallé, Galmés, Ribas-Carbo, & Medrano, 2012). Flexas *et al.* (2012) proponen tres niveles de estrés hídrico y los umbrales de g_s que comprenden, basados en datos de distintos estudios en diversas especies: estrés leve (g_s > 0.15 moles H₂O m⁻² s⁻¹), estrés moderado (0.15 > g_s > 0.05 moles H₂O m⁻² s⁻¹) y estrés severo (g_s < 0.05 moles H₂O m⁻² s⁻¹), siendo éste un nivel en el que la respuesta fotosintética se ve afectada severamente (Ramírez *et al.*, 2016). Por el contrario, 0.3 mol H₂O m⁻² s⁻¹ es un valor sugerido como óptimo para un cultivo con condiciones de riego óptimo (Chaves, 2004; Rinza *et al.*, 2019).

A la medida de g_s bajo condiciones de luz saturada, se le denomina g_{s_max} (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).

2.3 Variables ecofisiológicas que determinan tolerancia al estrés hídrico.

Para evaluar el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico basado en el uso de memoria a corto plazo, se estudian determinadas variables relacionadas al estado fisiológico de la planta y su interacción con el entorno. Dentro de las más importantes se encuentran el estudio del área foliar (Pereyra-Irujo, Velázquez, Granier, & Aguirrezábal, 2007), el diferencial de temperatura (Peñuelas, Savé, Marfà, & Serrano, 1992; Rinza *et al.*, 2019), concentración de clorofila (D.A. Ramírez *et al.*, 2014; Rolando, Ramírez, Yactayo, Monneveux, & Quiroz, 2015) y la discriminación isotópica de carbono (Farquhar, Ehleringer, & Hubick, 1989; D. A. Ramírez, Rolando, Yactayo, Monneveux, & Quiroz, 2015a).

2.3.1 Área foliar (A_f)

El área foliar es una variable ampliamente utilizada en estudios de ecofisiología de cultivos pues es un componente importante para modelamientos de fotosíntesis, crecimiento y productividad primaria (Astegiano, Favaro, & Bouzo, 2001). Esta variable es influenciada tanto por factores internos de la planta (almacenamiento de nutrientes, senescencia) como por factores externos (heladas, sequías, disponibilidad de nutrientes, plagas), los cuales generan una respuesta en el patrón de crecimiento del individuo (Breda, 2003). Su estudio

no proporciona un diagnóstico exacto del estado fisiológico de la planta, sin embargo, su variación al aplicar algún tratamiento generador de estrés, versus un grupo no estresado, sí puede considerarse una variable respuesta en la búsqueda de genotipos tolerantes a estrés tanto biótico como abiótico (Amanullah, 2015).

En condiciones de estrés, los cambios morfológicos como el engrosamiento de la pared celular, enrollamiento o pérdida de turgencia de las hojas, senescencia prematura, entre otros, tienen un impacto negativo en el área foliar de la planta (Anderson, Sparks, & Geber, 2010; Lisar *et al.*, 2012). Especies que han desarrollado mecanismos de defensa ante el estrés hídrico, logran mantener el área foliar o hasta aumentarla, de manera que la capacidad fotosintética también aumenta y con ello el rendimiento (De Souza *et al.*, 2017; Tourneau, Devaux, Camacho, Mamani, & Ledent, 2003).

2.3.2 Diferencial de temperatura (dT)

En muchos cultivos, el estatus hídrico es determinante en el rendimiento pues da pie a mejores decisiones agronómicas como la cantidad y frecuencia del mismo para optimizar la producción de la planta (Hatfield, 1983; Hirayama, Wada, & Nemoto, 2006; Rinza *et al.*, 2019). La diferencia entre la temperatura de las hojas de la planta y la temperatura del aire circundante (dT) puede ser un indicador del estado hídrico del cultivo (Rinza *et al.*, 2019). Esto último, debido a que el estrés hídrico provoca en las hojas el cierre parcial de los estomas, lo que a su vez reduce la transpiración y con ello alcanzan una temperatura cercana y en ocasiones superior a la temperatura del aire (Jackson, Reginato, & Idso, 1977). Así, un dT muy negativo en condiciones de estrés da cuenta de la tolerancia a la sequía que desarrolla la planta pues regula mejor el cierre de estomas mediante un uso más eficiente del agua (Rashid, Stark, Tanveer, & Mustafa, 1999).

2.3.3 Senescencia

La senescencia de las hojas es un proceso fisiológico altamente regulado que conlleva a la muerte de la hoja, por lo que es el último estadio de desarrollo de la misma (Munné-Bosch & Alegre, 2004). Cuando una planta crece en un ambiente con nutrientes suficientes, lejos de patógenos y libre de estrés abiótico como oscuridad, sequía, temperaturas extremas, UV-B y ozono, la senescencia de la hoja depende únicamente del envejecimiento natural de la

misma (Gan & Amasino, 1997; Quirino, Noh, Himmelblau, & Amasino, 2000), el cual a su vez, depende de la concentración de especies reactivas de oxígeno (ROS), el correcto flujo metabólico y la degradación de proteínas (Hörtensteiner & Lee, 2018). La senescencia de hojas es ampliamente controlada por hormonas vegetales que pueden retrasar (ácido giberélico, auxinas, citoquininas) o inducir (ácido abscísico, brasinoesteroides, etileno, ácido jasmónico, ácido salicílico) el inicio del proceso. Además, el avance de técnicas ómicas ha contribuido en el avance del estudio de “genes asociados a la senescencia” (SAG, por sus siglas en inglés), los cuales inducen o inhiben el inicio del proceso (Buchanan-Wollaston *et al.*, 2002, 2005).

La descomposición de la clorofila es una parte integral del proceso de senescencia, caracterizado por cambios químicos y fisiológicos que contribuyen al reciclaje de nutrientes de las hojas senescentes (Hörtensteiner & Lee, 2018). Debido al rol fundamental de la clorofila en la fisiología de la planta, el análisis de su contenido es importante en la evaluación de la integridad de todo el aparato fotosintético dentro de la hoja (Li, Guo, Michael, Stefania, & Salvatore, 2006). En su estudio, Van der Mescht, De Ronde, & Rossouw (1999) identificaron un aumento en la concentración de clorofila cuando diversos genotipos de papa tolerantes a la sequía eran sometidos a estrés. Más recientemente, diversos autores utilizan esta medida para determinar la presencia de tolerancia al estrés hídrico en programas de fitomejoramiento (Jangpromma, Songsri, Thammasiri, & Jaisil, 2010; Rolando *et al.*, 2015).

Tradicionalmente el contenido de clorofila para estimar la senescencia, es medido tomando muestras de hojas directamente desde la planta en el campo hasta el laboratorio (Arnon, 1949), lo cual destruye la muestra, consume tiempo y requiere de un espectrofotómetro. Como alternativa existen herramientas como el SPAD (por sus siglas en inglés Soil Plant Analysis Development) o el NIRS (por sus siglas en inglés Near-Infrared Spectroscopy) para estimar el contenido de clorofila. El SPAD es un instrumento que estima la cantidad de clorofila presente en un área foliar de 2 x 3 mm, según la cantidad de luz transmitida en las regiones del espectro que absorben la clorofila (longitudes de onda máximas entre 440 y 610 nm aproximadamente) (Azia & Stewart, 2001; Dwyer, Tollenaar, & Houwing, 1991). El microprocesador calcula una unidad SPAD sin dimensiones (Chl_{SPAD}), que varía de 0 a 80.

2.3.4 Discriminación isotópica de carbono (Δ)

De manera natural, existen dos formas estables de isótopos de carbono, ^{13}C y ^{12}C , siendo este último el más abundante con una concentración de 98.9 por ciento (Farquhar *et al.*, 1989). De este modo, durante la fotosíntesis, las plantas discriminan en contra de ^{13}C debido a pequeñas diferencias en las propiedades fisicoquímicas producto de la masa atómica (O'Leary, 1988). Los isótopos están distribuidos de manera desigual a lo largo de diferentes componentes de un determinado organismo, cuyo análisis podría revelar información acerca de los procesos físicos, químicos y metabólicos implicados en la transformación del carbono (Farquhar *et al.*, 1989).

Esta variable es considerada integrativa 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.*, 2015a), dando así una visión integrada de la pérdida-ganancia del carbono en toda la vida de la planta (O'Leary, 1988). Así, cuando una planta se encuentra en condiciones fisiológicas y de riego óptimas, los estomas regulan el intercambio gaseoso con normalidad incorporando más ^{12}C , lo que causa una mayor discriminación hacia el ^{13}C y con ello, Δ_{hoja} aumenta (Farquhar *et al.*, 1989). Ello es importante ya que puede ser utilizado como un indicador confiable en programas de fitomejoramiento para tolerancia al estrés hídrico en plantas: aquellas plantas que, luego de haber pasado por situaciones de estrés, logran Δ_{hoja} mayor que aquellas no estresadas, poseen caracteres de interés de tolerancia al estrés hídrico.

2.3.5 Rendimiento de biomasa

Como se mencionó antes, las plantas tienen que sobrevivir a distintos periodos de estrés abiótico durante todo su ciclo de vida (Hussain *et al.*, 2019). El estrés degenera el vigor de las plántulas y retrasa el desarrollo ontogénico de la misma, resultando en una reducción significativa del rendimiento del cultivo (Hussain *et al.*, 2019; Ramírez *et al.*, 2015a; Ruelland, Vaultier, Zachowski, & Hurry, 2009). Estudios también comprueban que el rendimiento total de biomasa se relaciona con variables fisiológicas como el área foliar (Legg, Day, Lawlor, & Parkinson, 1979), concentración de clorofila (Ramamoorthy, Lakshmanan, Upadhyaya, Vadez, & Varshney, 2017) o incluso la prueba de isótopos

estables de carbono (Ramírez *et al.*, 2015a). En el presente estudio, los datos de rendimiento de biomasa se utilizan para calcular la susceptibilidad a la sequía (DSI) bajo el principio de que un individuo sometido a estrés hídrico que desarrolla más biomasa es un determinante de tolerancia a dicho estrés (Biju, Fuentes, & Gupta, 2018; Sio-Se Mardeh, Ahmadi, Poustini, & Mohammadi, 2006).

2.4 Desarrollo de memoria en vegetales.

A lo largo del ciclo de vida de una planta, ésta se encuentra sometida de manera natural a distintos tipos de estrés, tanto biótico como abiótico (Bruce *et al.*, 2007). Cuando estos periodos de estrés se producen en etapas tempranas de su desarrollo, y por periodos cortos, se genera en la planta una “huella de estrés” (Walter *et al.*, 2011). Bruce *et al.* (2007) definen a la “huella de estrés” como una “modificación genética o bioquímica en la planta que ocurre luego de un evento de estrés generando una ‘memoria’ en la planta, lo que finalmente la hace más tolerante ante una futura exposición al mismo tipo de estrés. Un ejemplo de ello se muestra en la Figura 1, en la cual, dos plantas son sometidas a un mismo tipo de estrés. Una de ellas es sometida al estrés I y seguidamente al estrés II, mientras que la segunda planta es sometida solamente al estrés II. Al momento de aplicar el estrés II en ambas plantas y al mismo tiempo, la primera presenta mayores niveles de expresión del gen o los genes involucrados en la respuesta al estrés debido a la exposición previa a la que fue sometida (memoria vegetal inducida por el estrés).

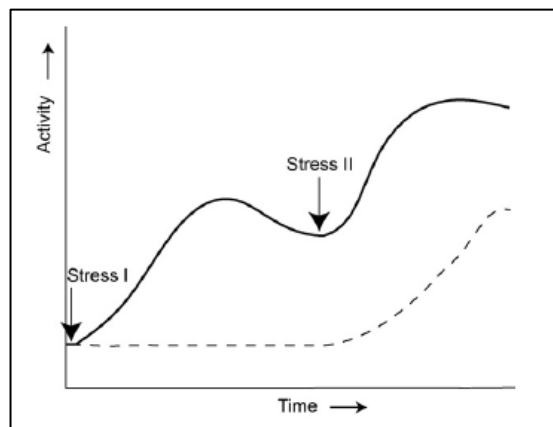


Figura 1. Comparación de la actividad de un gen sensible al estrés en una planta con exposición previa al estrés (curva continua) y otra sin previa exposición (curva discontinua) (Bruce *et al.*, 2007).

En su estudio, (Ramírez *et al.*, 2015b) resume la existencia de dos tipos de memoria. La primera, una memoria a corto plazo que consiste en periodos de estrés de menos de una semana, cuyas repercusiones se dan en el mismo ciclo de vida de la planta. Mientras que la segunda, es la memoria vegetal a largo plazo, definida también como una memoria epigenética que podría mantenerse en el organismo hasta futuras generaciones (Ling *et al.*, 2018; Serrano, Ling, Bahieldin, & Mahfouz, 2019).

III. METODOLOGÍA

3.1 Material biológico

En el presente experimento se utilizaron 59 accesiones que comprenden 10 especies parientes silvestres de camote conservadas en el Banco de Germoplasma del Centro Internacional de la Papa (CIP) (Tabla 1). Cada especie está conformada por un número distinto de accesiones, la cuales se diferencian entre sí por el lugar de procedencia en donde fueron colectadas.

Tabla 1: Accesiones de parientes silvestres de camote [*Ipomoea* series *Batatas* (Choisy) D. F. Austin] conservadas en el Banco de Germoplasma del CIP y empleadas en el estudio

Código CIP	Especie	Origen
CIP 440132	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam cv. Beauregard	USA
CIP 440166	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam cv. Tanzania	UGA
CIP 113641.086	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam cv. BxT	PER
CIP 105269.232	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam cv. BxT	PER
CIP 430434	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam	NIC
CIP 460577	<i>Ipomoea batatas</i> (L.) Lam	ECU
CIP 460345	<i>Ipomoea australis</i> (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz	PAR
CIP 460585	<i>Ipomoea australis</i> (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz	ARG
CIP 460360	<i>Ipomoea australis</i> (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz	PAR
CIP 460296	<i>Ipomoea australis</i> (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz	ARG
CIP 460164	<i>Ipomoea australis</i> (O'Donell) J.R.I. Wood & P. Muñoz	PAR
CIP 460077	<i>Ipomoea cordatotriloba</i> Dennstedt	MEX
CIP 460556	<i>Ipomoea cynanchifolia</i> Meisn.	BRA
CIP 460555	<i>Ipomoea cynanchifolia</i> Meisn.	BRA
CIP 460149	<i>Ipomoea cynanchifolia</i> Meisn.	BRA
CIP 460201	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	ARG
CIP 460583	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	URY
CIP 460452	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	ARG
CIP 460337	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	PAR
CIP 460610	<i>Ipomoea grandifolia</i> (Dammer) O'Donell	BRA
CIP 460204	<i>Ipomoea leucantha</i> Jacquin	ARG
CIP 460619	<i>Ipomoea leucantha</i> Jacquin	COL

Continuación

Código CIP	Especie	Origen
CIP 460036	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	BOL
CIP 460028	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	ECU
CIP 460032	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	BOL
CIP 460566	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	PER
CIP 460567	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	PER
CIP 460005	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	PER
CIP 460047	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	PER
CIP 460722	<i>Ipomoea ramosissima</i> (Poir.) Choisy	ARG
CIP 460131	<i>Ipomoea splendor-sylvae</i> House	MEX
CIP 460373	<i>Ipomoea splendor-sylvae</i> House	NIC
CIP 460383	<i>Ipomoea splendor-sylvae</i> House	NIC
CIP 460528	<i>Ipomoea tiliacea</i> (Willd.) Choisy in D. C.	CUB
CIP 460531	<i>Ipomoea tiliacea</i> (Willd.) Choisy in D. C.	CUB
CIP 460026	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	COL
CIP 460430	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	NIC
CIP 460377	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	NIC
CIP 460745	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	GUA
CIP 460663	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	MEX
CIP 460429	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	NIC
CIP 460096	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	VEN
CIP 460195	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	VEN
CIP 460022	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	COL
CIP 113735.258	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 113735.283	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 113735.302	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 113735.329	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 107665.9	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 107665.19	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	PER
CIP 460021	<i>Ipomoea trifida</i> (H. B. K.) G. Don	VEN
CIP 460560	<i>Ipomoea triloba</i> L.	PER
CIP 460309	<i>Ipomoea triloba</i> L.	PAR
CIP 460052	<i>Ipomoea triloba</i> L.	VEN
CIP 460093	<i>Ipomoea triloba</i> L.	DOM
CIP 460517	<i>Ipomoea triloba</i> L.	ECU
CIP 460784	<i>Ipomoea triloba</i> L.	JAM
CIP 460078	<i>Ipomoea triloba</i> L.	MEX
CIP 460116	<i>Ipomoea triloba</i> L.	COL

3.2 Descripción del lugar de estudio

El experimento se llevó a cabo en dos casas mallas en la estación experimental “San Ramón” del CIP en Chanchamayo, Junín, Perú (11°07'34.9"S, 75°21'28.0"O, 850 m s. n. m.). La estación experimental se encuentra localizada en la selva central del Perú, con un clima tropical húmedo y una temperatura promedio anual de 27 °C (SENAMHI, 2018). Las dos casas mallas de $14.8 \times 4.83 \times 4.9 \text{ m}^3$ (longitud x ancho x altura respectivamente) estaban separados a una distancia de 7.0 m. Cada casa malla tiene una pared de concreto de 1.13 m de altura con un espesor de 0.16 m y estaban recubiertas por una malla antiáfida. Debido a la alta radiación solar y precipitación en la estación experimental, ambos también fueron cubiertos con un plástico translúcido (para mantener las condiciones secas en el interior) y una malla negra (en el techo, para evitar el estrés por alta radiación). La temperatura y humedad relativa dentro de cada casa malla fueron registradas cada 10 minutos en dos sensores HOBO U23 Pro v2 Temperature/Relative Humidity Data Logger (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA) por casa. La información de cada sensor fue descargada con HOBO Optic USB Base Station (Onset Computer Corporation, Bourne, MA, USA). Los datos de humedad relativa y temperatura del aire dentro de la casa malla se muestran en la Tabla 2.

Tabla 2: Promedio mensual (\pm error estándar) de las variables meteorológicas registradas en las casas mallas por los sensores durante el experimento

Mes	T _{max} (°C)	T _{min} (°C)	T _{prom} (°C)	HR (%)	VPD (KPa)
Ago	33.58 \pm 2.67	18.31 \pm 1.24	23.90 \pm 1.11	79.34 \pm 6.68	0.85 \pm 0.33
Set	36.62 \pm 1.31	19.32 \pm 1.68	25.66 \pm 1.07	72.40 \pm 4.51	1.22 \pm 0.23
Oct	34.81 \pm 3.44	20.63 \pm 0.69	25.30 \pm 1.38	82.76 \pm 5.48	0.77 \pm 0.33
Nov	34.60 \pm 2.81	21.35 \pm 1.08	25.94 \pm 1.16	81.98 \pm 4.88	0.80 \pm 0.29
Dic	34.92 \pm 3.71	20.55 \pm 1.39	25.44 \pm 1.65	80.26 \pm 8.31	0.87 \pm 0.42

T_{max} = temperatura máxima del aire, T_{min} = temperatura mínima del aire, T_{prom} = temperatura promedio del aire, HR = humedad relativa promedio, VPD = déficit de presión de vapor promedio.

3.3 Diseño experimental

Ocho semillas de cada accesión fueron escarificadas (técnica para dañar físicamente la cubierta de la semilla con un corte y reducir su dureza mientras se mantiene viable.) y luego colocadas en cámara húmeda de placas Petri por tres días para su germinación. Culinado el tiempo, la semilla germinada se colocó en una pastilla de turba comprimida (Jiffy Products Ltd. Canadá), previamente hidratada, en donde se mantuvo durante seis días hasta ser trasplantada posteriormente a una maceta de plástico (20 y 15 cm de diámetro y altura respectivamente). Cada maceta contenía una mezcla de sustrato (PRO-MIX, Premier Tech Horticulture, Canadá) y arena en una proporción de 1:2, respectivamente. La dosis de fertilización total consistió en 0.51, 0.78 y 0.60 g.planta⁻¹ de N, P₂O₅ y K₂O, respectivamente, con Peters Professional (ICL Ltd. Israel) disuelto en agua y aplicado en el sustrato cada 15 días según el desarrollo fenológico de la planta. El control de plagas como trips y mosca blanca se llevó a cabo con trampas plegables y feromonas, además de la aplicación de los productos químicos Ocaren y Vertimex cuando fue necesario. Finalmente, a cada maceta se le agregó un tutor de crecimiento en forma de espiral. Para determinar el riego, se calculó gravimétricamente la capacidad de campo promedio del sustrato utilizando el método descrito por Rolando *et al.* (2015) (ecuación 2).

$$\theta_{CC} = \frac{PCC-PS}{PS-PM} \times 100 \quad (2)$$

Donde:

θ_{CC} : Capacidad de campo (%)

PCC: Peso de maceta y sustrato a la capacidad de campo (g)

PS: Peso de maceta y sustrato seco (g)

PM: Peso de maceta (g)

Mediante un arreglo completamente aleatorizado, cuatro de las 8 macetas de cada accesión, recibieron tratamiento con estrés hídrico (Figura 2a) y las cuatro restantes no fueron estresadas (Figura 2b). La humedad gravimétrica (θ) del sustrato de los individuos no estresados se mantuvo a capacidad de campo ($\theta_{CC} = 32.4\%$) en cada riego de manera permanente hasta concluir el experimento (N2 en Figura 2b), con una frecuencia de riego de tres veces por semana. Por otro lado, las macetas con los individuos sometidos a estrés mantuvieron un θ_{CC} hasta alcanzar el estado fenológico de floración (N1 en Figura 2a). El

tratamiento consistió en tres periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en Figura 2a), en los cuales se restringió el riego (R_rest). Luego de cada periodo de estrés hídrico, las plantas entraron a periodos de recuperación (R1, R2 y R3 en Figura 2a), en los cuales se restauró el riego a capacidad de campo (R_cc) con una frecuencia de tres veces por semana.

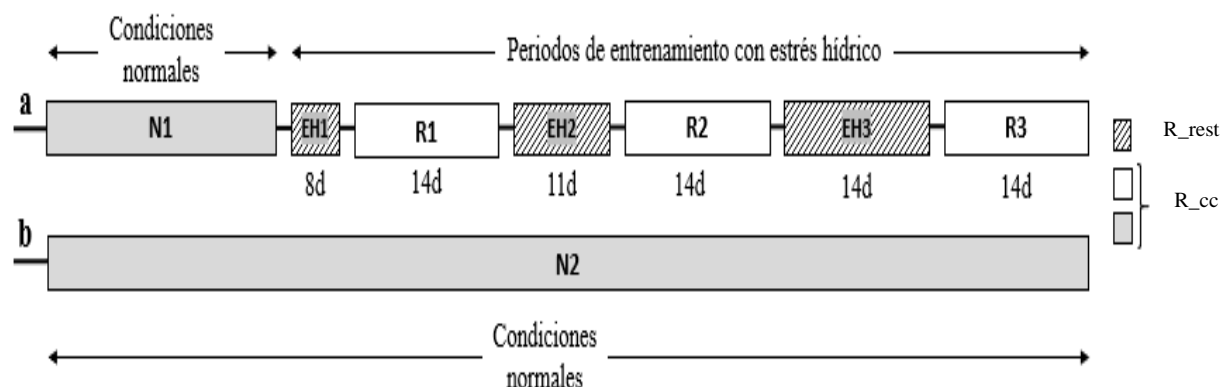


Figura 2. Esquema del tratamiento en individuos estresados (a) y sin estrés (b) en estrés hídrico para el desarrollo de tolerancia inducida por memoria. N1: crecimiento con riego hasta la floración; N2: crecimiento con riego permanente; EH: periodo de restricción de riego con 8, 11 y 14 días de duración para EH1, EH2 y EH3, respectivamente; R: periodos de recuperación con 14 días de duración; rectángulos de color plomo y blanco: riego constante a capacidad de campo (R_cc); rectángulos con líneas diagonales: riego restringido (R_rest).

Todos los individuos que conforman las 59 accesiones del estudio fueron sembradas en el mismo día, 13 de julio de 2018. Sin embargo, pese a que el tratamiento empieza cuando la accesión alcance el estado fenológico de floración, no todas las accesiones florecieron al mismo tiempo o incluso, no florecieron. Por ello, se establecieron dos fechas de inicio del tratamiento con estrés hídrico: a los 56 días después de la siembra (DDS) y 82 DDS. El grupo que inició el tratamiento a los 56 DDS estuvo conformado por 20 accesiones con floración presente, por lo que se les denominó “floración temprana” (Tabla 3). El segundo inicio (82 DDS) estuvo conformado por 39 accesiones, de las cuales 18 sí florecieron, y fueron denominadas “floración tardía”, y 21 accesiones no florecieron, denominadas “floración ausente”.

Tabla 3: Listado de accesiones y el comportamiento que presentaron en el estado fenológico de floración

Estado de floración	Código experimental	Estado de floración	Código experimental	Estado de floración	Código experimental
	CIP 460583		CIP 460116		CIP 460032
	CIP 460663		CIP 460078		CIP 460531
	CIP 460096		CIP 460337		CIP 440132
	CIP 460377		CIP 460610		CIP 460722
	CIP 460585		CIP 460296		CIP 460021
	CIP 460745		CIP 460093		CIP 460131
	CIP 460429		CIP 460784		CIP 460149
	CIP 460022		CIP 460619		CIP 460373
	CIP 460345		CIP 460555		CIP 460005
	CIP 460026		CIP 460517		CIP 440166
Temprana	CIP 460201	Tardía	CIP 460360	Ausente	CIP 460383
	CIP 460204		CIP 460164		CIP 460528
	CIP 460195		CIP 460077		CIP 460577
	CIP 460430		CIP 460560		CIP 460567
	CIP 107665.9		CIP 460452		CIP 460566
	CIP 107665.19		CIP 460309		CIP 460036
	CIP 113735.302		CIP 460052		CIP 460028
	CIP 113735.258		CIP 460556		CIP 460047
	CIP 113735.329				CIP 430434
	CIP 113735.283				CIP 105269.232
					CIP 113641.086

3.4 Mediciones ecofisiológicas

3.4.1 Estrés hídrico

Para probar si 8 días de restricción de agua fueron suficientes para causar estrés hídrico, se midió el estado hídrico de la planta al culminar EH1. La conductancia estomática a la luz saturada (g_{s_max}) se midió utilizando un sistema portátil de fotosíntesis (LI-6400TX, LICOR, Nebraska, EE. UU.) Según lo descrito por Rinza *et al.* (2019).

3.4.2 Variables descriptoras de memoria

El desarrollo de memoria a corto plazo producto del tratamiento con estrés hídrico es estimado en base a la respuesta de cuatro variables ecofisiológicas: índice de senescencia retardada (ISR), razón de área foliar (RAF), razón de diferencial de temperatura (RDT) y razón de discriminación isotópica de ^{13}C (RDI).

a) Índice de senescencia retardada (ISR)

El verdor de hojas se evaluó 11 veces (48, 61, 74, 90, 97, 109, 112, 115, 124, 126 y 131 días después de la siembra) en el grupo de floración temprana y 15 veces (48, 61, 90, 97, 109, 112, 115, 124, 126, 131, 139, 144, 150, 153 y 157 días después de la siembra) en los de floración tardía y sin floración, con los que se obtuvo el patrón de concentración de clorofila (Chl_{SPAD}) en cada individuo de cada accesión. Las lecturas se realizaron con un medidor de concentración de clorofila portátil SPAD-502 Plus (Konica Minolta Inc., Osaka, Japón). Cada valor SPAD reportado por individuo en cada evaluación es el resultado de promediar cuatro mediciones en cuatro hojas distintas, jóvenes y expuestas a iluminación. La senescencia se obtiene a partir del patrón de concentración de clorofila y se estimó como la pendiente de las lecturas comprendidas entre el momento de máximo desarrollo (hojas verdes) hasta el de menos concentración de clorofila (máxima pérdida del color verde). Así, las evaluaciones tomadas en cuenta para el cálculo de la pendiente fueron de 97 a 131 días después de la siembra (DDS) para el grupo de floración temprana y 97 a 150 DDS para las de floración tardía y sin floración. El índice de senescencia retardada (ISR) evalúa el aumento o disminución de la pendiente de senescencia de los individuos estresados respecto al de los individuos control (ecuación 3).

$$\text{ISR} = S_{\text{CE}} - S_{\text{SE}} \quad (3)$$

Donde:

ISR: índice de senescencia retardada.

S_{CE} : pendiente de senescencia de los individuos con estrés.

S_{SE} : pendiente de senescencia de los individuos sin estrés

De la ecuación anterior, si S_{CE} es mayor que S_{SE} (ISR de valor positivo), se habrá producido un aumento de la pendiente producto del estrés o lo que se traduce en una senescencia retrasada (Thomas & Howarth, 2000).

b) Razón de área foliar (RAF)

Para determinar el área foliar (A_f) se tomaron fotos de la vista superior de todos los individuos con una cámara profesional Nikon D7000 (Nikon Corp., Japón) a los 47, 61, 78, 88, 103, 117 y 130 DDS para el grupo de floración temprana y a los 47, 78, 81, 89, 105, 116, 130, 145 y 158 DDS para los grupos de floración tardía y sin floración. La cámara se ubicó a una altura de 1.10 m sobre el dosel (altura promedio que alcanzó la planta en el tutor espiral). Posteriormente, las imágenes fueron procesadas con el software Image Canopy v3.6 desarrollado por la Unidad de Sistemas de Producción y Ambiente del CIP (disponible en <https://cipotato.org/site/inrm/home/downmod.htm>). La metodología empleada para determinar el área es la que propone PSE y CIP (2013). El software en mención, a partir de un umbral de brillo, discrimina el color verde del resto de colores y determina el área foliar (en cm^2) en función de la cantidad de píxeles verdes de la imagen. El umbral de brillo varía de 0 a 0.1, por lo que se debe determinar un valor adecuado que genere un buen contraste entre los colores (verde y otros). Se realizaron pruebas previas al experimento variando los valores del umbral de brillo y se determinó el valor de 0.04 como umbral de brillo adecuado para las mencionadas condiciones experimentales. Con los datos de área foliar de ambos grupos de una accesión, se calculó la razón de área foliar (RAF) (ecuación 4). Esta variable evalúa el desarrollo de memoria en los individuos al comparar el mejor desempeño alcanzado por los individuos estresados respecto al mejor desempeño de los individuos control, en términos de área foliar.

$$\text{RAF} = \frac{A_{f \max_CE}}{A_{f \max_SE}} \quad (4)$$

Donde:

RAF: razón de área foliar.

$A_{f \max_CE}$: área foliar máxima de los individuos con estrés.

$A_{f \max_SE}$: área foliar máxima de los individuos sin estrés.

c) Razón de diferencial de temperatura (RDT)

La temperatura foliar se evaluó ocho veces (62, 63, 88, 90, 115, 116, 119 y 131 DDS) en el grupo de floración temprana y 10 veces (89, 90, 115, 116, 119, 131, 139, 144, 153 y 157 DDS) en los grupos de floración tardía y sin floración. La medición se realizó en una hoja

joven y expuesta al sol de cada planta utilizando un termómetro infrarrojo digital láser sin contacto InfraRed Thermometer DT-882 (CEM, Shenzhen, China). Como se indicó anteriormente, cada casa malla contiene dos sensores HOBO de temperatura y humedad relativa ubicados a la altura del dosel de las plantas. El promedio de ambos sensores es el dato correspondiente a la temperatura del aire en cada casa. El diferencial de temperatura (dT) es la diferencia de ambas temperaturas en un solo individuo (ecuación 5).

$$dT = T_h - T_a \quad (5)$$

Donde:

dT: diferencial de temperatura.

T_h : temperatura de la hoja (°C).

T_a : temperatura del aire (°C) al momento de medir T_h .

Basado en estudios previos (Hirayama *et al.*, 2006; Peñuelas *et al.*, 1992; Rinza *et al.*, 2019), todas las lecturas de temperatura foliar en cada evaluación fueron tomadas entre las 13:00 y 15:00 h. Bajo el supuesto de que una respuesta de tolerancia al estrés hídrico es el mecanismo de enfriamiento debido al cierre de estomas (Lisar *et al.*, 2012), se calculó la razón de diferencial de temperatura (RDT) (ecuación 6). Esta variable evalúa el desarrollo de memoria al comparar el mejor desempeño del individuo con estrés con respecto al mejor desempeño del individuo sin estrés.

$$RDT = \frac{dT_{\min_CE}}{dT_{\min_SE}} \quad (6)$$

Donde:

RDT: razón de diferencial de temperatura.

dT_{\min_CE} : dT mínimo de los individuos con estrés

dT_{\min_SE} : dT mínimo de los individuos sin estrés.

d) Razón de discriminación isotópica de ^{13}C (RDI)

Se recolectaron dos muestras compuestas por accesión, una del grupo sin estrés y otra del grupo con estrés. Cada muestra compuesta estuvo conformada por cinco hojas de edad intermedia de cada uno de los cuatro individuos que conformaban el grupo. Dichas muestras fueron secadas a 60°C por 48 horas en un horno BLUE M Modelo POM-166EY (BLUE M

Electronic Company, IL, USA). Posteriormente, las muestras fueron pulverizadas en un molino de bolas modelo MBIX-100 (MRC, Israel) y tamizadas a un tamaño de partícula de 500 μm . Las muestras se almacenaron en microtubos de 2 mL debidamente rotulados. De cada microtubo, se tomó una alícuota de 1.7 – 2.1 mg y se almacenó en cápsulas de estaño, de manera que la muestra quedó compactada. Por último, las cápsulas de estaño fueron almacenadas en microplacas de cultivo con base en U para su envío y análisis en el laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California-Davis, EE. UU. Este laboratorio cuenta con un espectrofotómetro de masas de tasas de isótopos (Sercon Ltd, Inglaterra) que opera en modo flujo continuo y permite conocer la composición isotópica ($\delta^{13}\text{C}$) de la muestra (ecuación 7). Con los datos de composición isotópica proporcionados por el laboratorio, se calculó la discriminación isotópica de carbono de las hojas (Δ_{hojas}) según lo propuesto por Farquhar *et al.* (1989) (ecuación 8).

$$\delta^{13}\text{C}(\text{‰}) = (R_{\text{muestra}}/R_{\text{referencia}} - 1) \times 1000 \quad (7)$$

Donde:

$\delta^{13}\text{C}$: composición isotópica.

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

$$\Delta_{\text{hojas}} = \left(\frac{\delta_a - \delta_p}{1 + \delta_p} \right) \times 1000 \quad (8)$$

Donde:

Δ_{hojas} : discriminación isotópica en hojas (‰).

δ_a : composición isotópica (^{13}C) del CO_2 atmosférico (-8‰),

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

La recolección de hojas se realizó al finalizar cada periodo de recuperación (R1, R2 y R3 en Figura 2a) en los individuos con y sin estrés de todas las accesiones. Partiendo de que una respuesta tolerante al estrés hídrico es el aumento en Δ_{hojas} (Farquhar *et al.*, 1989), se calculó la razón de discriminación isotópica de ^{13}C (RDI) (ecuación 9). El estudio de esta variable permite evidenciar el desarrollo de un mecanismo de memoria en las plantas al comparar el mejor desempeño de los individuos estresados con respecto a los individuos sin estrés

$$\text{RDI} = \frac{\Delta_{\text{hojas max_CE}}}{\Delta_{\text{hojas max_SE}}} \quad (9)$$

Donde:

RDI: razón de discriminación isotópica de ^{13}C .

$\Delta_{\text{hojas max_CE}}$: Δ máximo de las hojas de los individuos con estrés.

$\Delta_{\text{hojas max_SE}}$: Δ máximo de las hojas de los individuos sin estrés.

3.4.3 Evaluación de la tolerancia al estrés hídrico

a) Índice de susceptibilidad a la sequía (DSI)

Al finalizar los periodos de estrés, se obtuvo el peso fresco del follaje y raíz por separado de todos los individuos de ambos grupos de cada accesión. Luego, la biomasa se secó en horno a 60°C por 48 horas y se obtuvo el peso seco de follaje y raíz. Con los datos de peso seco se calculó el DSI (ecuación 10) para evaluar la tolerancia de la accesión ante el estrés hídrico. Fischer y Maurer (1978) proponen que valores bajos de DSI (por sus siglas en inglés *Drought Susceptibility Index*) son considerados indicadores de tolerancia mientras que valores altos demuestran susceptibilidad a la sequía.

$$\text{DSI} = \frac{(1 - Y_{\text{CE}}/Y_{\text{SE}})}{(1 - X_{\text{CE}}/X_{\text{SE}})} \quad (10)$$

Donde:

$Y_{\text{CE/SE}}$: rendimiento promedio de peso seco de individuos con estrés/sin estrés de una accesión.

$X_{\text{CE/SE}}$: rendimiento promedio de peso seco de individuos con estrés/sin estrés de todas las accesiones.

b) Índice de tolerancia a la sequía inducida por memoria (ITSM)

Para evaluar el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico inducido por memoria, se calculó el ITSM (ecuación 11) como un índice integrador de las variables descriptoras de memoria (sección 3.4.2).

$$\text{ITSM} = \text{ISR} + \text{RAF} + \text{RDT} + \text{RDI} - \text{DSI} \quad (11)$$

Donde:

ITSM: índice de tolerancia a la sequía inducida por memoria.

ISR: índice de senescencia retardada

RAF: razón de área foliar.

RDT: razón de diferencial de temperatura.

RDI: razón de discriminación isotópica de ^{13}C .

DSI: índice de susceptibilidad a la sequía.

3.5 Análisis estadístico

Se utilizó la prueba t-Student para identificar diferencias significativas ($p < 0.05$) entre el promedio de las medidas de SPAD, pendientes de senescencia, área foliar y dT de los individuos con y sin estrés. También, se evaluó la correlación lineal entre las variables descriptoras de memoria (ISR, RAF, RDT y RDI) y tolerancia al estrés (DSI e ITSM) mediante el cálculo del coeficiente de correlación de Pearson. Además, se analizó las diferencias entre las especies SP-CWR en las variables de memoria y tolerancia mediante el gráfico de cajas llevadas a cabo con el software SigmaPlot (Systat Software, 2008). Finalmente, se realizó un análisis de componentes principales (PCA) para todas las accesiones con todas las variables para identificar los mecanismos de tolerancia. Todos los análisis estadísticos, excepto por el gráfico de cajas, fueron llevados a cabo en el software libre RStudio (R Core Team, 2019).

IV. RESULTADOS Y DISCUSIONES

4.1 Evaluación del estrés hídrico

Para corroborar que 8 días fueron suficientes para causar estrés hídrico en el primer período de restricción de agua, se midió la conductancia estomática a luz saturada (g_{s_max}) a los 63 días después de la siembra (DDS) en 19 accesiones. Las plantas estresadas presentaron una reducción promedio de 79.56 ± 23.12 por ciento con respecto a g_{s_max} en plantas no estresadas. Además, en 16 de las 19 accesiones evaluadas (81.25 por ciento) presentaron plantas estresadas con g_{s_max} menos de $0.05 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, demostrando así que el lapso de ocho días sin riego, o sequía prolongada, es suficiente para provocar estrés hídrico severo (Jefferies, 1995; Flexas *et al.*, 2012) en los individuos estresados del resto de accesiones del estudio.

4.2 Desarrollo de memoria vegetal

El valor de cada variable descriptora de memoria (ISR, RAF, RDT y RDI) de cada accesión se muestra en la Tabla 4. El aumento de pendiente de senescencia de los individuos estresados respecto a los no estresados ($ISR > 0$, $p < 0.05$) fue un mecanismo de memoria que se observó en el 40.0 por ciento de las accesiones. Los otros tres mecanismos de memoria que se observaron en los individuos con estrés fueron: el aumento del área foliar (23.7 por ciento de accesiones con $RAF > 1$), disminución del dT en los periodos de recuperación (28.8 por ciento de accesiones con $RDT > 1$) y aumento de Δ hoja al finalizar sus periodos de recuperación (50.8 por ciento de accesiones con $RDI > 1$).

Tabla 4: Valores promedio (\pm error estándar) de las variables ISR, RAF, RDT y RDI de las accesiones del estudio

Accesión	ISR	RAF	RDT	RDI	Accesión	ISR	RAF	RDT	RDI
CIP 107665.9	0.35 \pm 0.11 **	1.34 \pm 0.35	0.66 \pm 0.11	0.998	CIP 460517	0.06 \pm 0.02 ns	0.85 \pm 0.06	1.01 \pm 0.15	0.969
CIP 460116	0.04 \pm 0.03 ns	1.43 \pm 0.09	0.74 \pm 0.09	0.969	CIP 460360	0.03 \pm 0.07 ns	0.99 \pm 0.10	0.95 \pm 0.07	0.999
CIP 460663	0.25 \pm 0.07 **	1.34 \pm 0.27	0.52 \pm 0.02	1.005	CIP 460429	0.16 \pm 0.02 *	1.22 \pm 0.06	0.73 \pm 0.18	1.015
CIP 113735.283	0.26 \pm 0.07 **	1.24 \pm 0.23	0.61 \pm 0.14	1.022	CIP 460149	-0.005 \pm 0.04 ns	1.05 \pm 0.09	1.07 \pm 0.22	1.032
CIP 460032	0.16 \pm 0.05 **	1.50 \pm 0.22	1.11 \pm 0.12	1.028	CIP 460164	0.19 \pm 0.02 **	0.97 \pm 0.09	0.66 \pm 0.08	1.033
CIP 460531	0.01 \pm 0.06 ns	1.38 \pm 0.11	1.07 \pm 0.06	1.015	CIP 460077	-0.03 \pm 0.02 ns	0.85 \pm 0.20	1.15 \pm 0.10	1.034
CIP 460078	0.07 \pm 0.05 ns	0.81 \pm 0.13	0.90 \pm 0.16	0.970	CIP 460022	-0.08 \pm 0.07 ns	0.99 \pm 0.17	0.67 \pm 0.16	0.988
CIP 440132	0.12 \pm 0.01 **	0.89 \pm 0.12	1.00 \pm 0.09	0.996	CIP 460373	0.04 \pm 0.04 ns	0.95 \pm 0.17	0.93 \pm 0.05	1.007
CIP 460337	0.19 \pm 0.10 *	0.85 \pm 0.03	0.87 \pm 0.16	0.978	CIP 460560	0.12 \pm 0.03 **	0.84 \pm 0.15	0.94 \pm 0.03	0.983
CIP 105269.232	0.08 \pm 0.03 *	0.96 \pm 0.15	0.92 \pm 0.02	1.007	CIP 460005	0.06 \pm 0.02 ns	0.97 \pm 0.07	1.09 \pm 0.05	1.001
CIP 460722	0.11 \pm 0.06 *	1.33 \pm 0.12	1.07 \pm 0.06	1.023	CIP 460452	0.21 \pm 0.03 *	0.75 \pm 0.12	0.68 \pm 0.03	0.968
CIP 460610	-0.06 \pm 0.04 ns	0.82 \pm 0.06	0.99 \pm 0.07	1.019	CIP 440166	0.12 \pm 0.01 **	0.91 \pm 0.21	1.00 \pm 0.04	0.995
CIP 460296	0.01 \pm 0.03 ns	0.82 \pm 0.05	1.26 \pm 0.10	1.038	CIP 460309	-0.02 \pm 0.06 ns	0.87 \pm 0.08	1.01 \pm 0.10	1.016
CIP 460021	0.13 \pm 0.08 ns	1.00 \pm 0.32	0.67 \pm 0.05	1.032	CIP 460383	0.02 \pm 0.04 ns	0.96 \pm 0.12	0.96 \pm 0.08	0.969
CIP 460131	0.01 \pm 0.02 ns	0.91 \pm 0.05	1.12 \pm 0.15	1.004	CIP 460052	0.05 \pm 0.07 ns	0.89 \pm 0.12	0.89 \pm 0.12	0.995
CIP 460377	-0.002 \pm 0.07 ns	1.09 \pm 0.13	0.68 \pm 0.06	0.971	CIP 460345	0.29 \pm 0.07 **	0.89 \pm 0.09	0.83 \pm 0.16	0.992
CIP 460093	0.04 \pm 0.02 ns	0.97 \pm 0.08	0.84 \pm 0.06	0.988	CIP 460528	-0.06 \pm 0.03 ns	1.04 \pm 0.15	1.03 \pm 0.03	0.985
CIP 460585	0.30 \pm 0.08 **	0.88 \pm 0.05	0.90 \pm 0.16	1.001	CIP 460026	0.26 \pm 0.07 **	0.94 \pm 0.08	0.70 \pm 0.02	0.926
CIP 460784	0.24 \pm 0.03 **	0.86 \pm 0.09	0.86 \pm 0.06	1.003	CIP 460201	0.22 \pm 0.04 **	0.84 \pm 0.07	0.75 \pm 0.05	0.993
CIP 460619	0.2 \pm 0.06 **	1.10 \pm 0.13	1.15 \pm 0.05	1.011	CIP 430434	-0.08 \pm 0.02 *	0.84 \pm 0.04	1.07 \pm 0.03	1.042
CIP 460745	0.15 \pm 0.08 *	1.01 \pm 0.06	0.77 \pm 0.03	1.008	CIP 460577	-0.10 \pm 0.07 ns	0.67 \pm 0.10	1.04 \pm 0.03	0.935
CIP 113641.086	0.06 \pm 0.05 ns	0.81 \pm 0.15	0.98 \pm 0.04	1.008	CIP 113735.329	0.16 \pm 0.07 *	0.68 \pm 0.10	0.76 \pm 0.06	1.018
CIP 460555	0.01 \pm 0.05 ns	0.89 \pm 0.20	0.88 \pm 0.03	0.972	CIP 460204	0.48 \pm 0.10 **	0.77 \pm 0.05	0.87 \pm 0.10	0.989

Continuación

Accesión	ISR	RAF	RDT	RDI
CIP 460556	0.11 ± 0.04 ns	0.93 ± 0.14	0.93 ± 0.06	0.982
CIP 460195	0.07 ± 0.09 ns	0.77 ± 0.07	0.74 ± 0.09	1.012
CIP 460567	0.01 ± 0.03 ns	0.80 ± 0.05	1.07 ± 0.06	0.995
CIP 107665.19	-0.04 ± 0.05 ns	0.73 ± 0.06	0.68 ± 0.03	0.972
CIP 113735.302	-0.09 ± 0.06 ns	0.90 ± 0.10	0.58 ± 0.03	0.976
CIP 113735.258	-0.01 ± 0.08 ns	0.67 ± 0.08	0.62 ± 0.06	0.990
CIP 460566	0.04 ± 0.04 ns	0.96 ± 0.04	0.82 ± 0.15	1.010
CIP 460036	0.01 ± 0.03 ns	0.81 ± 0.04	0.87 ± 0.06	0.947
CIP 460028	0.08 ± 0.03 **	0.76 ± 0.16	0.93 ± 0.14	1.013
CIP 460047	-0.06 ± 0.03 ns	0.80 ± 0.03	0.83 ± 0.03	1.005
CIP 460430	0.02 ± 0.08 ns	0.78 ± 0.14	0.61 ± 0.05	1.027
CIP 460583	0.15 ± 0.13 ns	0.87 ± 0.07	0.58 ± 0.10	0.995
CIP 460096	0.02 ± 0.03 ns	0.81 ± 0.11	0.73 ± 0.06	1.014

ISR = índice de senescencia retardada, RAF = razón de área foliar, RDT = razón de diferencial de temperatura, RDI = razón de discriminación isotópica de ¹³C. (***p*<0.01, **p*<0.05, ns *p*>0.05).

4.2.1 ISR

El aumento de pendiente de los individuos estresados, respecto a los no estresados, genera retardo en la senescencia, un mecanismo respuesta reportado en la literatura como el rasgo “stay-green” de tolerancia al estrés hídrico (Abdelrahman, El-Sayed, Jogaiah, Burritt, & Tran, 2017; Rivero *et al.*, 2007; Rolando *et al.*, 2015; Thomas & Howarth, 2000). En su estudio, Rivero *et al.* (2007) reportaron una relación entre senescencia foliar y tolerancia al estrés hídrico sometiendo a sequía plantas de tabaco silvestre y transgénicas con senescencia retardada. Los autores demostraron que el alto potencial fisiológico y tolerancia a la sequía de las plantas con senescencia retardada se debieron a la elevada producción de la hormona citoquinina (CK) y una eficiente eliminación de las especies reactivas de oxígeno (ROS). Además, Ling *et al.* (2018) proponen que el mecanismo de memoria se establece durante la primera exposición al estrés. De ambos estudios, se explica que durante el primer periodo de estrés hídrico del estudio (EH1), los individuos con tratamiento pudieron haber sintetizado factores de transcripción que regulen positivamente la producción de enzimas relacionadas a la biosíntesis de CK's. De esa manera, en los posteriores ciclos de estrés (EH2

y EH3) la planta se encuentra preparada y desarrolla tolerancia al estrés hídrico, traducido en el retardo de la senescencia y alargamiento del periodo de crecimiento, como se observa por ejemplo en las accesiones CIP 460204, CIP 107665.9 y CIP 460585 (Figura 3). Además, Rolando *et al.* (2015) comprobaron en su estudio que los individuos que retrasaron su senescencia, luego de un periodo de estrés hídrico, acumularon al final de su experimento una mayor cantidad de biomasa aérea.

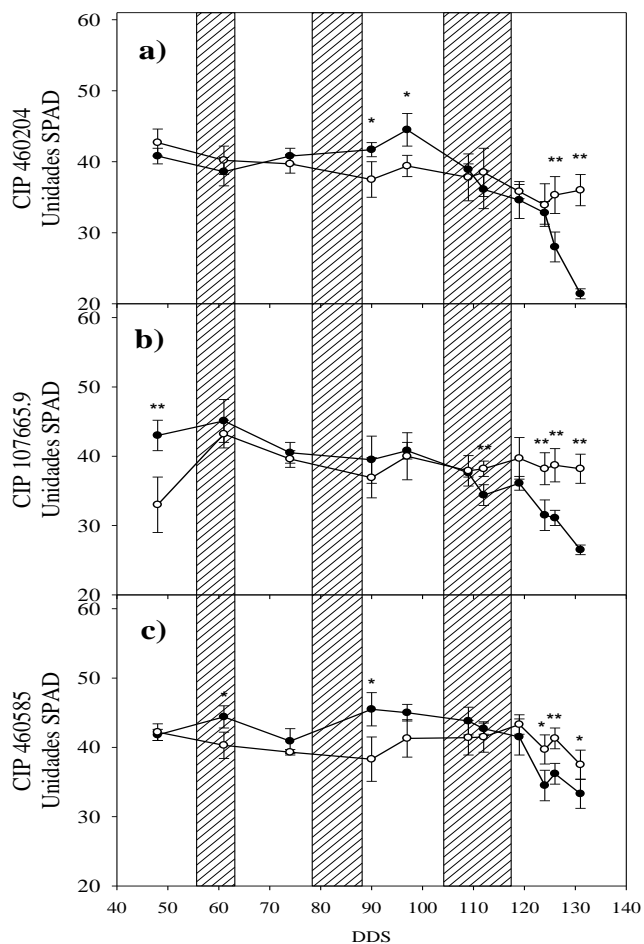


Figura 3: Valores promedio (\pm error estándar) del patrón de concentración de clorofila en hojas de las tres accesiones con mayor valor ISR: a) 0.48, b) 0.35 y c) 0.30 para CIP 460204, CIP 107665.9 y CIP 460585, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra. ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

En ese sentido, la adquisición del rasgo de senescencia retardada ($ISR > 0$ y $p < 0.05$ en la prueba t de Student) se observó en el 38.9, 37.5, 25, 75, 50, 60 y 100 por ciento de las accesiones de las especies *I. trifida*, *I. ramosissima*, *I. triloba*, *I. batatas*, *I. cordatotriloba*, *I. grandifolia* e *I. leucantha*, respectivamente, las cuales coinciden con las siete especies con mayor ISR (Figura 4). Estos resultados sugieren que el mecanismo de memoria es dependiente del genotipo dentro de cada especie, lo cual concuerda con lo encontrado por Ramírez *et al.* (2015b) en su estudio, en el que tres variedades distintas de papa (*Solanum tuberosum* L.) mostraron distintos niveles de tolerancia al estrés hídrico inducido por memoria a corto plazo.

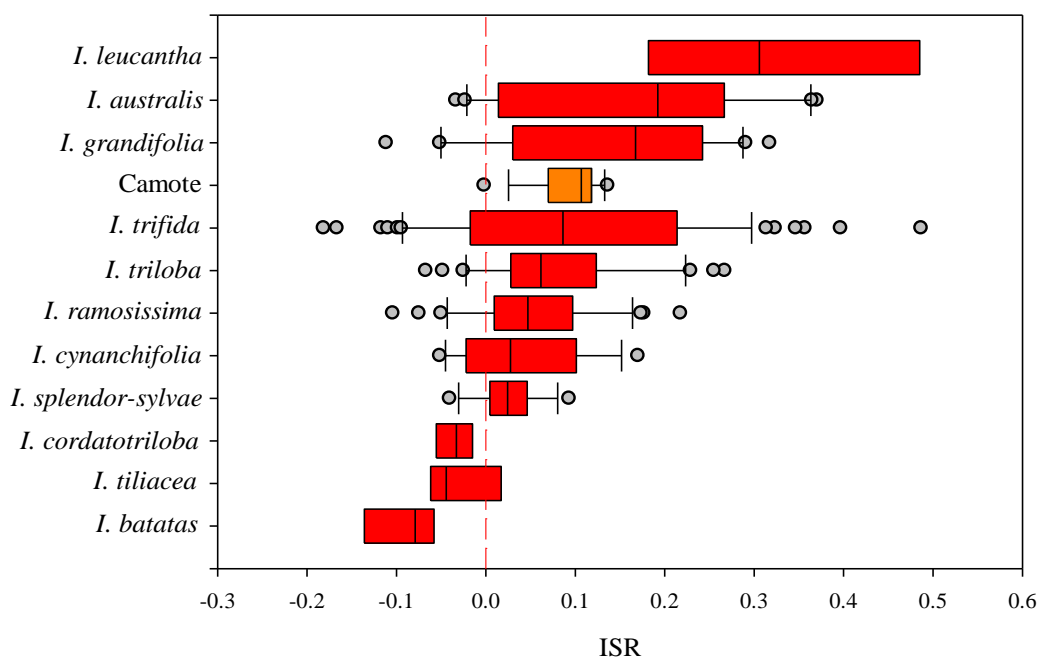


Figura 4: Valores ISR para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.

4.2.2 RAF

Se obtuvieron valores promedio de $A_{f_{max}}$ de 475.7, 508.9, 575.6, 639.2, 665.7, 672.1, 732.6, 799.9, 814.4, 829.2, 836.7, 1032.2 y 1140.3 cm^2 en los individuos mantenidos a condiciones hídricas óptimas (sin estrés) para las especies *I. tiliacea*, *I. grandifolia*, *I. leucantha*, *I.*

australis, *I. cynanchifolia*, *I. triloba*, *I. trifida*, *I. ramosissima*, *I. batatas*, *I. cordatotriloba*, camote cultivado e *I. splendor-sylvae* respectivamente. De lo anterior, pese a que los controles de *I. tiliacea* desarrollaron el $A_{f\max}$ más pequeño de todo el grupo en estudio, sus accesiones obtuvieron los valores RAF más altos (Figura 5, 6c). Lo contrario ocurre con el camote cultivado, cuyos controles presentaron la segunda $A_{f\max}$ más grande (después de *I. splendor-sylvae*) pero los valores RAF de sus accesiones varían de 0.81 a 0.96 (Figura 5). Estos resultados indicarían que la capacidad de aumentar el tamaño del área foliar en respuesta al estrés hídrico no está predispuesta por el tamaño o el número de hojas que la planta desarrolla en condiciones normales, sino que es una capacidad que se desarrolla producto de la memoria vegetal.

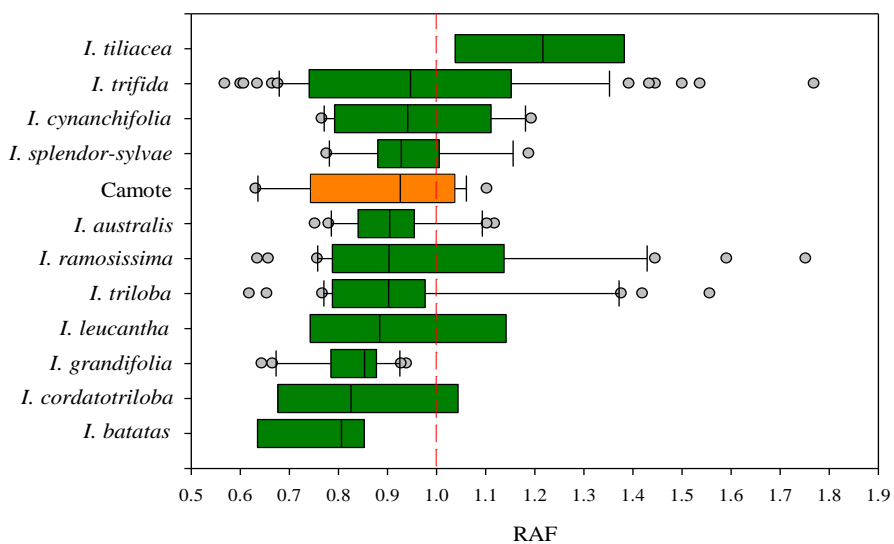


Figura 5: Valores RAF para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.

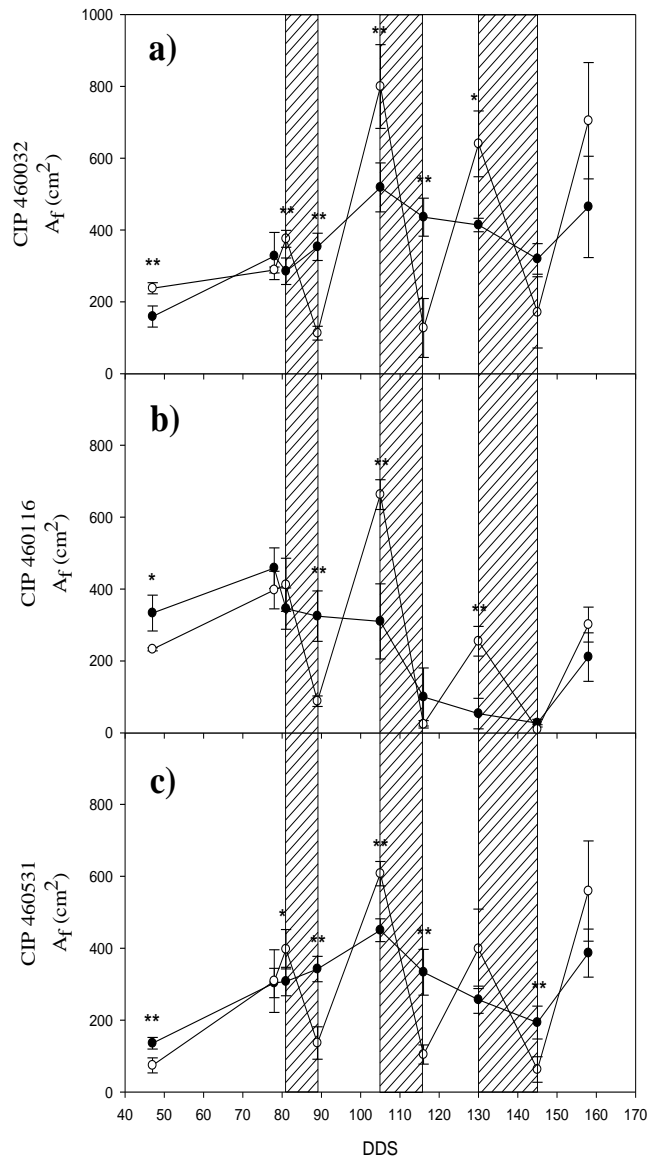


Figura 6: Valores promedio (\pm error estándar) del área foliar (Af) de las tres accesiones con mayor valor RAF: a) 1.50, b) 1.43 y c) 1.38 para CIP 460032, CIP 460116 y CIP 460531, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra. ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

De Souza *et al.*, (2017) señalan en su estudio que el rendimiento de biomasa total de un cultivo depende de la eficiencia con la que éste intercepta la luz y la convierte en biomasa a lo largo de toda la temporada de crecimiento. A su vez, la eficiencia con la que la radiación

interceptada es usada para fijar CO₂ depende del área foliar total de la planta (De Souza *et al.*, 2017; Legg *et al.*, 1979; Zhu, Long, & Ort, 2008). Por ello, ante un escenario de sequía, que provoca la pérdida de biomasa de un cultivo (Legg *et al.*, 1979), es necesario incrementar la eficiencia de conversión de energía lumínica en energía química mejorando el rendimiento de la capacidad fotosintética. Lo último se corrobora con los estudios de Cayón *et al.* (1997) y Puangbut *et al.* (2009) en los que las plantas fueron sometidas a periodos de estrés hídrico seguidos de un periodo de recuperación y en respuesta se evidenció un incremento en la biomasa y el área foliar.

Con ello, se evidencia que el aumento del área foliar de los individuos con estrés respecto al de los individuos sin estrés es un rasgo producto de la memoria vegetal que consiste en aumentar la capacidad fotosintética y con ello la tolerancia al estrés hídrico. Además, diversos autores señalan que en los programas de mejoramiento, se deberían buscar genotipos que en condiciones de estrés hídrico, aumenten el desarrollo del área foliar (Choluj *et al.*, 2014; Qin, Bian, Liu, Zhang, & Jin, 2019).

4.2.3 RDT

Debido a la transpiración, luego de la apertura de estomas (Jefferies, 1995), la temperatura de las hojas tiende a bajar hasta llegar a ser menor que la del aire, con lo que dT se hace negativo (ecuación 5). De esa manera, dT alcanza su valor más bajo (dT_{\min}) cuando la planta se encuentra en condiciones hídricas óptimas, o ante condiciones adversas, presenta una buena capacidad de termorregulación (Blum, Shpiler, Golan, & Mayer, 1989; Thapa *et al.*, 2018). Los individuos con estrés se aproximan o superan al dT_{\min} de los no estresados sólo en sus periodos de recuperación como se observa en las evaluaciones de temperatura a los 157, 131 y 131 DDS (Figuras 8a, b y c, respectivamente). Por el contrario, en los periodos de estrés hídrico, los estomas se cierran, los niveles de transpiración bajan, la temperatura foliar aumenta y RDT tiende a ser positivo (Biju *et al.*, 2018; Blum *et al.*, 1989; Thapa *et al.*, 2018).

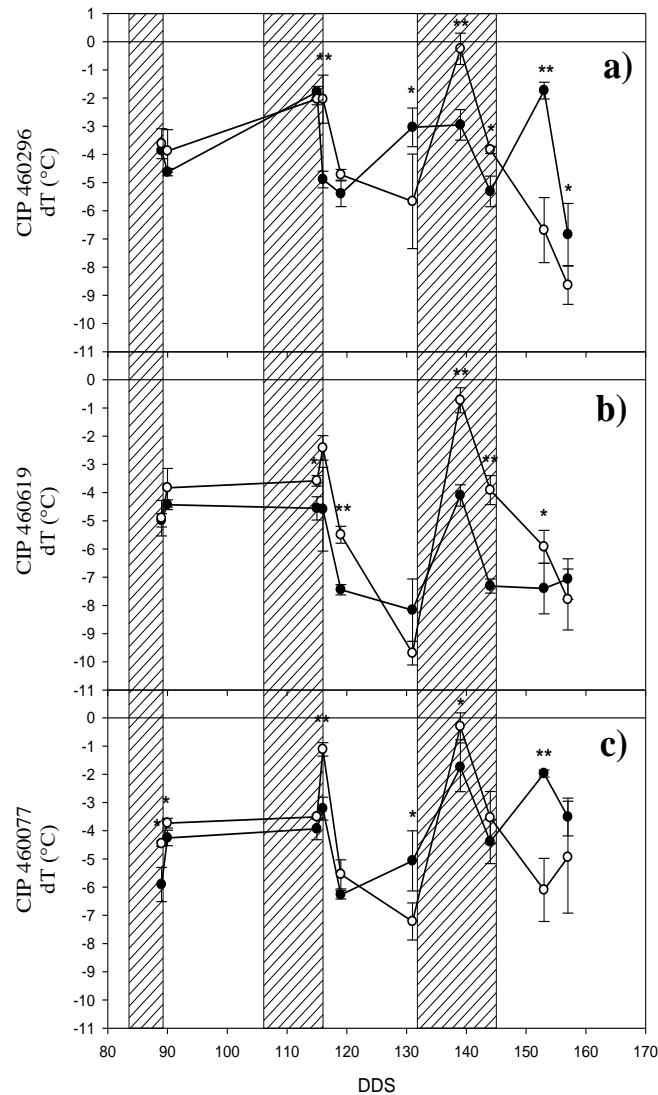


Figura 7: Valores promedio (\pm error estándar) de diferencial de temperatura (dT) de las tres accesiones con mayor valor RDT: a) 1.260, b) 1.155 y c) 1.145 para CIP 460296, CIP 460619 y CIP 460077, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra. ** $p < 0.01$, * $p < 0.05$.

El mecanismo de termorregulación se evidencia en los periodos de recuperación R1, R2 y R3, influenciados por el periodo de estrés hídrico que antecedió a cada uno. De esta manera, si el dT del individuo estresado aumenta en periodos de riego óptimo (recuperación), éste no pudo recuperarse del daño causado en el periodo EH1 (Ling *et al.*, 2018; Serrano *et al.*, 2019). Por el contrario, en la Figura 7a, el dT que la accesión CIP 460296 alcanzó a los 153

y 157 DDS son los dos menores valores que se registraron, llegando incluso a tener una temperatura de hoja más fría que los controles. La mejora en el proceso de termorregulación con respecto a los primeros periodos de recuperación es un indicio de memoria vegetal, pues los individuos fueron capaces de “recordar” eventos de estrés en etapas tempranas de su desarrollo y generar una respuesta tolerante.

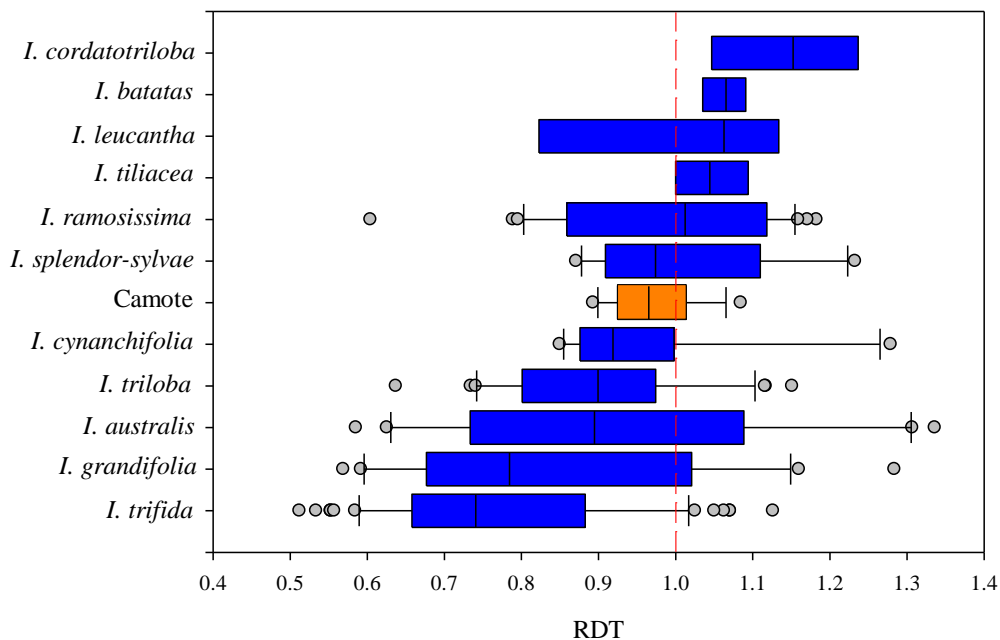


Figura 8: Valores RDT para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.

Las accesiones de la especie *I. cordatotriloba*, *I. batatas* e *I. tiliacea*, fueron las únicas especies que, en todas sus accesiones, los controles fueron superados en dT y resultan en RDT mayor a uno (Figura 8). A la fecha no se han reportado estudios de memoria al estrés en estas especies, sin embargo, estos resultados evidencian el potencial genético de estas accesiones para desarrollar tolerancia al estrés hídrico. Además de las especies mencionadas, algunas accesiones de *I. leucantha*, *I. ramosissima*, e *I. splendor-sylvae*, presentaron valores RDT cercanos o mayores a la unidad (Figura 8).

4.2.4 RDI

En los periodos de estrés hídrico, la disponibilidad de agua en el suelo disminuye radicalmente, con lo que, los estomas se cierran, reduciendo el intercambio gaseoso entre las hojas y el ambiente, y de esta manera, la discriminación en contra del isótopo más pesado de carbono se reduce (Farquhar *et al.*, 1989). Por esta razón, un bajo valor de Δ_{hoja} está relacionado con baja conductancia estomática y rendimientos de biomasa disminuidos por el menor flujo de carbono (Farquhar, O'Leary, & Berry, 1982). Lo contrario ocurre en los periodos de recuperación de los individuos estresados, donde sus condiciones de riego igualan a las de los individuos sin estrés, por lo que se esperaría que Δ_{hoja} aumente y en algún momento alcance su máximo valor ($\Delta_{\text{hoja max}}$) en ambos tratamientos.

El efecto de los tres periodos de estrés hídrico y el progresivo aumento de su duración, dañan el desempeño del aparato fotosintético y del estado fisiológico en general (Jefferies, 1995), por lo que se esperaría que Δ_{hoja} disminuya conforme transcurre el tratamiento con estrés hídrico. Así, de los resultados obtenidos, el 50.8 por ciento de las accesiones del estudio presentaron RDI mayor a uno, es decir, los individuos con estrés alcanzaron en sus periodos de recuperación $\Delta_{\text{hoja max}}$ mayor que el de los individuos regados a condiciones óptimas (Tabla 4). Por ejemplo, en los individuos estresados, $\Delta_{\text{hoja max}}$ se alcanzó en el segundo periodo para CIP 430434 (Figura 9a) y tercer periodo de recuperación para CIP 460296 y CIP 460077 (Figura 9b y c, respectivamente), con valores RDI considerablemente mayores que sus controles. La mejora de $\Delta_{\text{hoja max}}$ de los individuos estresados respecto a los periodos de recuperación previos, es un indicio de memoria vegetal. Esto último se sustenta en el hecho de que, a pesar de incrementarse la duración de los periodos de estrés hídrico, el estado de la maquinaria fotosintética de las plantas estresadas mejora y, por ende, fijan más carbono que los individuos sin estrés (Condon *et al.*, 2004, Ramírez *et al.*, 2015a).

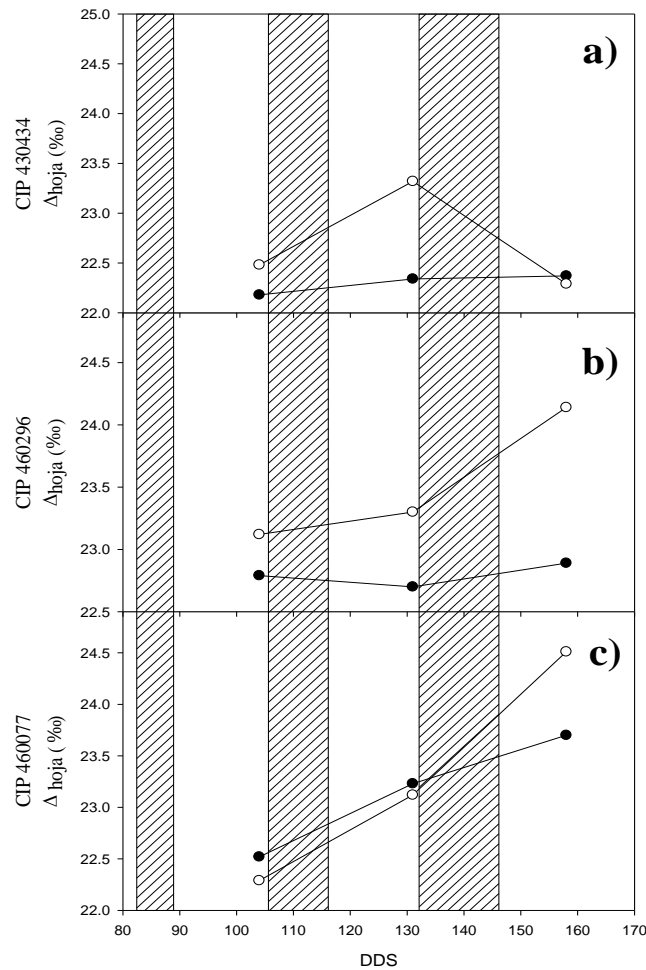


Figura 9: Valores promedio de discriminación isotópica de ^{13}C de hojas (Δ_{hoja}) de las tres accesiones con mayor valor RDI: a) 1.043, b) 1.038 y c) 1.034 para CIP 430434, CIP 460296 y CIP 460077, respectivamente. Círculos negros representan a los individuos sin estrés y los blancos con estrés. Zonas sombreadas: periodos de estrés hídrico (EH1, EH2 y EH3 en orden temporal) de los individuos estresados. DDS: días después de la siembra.

A nivel de especies, *I. cordatotriloba* (Figura 9c), *I. ramosissima*, *I. trifida*, *I. splendorsylvae* e *I. australis* (por ejemplo, CIP 460296 en Figura 9b) presentan los indicios más evidentes de haber desarrollado memoria vegetal pues el 100.0, 75.0, 56.3, 66.7 y 60.0 por ciento, respectivamente presentaron RDI mayor a uno (Figura 10). Los valores altos y uniformes de RDI que presenta el cultivo de camote se debe a la domesticación de éste para un mejor rendimiento de raíz de almacenamiento. Esto último se comprueba con el estudio

de Ramírez *et al.* (2015) en el que se demostró que el uso de Δ , es un buen rasgo de predicción del rendimiento del cultivo de papa en condiciones de riego tanto óptimo como restringido. En conclusión, existe un gran potencial genético de mejora del mecanismo de intercambio gaseoso en las especies anteriormente mencionadas, por lo que su inclusión en programas de mejoramiento del cultivo de camote, mejorarían el rendimiento del cultivo y con ello sus propiedades nutricionales.

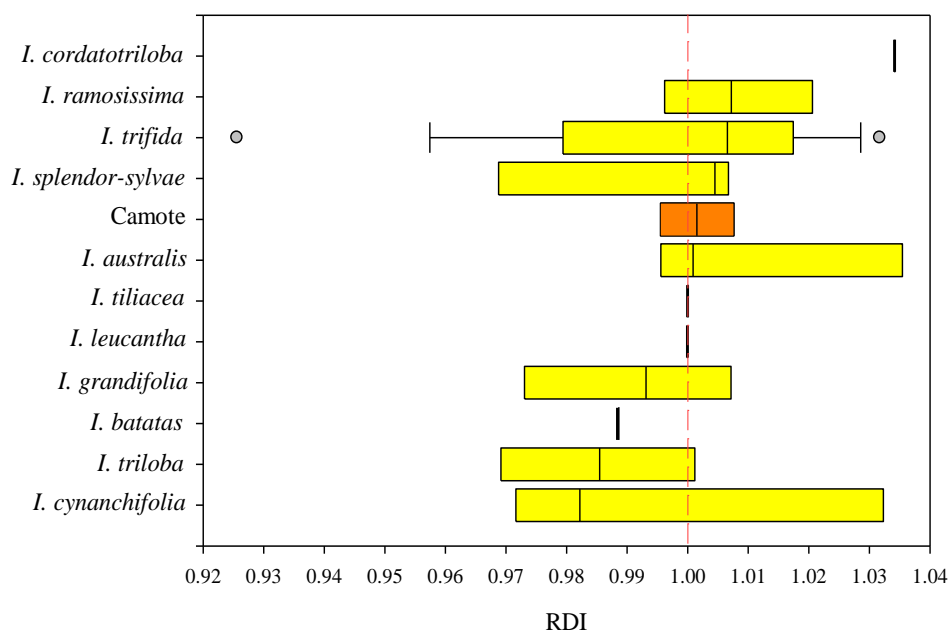


Figura 10: Valores RDI para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de desarrollo de memoria.

4.3 Tolerancia al estrés hídrico inducida por memoria

4.3.1 DSI

Esta variable mide la susceptibilidad de un genotipo en condiciones de sequía, pues relaciona el rendimiento en biomasa de éstos en condiciones de sequía y riego óptimo, en comparación con el rendimiento de biomasa de todos los genotipos del estudio (Fischer & Maurer, 1978). De esa forma, diversos autores utilizan los rendimientos de biomasa de los cultivos para

determinar tolerancia al estrés hídrico, de manera que los genotipos con valores bajos de DSI (menos de una unidad) presentan altos rendimientos en condiciones limitadas de agua y son calificados como tolerantes (Agili & Nyende, 2012; Biju *et al.*, 2018; Cabello *et al.*, 2012; Guttieri, Stark, O'Brien, & Souza, 2001; Sio-Se Mardeh *et al.*, 2006).

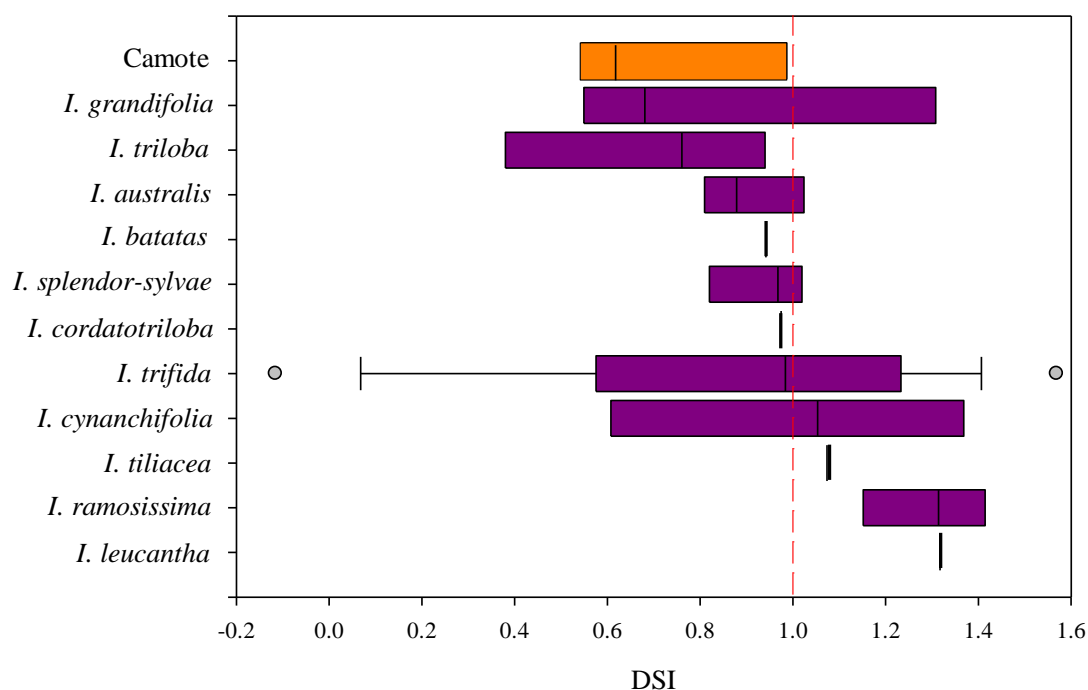


Figura 11: Valores DSI para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de susceptibilidad a la sequía.

Las accesiones de camote cultivado, en conjunto, poseen los valores más bajos de DSI del estudio (Figura 11) indicando que el desarrollo de memoria vegetal ante el estrés hídrico favorece a la producción de biomasa aérea en los individuos estresados. Esto último se debe a que los individuos de esta especie están domesticados para producir más biomasa y así interceptar más luz, con lo que el rendimiento en peso seco de raíz aumenta (De Souza *et al.*, 2017). Sin embargo, las accesiones de *I. grandifolia*, *I. triloba* (CIP 460116 obtuvo el DSI más bajo de -0.19) junto con la accesión de *I. trifida* CIP 107665.9 (DSI de -0.12) no

presentan raíz almacenadora como el camote, pero desarrollaron los valores DSI más bajos de todo el estudio (Tabla 4 y Figura 11). Entonces, al analizar genotipos de distintas especies, hábitats y que no producen raíz almacenadora como lo hace el camote domesticado, el análisis de biomasa se vuelve muy limitado y no considera los diversos mecanismos de adaptación al estrés hídrico de estas especies silvestres.

4.3.2 ITSM

El índice de tolerancia a la sequía inducida por memoria (ITSM) desarrollado en el presente estudio proporciona información sobre el estado fisiológico de la planta luego de ser expuesta a continuos periodos de estrés hídrico. De esa manera ITSM integra variables como el cambio en la senescencia (ISR), el área foliar (RAF), el diferencial de temperatura de la hoja con respecto a la del aire (RDT), el aumento de Δ_{hoja} (RDI) y es corregido con el índice de susceptibilidad a la sequía (DSI) que informa la pérdida de biomasa en condiciones de estrés. CIP 107665.9 y CIP 460116 son las accesiones con mayor ITSM del estudio (3.47 y 3.37 respectivamente, Figura 12). De acuerdo a los resultados obtenidos, se observó que las accesiones que desarrollaron memoria en por lo menos dos variables de las cuatro presentaron un valor ITSM mayor a 2.0. Por lo tanto, en el presente estudio, se propone un umbral de 2.0, en el que las accesiones que obtuvieron valores mayores a éste, son más tolerantes que el resto de accesiones (Figura 12).

A manera de contraste, *I. tiliacea* presenta una alta susceptibilidad según DSI (Figura 11), sin embargo, los valores ITSM de sus accesiones (CIP 460531 y CIP 460528), son uno de los más altos (Figura 12), por lo que el rendimiento de biomasa total no fue un rasgo potenciado por la memoria al inducir tolerancia, más bien lo fueron el aumento de su área foliar, un mejor refrigeramiento foliar y el intercambio gaseoso (Tabla 4).

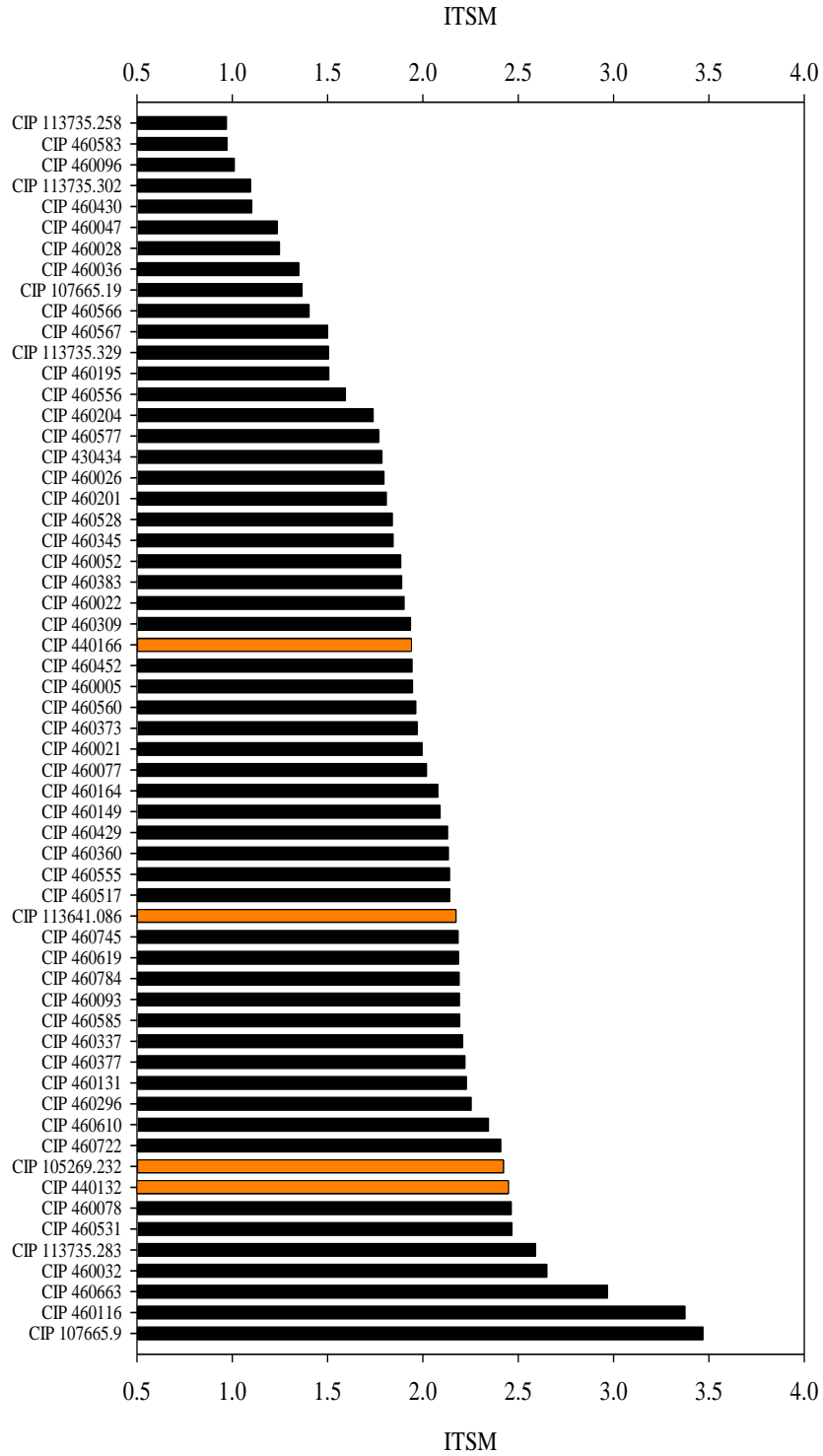


Figura 12: Valores ITSM para las accesiones de camote cultivado (barras naranjas) y sus especies parientes silvestre (SP-CWR) (barras negras).

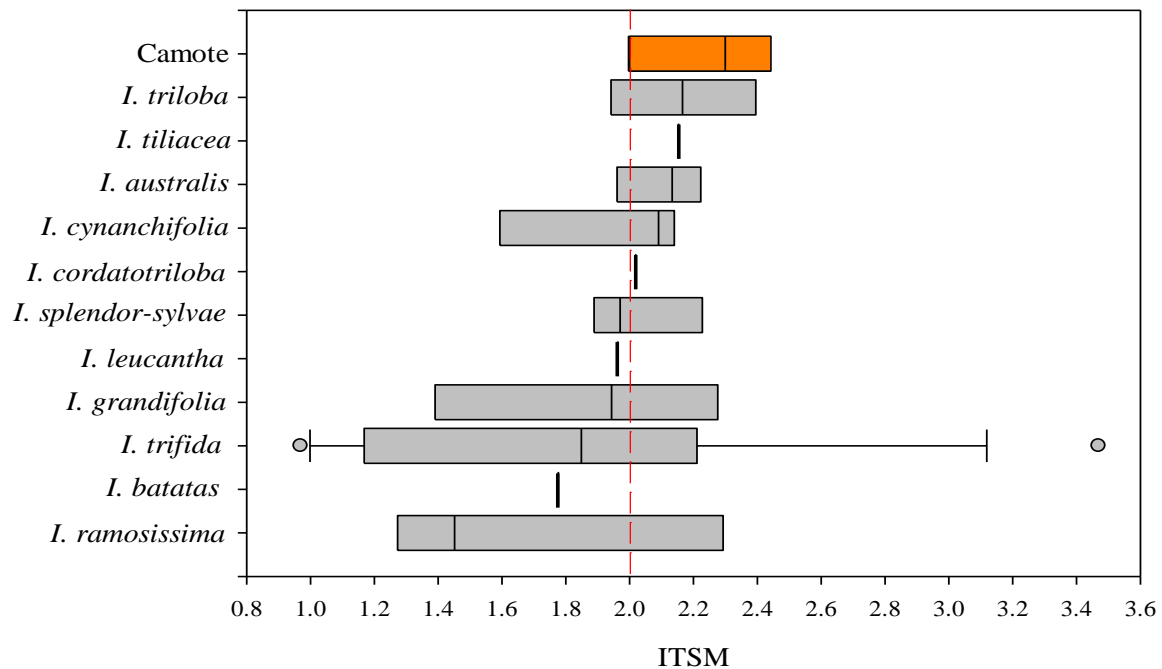


Figura 13: Valores ITSM para el camote cultivado y sus especies parientes silvestre (SP-CWR). Cada caja contiene a la mediana (línea negra interior), su extremo inferior y superior representan el 25 y 75 por ciento de variación, respectivamente, el bigote inferior y superior representan el 10 y 90 por ciento de variación, respectivamente y los círculos plomos los valores atípicos. Línea roja entrecortada representa el umbral de tolerancia a la sequía inducida por memoria.

Además, estos resultados confirman estudios previos que proponen a *I. triloba* como una especie tolerante al estrés hídrico (Iwanaga, 1988; Komaki, 2004; Nimmakayala *et al.*, 2011) (Figura 13). Finalmente, se demuestra que mediante la inducción a memoria vegetal producto del tratamiento con estrés hídrico, especies como *I. triloba*, *I. tiliacea*, *I. australis*, *I. cynanchifolia*, e *I. cordatotriloba* lograron que más del 50 por ciento de sus respectivas accesiones también desarrollen tolerancia al estrés hídrico (Figura 13).

4.4 Análisis de Componentes Principales (PCA)

Las variables descriptoras de memoria no presentaron una correlación significativa ($r_{\text{pearson}} < /0.7/$, $p > 0.05$) entre sí (Tabla 5). Por ello, las cuatro variables (ISR, RAF, RDT y RDI) son seleccionadas para el análisis de componentes principales (PCA), debido a que, al no tener información en común, se evidenciará qué mecanismo de memoria fue inducido en una

determinada accesión (Lejeune & Caliński, 2000; Sneath & Sokal, 1973). Por otro lado, se observa una elevada correlación significativa ($r_{\text{pearson}} > /0.7/$, $p < 0.01$) entre los dos índices de tolerancia al estrés hídrico, sin embargo, ambos fueron considerados para el PCA para evidenciar cuál de los dos índices describe mejor el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico.

Tabla 5: Matriz de correlación de Pearson entre variables descriptoras de memoria de las accesiones del estudio

	ISR				
RAF	0.21	RAF			
RDT	-0.27	-0.02	RDT		
RDI	0.003	0.20	0.20	RDI	
DSI	-0.13	-0.39	0.14	0.14	DSI
ITSM	0.31	0.70	0.18	0.09	-0.84

ISR = índice de senescencia retardada, RAF = razón de área foliar, RDT = razón de diferencial de temperatura, RDI = razón de discriminación isotópica de ^{13}C , DSI = índice de susceptibilidad a la sequía, ITSM = índice de tolerancia a la sequía inducida por memoria. En plomo $r > /0.7/$, $p < 0.01$.

Las primeras tres componentes representaron el 80.24 por ciento de la varianza total (Tabla 6) en consistencia con Sneath y Sokal (1973) quienes afirman que el PCA debería explicar por lo menos el 70 por ciento de la varianza total. La primera componente es mayormente explicada ($r > /0.7/$) por RAF, DSI e ITSM con signo negativo, positivo y negativo respectivamente. Por otro lado, RDT y RDI están correlacionados positivamente con la segunda componente ($r > /0.6/$), mientras que la tercera componente es explicada por ISR ($r > /0.6/$).

Los resultados del análisis multivariado de los datos obtenidos en el estudio se muestran en las Figura 14 y Anexo 2 y 4. CIP 113735.258 y CIP 107665.9 mostraron el mayor y menor valor en la primera componente; mientras que, CIP 460296 y CIP 460026 se ubicaron en los extremos positivos y negativos de la segunda componente, respectivamente (Figura 14). La tercera componente ubica a CIP 460577 en su extremo positivo y a CIP 460204 en su extremo negativo (Anexo 2).

Tabla 6: Matriz de correlación de Pearson y varianzas del análisis de componentes principales a partir de los ajustes ortogonales de las seis variables descriptoras de memoria y tolerancia al estrés hídrico

Variable	Componente 1	Componente 2	Componente 3
ISR	-0.42	-0.42	-0.61
RAF	-0.78	0.19	-0.19
RDT	0.04	0.81	0.29
RDI	-0.08	0.66	-0.61
DSI	0.83	0.17	-0.39
ITSM	-0.97	0.15	0.14
Eigen-value	2.41	1.36	1.04
%VTA	40.21	62.91	80.24

En plomo $r > /0.6/$ entre las componentes y las variables. % VTA = porcentaje de varianza total acumulada.

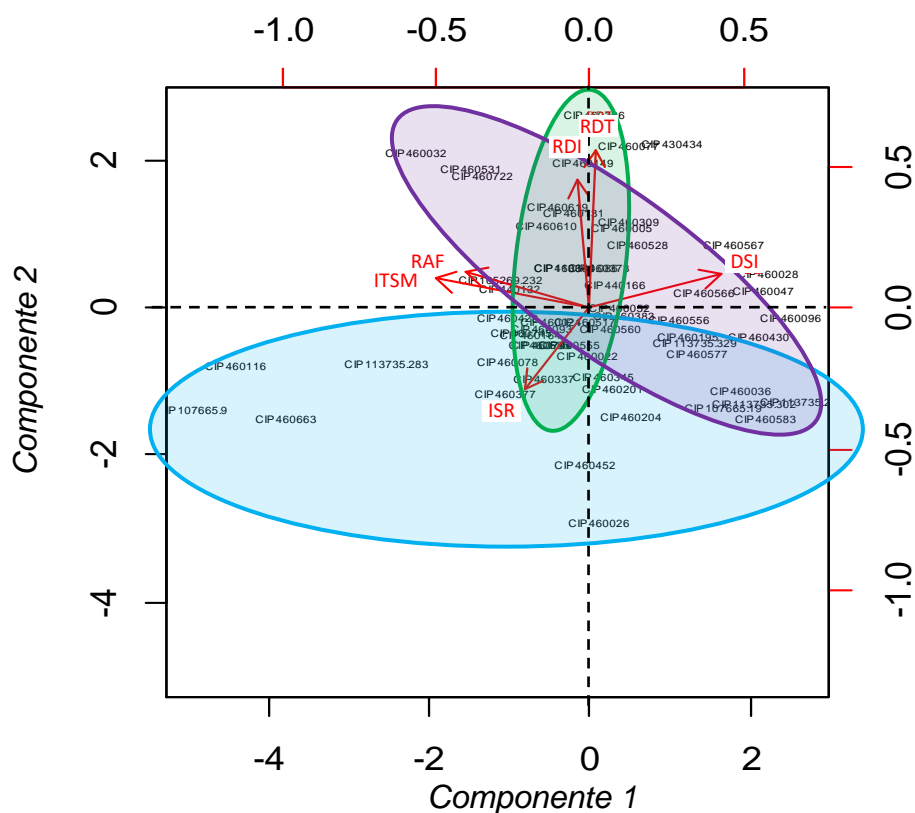


Figura 14: Ordenamiento 2D (componente 1 y 2) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria y tolerancia al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente.

En la Figura 14, el PCA indica que las variables que describen tolerancia al estrés hídrico (DSI e ITSM) son las variables más relevantes en la ordenación de las accesiones en la primera componente (Tabla 6). Además, ambos índices se correlacionan negativamente ($r = -0.84$, Tabla 5), por lo que las accesiones tolerantes (alto ITSM) y menos susceptibles (bajo DSI) a la sequía se encuentran en la parte negativa de la primera componente. Estos resultados indican que, debido a la fuerte correlación lineal entre DSI e ITSM, ambos son buenos índices para determinar accesiones tolerantes al estrés hídrico. Sin embargo, el presente estudio postula al índice de tolerancia a la sequía por memoria (ITSM) como un índice más exacto pues considera no solo a la biomasa expresada en DSI, sino también a la senescencia, el área foliar en específico, el diferencial de temperatura y la discriminación isotópica de ^{13}C para determinar tolerancia al estrés hídrico.

La variable RAF se ubica en la eje de la tolerancia, pues tiene una fuerte correlación negativa con la primera componente ($r = -0.78$, Tabla 6). Luego, ISR se encuentra junto a RAF, pero orientada en el lado negativo de la tercera componente ($r = -0.61$, Tabla 6) y debido a la correlación positiva de ambas variables ($r = 0.21$, Tabla 4), éstas se orientan en los lados negativos de la segunda y tercera componente (Anexo 2). Las accesiones ubicadas en este campo se ordenan principalmente en la componente de la tolerancia (Figura 14) pero desplazadas hacia el lado negativo de la tercera componente debido a la influencia de ISR (Anexo 2). Estas accesiones han desarrollado tolerancia al estrés hídrico (alto ITSM y bajo DSI) inducida por memoria vegetal, pues presentan valores altos de ISR, con lo cual se retarda la senescencia (Abdelrahman *et al.*, 2017; Rivero *et al.*, 2007; Rolando *et al.*, 2015; Thomas & Howarth, 2000), y RAF, desarrollando más biomasa expresada en área foliar (Cayón *et al.*, 1997; De Souza *et al.*, 2017; Puangbut *et al.*, 2009). En total, 11 accesiones lograron desarrollar tolerancia al estrés hídrico bajo el mecanismo en mención, de las cuales, el 63.6 por ciento presentaron floración temprana (CIP 107665.9, CIP 460663, CIP 113735.283, CIP 460377, CIP 460585, CIP 460745, CIP 460429); el 27.3 por ciento floración tardía (CIP 460337, CIP 460784, CIP 460164 y CIP 460452) y CIP 460021 sin floración.

Por otro lado, la ordenación de las accesiones en la segunda componente está fuertemente influenciada por las variables RDT y RDI (Tabla 6). Además, ambas variables presentan

entre sí un coeficiente de correlación de Pearson positivo ($r = 0.20$, Tabla 4), lo que ocasiona que se orienten en el lado positivo de la segunda componente (Anexo 3). Las accesiones de esta área se desplazan por lo tanto en el segundo componente debido a la influencia de RDT y RDI y ligeramente desplazadas en la primera componente influenciados por ITSM (Figura 14). Estas accesiones también desarrollaron tolerancia al estrés hídrico (alto ITSM) inducida por memoria, pero a diferencia del grupo anterior, a causa de valores altos de RDT, con lo que mejoran sus niveles de transpiración y termorregulación (Biju *et al.*, 2018; Blum *et al.*, 1989; Thapa *et al.*, 2018) y RDI, reforzando el intercambio gaseoso y la incorporación de carbono (Farquhar *et al.* 1982, Condon *et al.*, 2004, Ramírez *et al.* 2015a). Finalmente, se contabilizaron 18 accesiones que desarrollaron tolerancia al estrés hídrico mediante este mecanismo, todas iniciaron el tratamiento a los 82 DDS, de las cuales solo 10 florecieron de manera tardía (CIP 460116, CIP 460078, CIP 460610, CIP 460296, CIP 460093, CIP 460619, CIP 460517, CIP 460555, CIP 460360 y CIP 460077) y 8 no florecieron (CIP 460032, CIP 460531, CIP 440132, CIP 105269.232, CIP 460722, CIP 460131, CIP 113641.086 y CIP 460149).

En resumen, los resultados de este estudio indican que existen dos mecanismos mediante el cual una planta desarrolla tolerancia al estrés hídrico inducida por memoria vegetal. Las accesiones que presentaron una floración temprana tienden a “escapar de la sequía” mediante un desarrollo rápido (Basu *et al.*, 2016; Levitt, 1980), pues prolongan su periodo de crecimiento, retrasan su senescencia y desarrollan más área foliar en respuesta a eventos de sequía. En cambio, las accesiones que presentaron floración tardía o no florecieron tienden a “evitar la sequía” mediante el ahorro de agua (Basu *et al.*, 2016; Levitt, 1980; Maximov, 1929), optimizando los mecanismos de transpiración y asimilación de carbono ante el estrés hídrico. Por lo tanto, queda patente la efectividad de la inducción de memoria vegetal en parientes silvestres de camote para desarrollar tolerancia al estrés hídrico. Este grupo de especies posee genes potenciales de retardo de senescencia, aumento de la biomasa foliar y mejora de la transpiración e intercambio gaseoso en condiciones de estrés hídrico, de manera que, su inclusión en programas de mejoramiento del cultivo de camote, harían que este cultivo de confirme como cultivo de seguridad alimentaria (Motsa *et al.*, 2015).

V. CONCLUSIONES

- El mecanismo de memoria en la variable de senescencia se evidencia en el retardo de ésta, que implica el aumento de la pendiente de caída de la concentración de clorofila en los individuos estresados con respecto al de los individuos sin estrés.
- El mecanismo de memoria en la variable de área foliar se muestra en el aumento de biomasa aérea, de manera que $A_{f\text{máx}}$ de los individuos estresados aumenta con respecto al de los individuos sin estrés.
- El mecanismo de memoria en la variable de temperatura foliar se traduce en la mejora del proceso de termorregulación a través de la disminución progresiva de dT_{min} en los últimos periodos de recuperación de los individuos estresados con respecto al dT_{min} de los individuos sin tratamiento.
- El mecanismo de memoria en la variable de isótopos de ^{13}C se evidencia en el aumento de Δ_{hoja} en los últimos periodos de recuperación, de manera que la planta incorpora más carbono al mejorar el intercambio gaseoso de los individuos estresados, con respecto al de los individuos sin tratamiento.
- El desarrollo de tolerancia al estrés hídrico inducido por memoria a corto plazo (medido por ITSM) en parientes silvestres de camote es una respuesta dependiente del genotipo. Además, la tolerancia se desarrolló mediante dos mecanismos: los mecanismos de escape a la sequía (retardo de senescencia y aumento de área foliar) y evitación a la sequía (mejor termorregulación e intercambio gaseoso).
- Los genotipos examinados parientes silvestres de camote [*Ipomoea* series *Batatas* (Choisy) D. F. Austin] demostraron una clara diversidad en su respuesta fisiológica ante la inducción de memoria para desarrollar tolerancia al estrés hídrico.

VI. RECOMENDACIONES

Se recomienda incluir a las especies parientes silvestres del camote en futuros programas de mejoramiento del camote, debido a la clara diversidad genética en respuesta al estrés hídrico que este grupo desarrolla. Además, para trabajos futuros, se recomienda también realizar estudios de metabolómica para dilucidar qué metabolitos se activan o reprimen en el desarrollo de tolerancia al estrés hídrico inducida por memoria a corto plazo.

VII. BIBLIOGRAFÍA

- Abdelrahman, M., El-Sayed, M., Jogaiah, S., Burritt, D. J., & Tran, L.-S. P. (2017). The “STAY-GREEN” trait and phytohormone signaling networks in plants under heat stress. *Plant Cell Reports*, 36(7), 1009-1025. <https://doi.org/10.1007/s00299-017-2119-y>
- Agili, S., & Nyende, B. (2012). Selection, yield evaluation, drought tolerance indices of orange-flesh Sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) hybrid clone. *Journal of Nutrition & Food Sciences*, 02(03). <https://doi.org/10.4172/2155-9600.1000138>
- Ahmed, M., Qadeer, U., Ahmed, Z. I., & Hassan, F. (2016). Improvement of wheat (*Triticum aestivum*) drought tolerance by seed priming with silicon. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 62(3), 299-315. <https://doi.org/10.1080/03650340.2015.1048235>
- Amanullah. (2015). Specific leaf area and specific leaf weight in small grain crops wheat, rye, barley, and oats differ at various growth stages and NPK source. *Journal of Plant Nutrition*, 38(11), 1694-1708. <https://doi.org/10.1080/01904167.2015.1017051>
- Anderson, J. T., Sparks, J. P., & Geber, M. A. (2010). Phenotypic plasticity despite source-sink population dynamics in a long-lived perennial plant. *New Phytologist*, 188(3), 856-867. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03404.x>
- Arnon, D. I. (1949). Copper enzymes in isolated chloroplasts. Polyphenoloxidase en *Beta vulgaris*. *Plant Physiology*, 24(1), 1-15. <https://doi.org/10.1104/pp.24.1.1>
- Astegiano, E. D., Favaro, J. C., & Bouzo, C. A. (2001). Estimación del área foliar en distintos cultivares de tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill.) utilizando medidas foliares lineales. *Investigación agraria. Producción y protección vegetales*, 16(2), 249-256.
- Austin, D. F. (1978). The *Ipomoea batatas* Complex-I. Taxonomy. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 105(2), 114. <https://doi.org/10.2307/2484429>
- Austin, D. F. (1988). The taxonomy, evolution and genetic diversity of sweetpotatoes and related wild species. En *Exploration, Maintenance, and Utilization of Sweetpotato Genetic Resources* (pp. 27-60). Lima: International Potato Center (CIP).

- Austin, D. F., Jarret, R. L., & Johnson, R. W. (1993). *Ipomoea gracilis* R. Brown (Convolvulaceae) and its allies. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 120(1), 49. <https://doi.org/10.2307/2996663>
- Azia, F., & Stewart, K. A. (2001). Relationships between extractable chlorophyll and SPAD values in muskmelon leaves. *Journal of Plant Nutrition*, 24(6), 961-966. <https://doi.org/10.1081/PLN-100103784>
- Basu, S., Ramegowda, V., Kumar, A., & Pereira, A. (2016). Plant adaptation to drought stress. *F1000Research*, 5, 1554. <https://doi.org/10.12688/f1000research.7678.1>
- Biju, S., Fuentes, S., & Gupta, D. (2018). The use of infrared thermal imaging as a non-destructive screening tool for identifying drought-tolerant lentil genotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 127, 11-24. <https://doi.org/10.1016/j.plaphy.2018.03.005>
- Blum, A., Shpiler, L., Golan, G., & Mayer, J. (1989). Yield stability and canopy temperature of wheat genotypes under drought-stress. *Field Crops Research*, 22(4), 289-296. [https://doi.org/10.1016/0378-4290\(89\)90028-2](https://doi.org/10.1016/0378-4290(89)90028-2)
- Breda, N. J. J. (2003). Ground-based measurements of leaf area index: A review of methods, instruments and current controversies. *Journal of Experimental Botany*, 54(392), 2403-2417. <https://doi.org/10.1093/jxb/erg263>
- Bruce, T. J. A., Matthes, M. C., Napier, J. A., & Pickett, J. A. (2007). Stressful “memories” of plants: Evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, 173(6), 603-608. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.09.002>
- Buchanan-Wollaston, V., Earl, S., Harrison, E., Mathas, E., Navabpour, S., Page, T., & Pink, D. (2002). The molecular analysis of leaf senescence - a genomics approach: Molecular analysis of plant senescence. *Plant Biotechnology Journal*, 1(1), 3-22. <https://doi.org/10.1046/j.1467-7652.2003.00004.x>
- Buchanan-Wollaston, V., Page, T., Harrison, E., Breeze, E., Lim, P. O., Nam, H. G., ... Leaver, C. J. (2005). Comparative transcriptome analysis reveals significant differences in gene expression and signaling pathways between developmental and dark/starvation-induced senescence in Arabidopsis: Gene expression in different types of senescence. *The Plant Journal*, 42(4), 567-585. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2005.02399.x>

- Cabello, R., De Mendiburu, F., Bonierbale, M., Monneveux, P., Roca, W., & Chujoy, E. (2012). Large-Scale Evaluation of Potato Improved Varieties, Genetic Stocks and Landraces for Drought Tolerance. *American Journal of Potato Research*, *89*(5), 400-410. <https://doi.org/10.1007/s12230-012-9260-5>
- Cayón, M. G., El-Sharkawy, M. A., & Cadavid, L. F. (1997). Leaf gas exchange of cassava as affected by quality of planting material and water stress. *Photosynthetica*, *34*(3), 409-418. <https://doi.org/10.1023/A:1006868219162>
- Chaves, M. M. (2004). Mechanisms underlying plant resilience to water deficits: Prospects for water-saving agriculture. *Journal of Experimental Botany*, *55*(407), 2365-2384. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh269>
- Chaves, M. M., Maroco, J. P., & Pereira, J. S. (2003). Understanding plant responses to drought—From genes to the whole plant. *Functional Plant Biology*, *30*(3), 239. <https://doi.org/10.1071/FP02076>
- Choluj, D., Wiśniewska, A., Szafranski, K. M., Cebula, J., Gozdowski, D., & Podlaski, S. (2014). Assessment of the physiological responses to drought in different sugar beet genotypes in connection with their genetic distance. *Journal of Plant Physiology*, *171*(14), 1221-1230. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2014.04.016>
- Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J., & Farquhar, G. D. (2004). Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, *55*(407), 2447-2460. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh277>
- Conrath, U., Beckers, G. J. M., Flors, V., García-Agustín, P., Jakab, G., Mauch, F., ... Mauch-Mani, B. (2006). Priming: Getting Ready for Battle. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, *19*(10), 1062-1071. <https://doi.org/10.1094/MPMI-19-1062>
- De Leonardis, A. M., Marone, D., Mazzucotelli, E., Neffar, F., Rizza, F., Di Fonzo, N., ... Mastrangelo, A. M. (2007). Durum wheat genes up-regulated in the early phases of cold stress are modulated by drought in a developmental and genotype dependent manner. *Plant Science*, *172*(5), 1005-1016. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2007.02.002>
- De Souza, A. P., Massenbarg, L. N., Jaiswal, D., Cheng, S., Shekar, R., & Long, S. P. (2017). Rooting for cassava: Insights into photosynthesis and associated physiology as a

- route to improve yield potential. *New Phytologist*, 213(1), 50-65.
<https://doi.org/10.1111/nph.14250>
- Dwyer, L. M., Tollenaar, M., & Houwing, L. (1991). A nondestructive method to monitor leaf greenness in corn. *Canadian Journal of Plant Science*, 71(2), 505-509.
<https://doi.org/10.4141/cjps91-070>
- Eserman, L. A., Tiley, G. P., Jarret, R. L., Leebens-Mack, J. H., & Miller, R. E. (2014). Phylogenetics and diversification of morning glories (tribe Ipomoeae, Convolvulaceae) based on whole plastome sequences. *American Journal of Botany*, 101(1), 92-103. <https://doi.org/10.3732/ajb.1300207>
- Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO) (2017). FAOSTAT Database. Recuperado de <http://www.fao.org/faostat/es/#data/QC>
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, 40(1), 503-537. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443>
- Farquhar, G. D., O'Leary, M. H., & Berry, J. A. (1982). On the relationship between carbon isotope discrimination and the intercellular carbon dioxide concentration in leaves. *Functional Plant Biology*, 9(2), 121. <https://doi.org/10.1071/PP9820121>
- Feuillet, C., Langridge, P., & Waugh, R. (2008). Cereal breeding takes a walk on the wild side. *Trends in Genetics*, 24(1), 24-32. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2007.11.001>
- Fischer, R. A., & Maurer, R. (1978). Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian Journal of Agricultural Research*, 29(5), 897. <https://doi.org/10.1071/AR9780897>
- Flexas, J., Gallé, A., Galmés, J., Ribas-Carbo, M., & Medrano, H. (2012). The response of photosynthesis to soil water stress. En R. Aroca (Ed.), *Plant Responses to Drought Stress* (pp. 129-144). https://doi.org/10.1007/978-3-642-32653-0_5
- Gajanayake, B., Raja Reddy, K., & Shankle, M. W. (2015). Quantifying Growth and Developmental Responses of Sweetpotato to Mid- and Late-Season Temperature. *Agronomy Journal*, 107(5), 1854. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0545>
- Gan, S., & Amasino, R. M. (1997). Making sense of senescence (molecular genetic regulation and manipulation of leaf senescence). *Plant Physiology*, 113(2), 313-319. <https://doi.org/10.1104/pp.113.2.313>

- Gichuki, S. T., Berenyi, M., Zhang, D., Hermann, M., Schmidt, J., Glossl, J., & Burg, K. (2003). Genetic diversity in sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] in relationship to geographic sources as assessed with RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, *50*, 429–437. <https://doi.org/10.1023/a:1023998522845>
- Guarino, L., & Lobell, D. B. (2011). A walk on the wild side. *Nature Climate Change*, *1*(8), 374-375. <https://doi.org/10.1038/nclimate1272>
- Guttieri, M. J., Stark, J. C., O'Brien, K., & Souza, E. (2001). Relative sensitivity of spring wheat grain yield and quality parameters to moisture deficit. *Crop Science*, *41*(2), 327. <https://doi.org/10.2135/cropsci2001.412327x>
- Harlan, J. R., & de Wet, J. M. J. (1971). Toward a rational classification of cultivated plants. *Taxon*, *20*(4), 509. <https://doi.org/10.2307/1218252>
- Hatfield, J. L. (1983). The utilization of thermal infrared radiation measurements from grain sorghum crops as a method of assessing their irrigation requirements. *Irrigation Science*, *3*(4), 259-268. <https://doi.org/10.1007/BF00272841>
- Hirayama, M., Wada, Y., & Nemoto, H. (2006). Estimation of drought tolerance based on leaf temperature in upland rice breeding. *Breeding Science*, *56*(1), 47-54. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.56.47>
- Hörtensteiner, S., & Lee, D. W. (2018). Chlorophyll catabolism and leaf coloration. En J. A. Roberts (Ed.), *Annual Plant Reviews online* (pp. 12-38). <https://doi.org/10.1002/9781119312994.apr0263>
- Hsiao, T. C. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, *24*(1), 519-570. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.24.060173.002511>
- Hussain, H. A., Men, S., Hussain, S., Chen, Y., Ali, S., Zhang, S., ... Wang, L. (2019). Interactive effects of drought and heat stresses on morpho-physiological attributes, yield, nutrient uptake and oxidative status in maize hybrids. *Scientific Reports*, *9*(1), 3890. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-40362-7>
- Iwanaga, M. (1988). Use of wild germplasm for sweetpotato breeding. En *Exploration, Maintenance and Utilization of Sweetpotato Genetic Resources* (pp. 199-210). Lima: International Potato Center (CIP).

- Jackson, R. D., Reginato, R. J., & Idso, S. B. (1977). Wheat canopy temperature: A practical tool for evaluating water requirements. *Water Resources Research*, 13(3), 651-656. <https://doi.org/10.1029/WR013i003p00651>
- Jakab, G., Ton, J., Flors, V., Zimmerli, L., Métraux, J.-P., & Mauch-Mani, B. (2005). Enhancing Arabidopsis Salt and Drought Stress Tolerance by Chemical Priming for Its Abscisic Acid Responses. *Plant Physiology*, 139(1), 267-274. <https://doi.org/10.1104/pp.105.065698>
- Jangpromma, N., Songsri, P., Thammastiri, S., & Jaisil, P. (2010). Rapid assessment of chlorophyll content in sugarcane using a SPAD chlorophyll meter across different water stress conditions. *Asian Journal of Plant Sciences*, 9(6), 368-374. <https://doi.org/10.3923/ajps.2010.368.374>
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En A. J. Haverkort & D. K. L. MacKerron (Eds.), *Potato Ecology And modelling of crops under conditions limiting growth* (Vol. 3, pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- Jisha, K. C., Vijayakumari, K., & Puthur, J. T. (2013). Seed priming for abiotic stress tolerance: An overview. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(5), 1381-1396. <https://doi.org/10.1007/s11738-012-1186-5>
- Khoury, C. K., Heider, B., Castañeda-Álvarez, N. P., Achicanoy, H. A., Sosa, C. C., Miller, R. E., ... Struik, P. C. (2015). Distributions, ex situ conservation priorities, and genetic resource potential of crop wild relatives of sweetpotato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam., I. Series *Batatas*]. *Frontiers in Plant Science*, 6. <https://doi.org/10.3389/fpls.2015.00251>
- Komaki, K. (2004). Valor reproductivo de especies silvestres estrechamente relacionadas con el camote. *Taller internacional sobre producción, utilización y desarrollo de camote. Mokpo Agricultural E*, 164-172.
- Legg, B. J., Day, W., Lawlor, D. W., & Parkinson, K. J. (1979). The effects of drought on barley growth: Models and measurements showing the relative importance of leaf area and photosynthetic rate. *The Journal of Agricultural Science*, 92(3), 703-716. <https://doi.org/10.1017/S0021859600053958>

- Lejeune, M., & Caliński, T. (2000). Canonical Analysis Applied to Multivariate Analysis of Variance. *Journal of Multivariate Analysis*, 72(1), 100-119. <https://doi.org/10.1006/jmva.1999.1852>
- Levitt, J. (1980). *Responses of plants to environmental stresses* (2d ed). New York: Academic Press.
- Li, R., Guo, P., Michael, B., Stefania, G., & Salvatore, C. (2006). Evaluation of chlorophyll content and fluorescence parameters as indicators of drought tolerance in barley. *Agricultural Sciences in China*, 5(10), 751-757. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(06\)60120-X](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(06)60120-X)
- Ling, Y., Serrano, N., Gao, G., Atia, M., Mokhtar, M., Woo, Y. H., ... Mahfouz, M. M. (2018). Thermopriming triggers splicing memory in Arabidopsis. *Journal of Experimental Botany*, 69(10), 2659-2675. <https://doi.org/10.1093/jxb/ery062>
- Lisar, S. Y., Motafakkerzad, R., Hossain, M. M., & Rahman, I. M. (2012). Water Stress in Plants: Causes, Effects and Responses. En I. Md. M. Rahman (Ed.), *Water Stress*. <https://doi.org/10.5772/39363>
- Low, J., Lynam, J., Lemaga, B., Crissman, C., Barker, I., Thiele, G., ... Andrade, M. (2009). Sweetpotato in Sub-Saharan Africa. En G. Loebenstein & G. Thottappilly (Eds.), *The Sweetpotato* (pp. 359-390). https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9475-0_16
- Maximov, N. A. (1929). *The plant in relation to water*. London: Allen and Unwin.
- Maxted, N., Ford-Lloyd, B. V., Jury, S., Kell, S., & Scholten, M. (2006). Towards a definition of a crop wild relative. *Biodiversity and Conservation*, 15(8), 2673-2685. <https://doi.org/10.1007/s10531-005-5409-6>
- McDonald, A. J. S., & Davies, W. J. (1996). Keeping in Touch: Responses of the Whole Plant to Deficits in Water and Nitrogen Supply. En *Advances in Botanical Research* (Vol. 22). United States: Academic Press Limited.
- McDonald, J. A., & Austin, D. F. (1990). Changes and Additions in *Ipomoea* Section *Batatas* (Convolvulaceae). *Brittonia*, 42(2), 116. <https://doi.org/10.2307/2807625>
- Medrano, H. (2002). Regulation of photosynthesis of C3 plants in response to progressive drought: Stomatal conductance as a reference parameter. *Annals of Botany*, 89(7), 895-905. <https://doi.org/10.1093/aob/mcf079>

- Morgan, J. M. (1984). Osmoregulation and Water Stress in Higher Plants. *Annual Review of Plant Physiology*, 35(1), 299-319.
<https://doi.org/10.1146/annurev.pp.35.060184.001503>
- Motsa, N. M., Modi, A. T., Mabhaudhi, T., & Mabhaudhi, T. (2015). Sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) as a drought tolerant and food security crop. *South African Journal of Science*, Volume 111(Number 11/12).
<https://doi.org/10.17159/sajs.2015/20140252>
- Munné-Bosch, S., & Alegre, L. (2004). Die and let live: Leaf senescence contributes to plant survival under drought stress. *Functional Plant Biology*, 31(3), 203.
<https://doi.org/10.1071/FP03236>
- Mwanga, R. O. M., & Ssemakula, G. (2011). Orange-fleshed sweetpotatoes for food, health and wealth in Uganda. *International Journal of Agricultural Sustainability*, 9(1), 42-49. <https://doi.org/10.3763/ijas.2010.0546>
- Nemeskéri, E., & Helyes, L. (2019). Physiological Responses of Selected Vegetable Crop Species to Water Stress. *Agronomy*, 9(8), 447.
<https://doi.org/10.3390/agronomy9080447>
- Nimmakayala, P., Vajja, G., & Reddy, U. K. (2011). *Ipomoea*. En C. Kole (Ed.), *Wild Crop Relatives: Genomic and Breeding Resources* (pp. 123-132).
https://doi.org/10.1007/978-3-642-21102-7_7
- O'Leary, M. H. (1988). Carbon isotopes in photosynthesis. *BioScience*, 38(5), 328-336.
<https://doi.org/10.2307/1310735>
- Osakabe, Y., Osakabe, K., Shinozaki, K., & Tran, L.-S. P. (2014). Response of plants to water stress. *Frontiers in Plant Science*, 5. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00086>
- Peñuelas, J., Savé, R., Marfà, O., & Serrano, L. (1992). Remotely measured canopy temperature of greenhouse strawberries as indicator of water status and yield under mild and very mild water stress conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 58(1-2), 63-77. [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(92\)90111-G](https://doi.org/10.1016/0168-1923(92)90111-G)
- Pereyra-Irujo, G. A., Velázquez, L., Granier, C., & Aguirrezábal, L. A. N. (2007). A method for drought tolerance screening in sunflower. *Plant Breeding*, 126(4), 445-448.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2007.01375.x>

- Production Systems and Environment (PSE), & International Potato Center (CIP). (2013). *Protocol for Designing and Conducting Potato Field Experiments for Modeling Purposes*. <https://doi.org/10.4160/9789290604303>
- Prohens, J., Gramazio, P., Plazas, M., Dempewolf, H., Kilian, B., Díez, M. J., ... Vilanova, S. (2017). Introgressiomics: A new approach for using crop wild relatives in breeding for adaptation to climate change. *Euphytica*, 213(7). <https://doi.org/10.1007/s10681-017-1938-9>
- Puangbut, D., Jogloy, S., Vorasoot, N., Akkasaeng, C., Kesmalac, T., & Patanothai, A. (2009). Variability in yield responses of peanut (*Arachis hypogaea* L.) genotypes under early season drought. *Asian Journal of Plant Sciences*, 8(4), 254-264. <https://doi.org/10.3923/ajps.2009.254.264>
- Qin, J., Bian, C., Liu, J., Zhang, J., & Jin, L. (2019). An efficient greenhouse method to screen potato genotypes for drought tolerance. *Scientia Horticulturae*, 253, 61-69. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2019.04.017>
- Quirino, B. F., Noh, Y.-S., Himelblau, E., & Amasino, R. M. (2000). Molecular aspects of leaf senescence. *Trends in Plant Science*, 5(7), 278-282. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01655-1](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01655-1)
- R Core Team. (2019). R: A language and environment for statistical computing (Versión 3.6.0). Recuperado de <https://www.R-project.org/>
- Ramamoorthy, P., Lakshmanan, K., Upadhyaya, H. D., Vadez, V., & Varshney, R. K. (2017). Root traits confer grain yield advantages under terminal drought in chickpea (*Cicer arietinum* L.). *Field Crops Research*, 201, 146-161. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2016.11.004>
- 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? *Journal of Agronomy and Crop Science*, 201(6), 410-418. <https://doi.org/10.1111/jac.12119>
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Rens, L. R., Rolando, J. L., Palacios, S., De Mendiburu, F., ... Quiroz, R. (2016). Defining biological thresholds associated to plant water status for monitoring water restriction effects: Stomatal conductance and photosynthesis

- recovery as key indicators in potato. *Agricultural Water Management*, 177, 369-378.
<https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.028>
- Ramírez, D. A., Rolando, J. L., Yactayo, W., Monneveux, P., Mares, V., & Quiroz, R. (2015). Improving potato drought tolerance through the induction of long-term water stress memory. *Plant Science*, 238, 26-32.
<https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2015.05.016>
- Ramírez, D. A., Yactayo, W., Gutiérrez, R., Mares, V., De Mendiburu, F., Posadas, A., & Quiroz, R. (2014). Chlorophyll concentration in leaves is an indicator of potato tuber yield in water-shortage conditions. *Scientia Horticulturae*, 168, 202-209.
<https://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.01.036>
- Rashid, A., Stark, J. C., Tanveer, A., & Mustafa, T. (1999). Use of canopy temperature measurements as a screening tool for drought tolerance in spring wheat. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 182(4), 231-238. <https://doi.org/10.1046/j.1439-037x.1999.00335.x>
- Rinza, J., Ramírez, D. A., García, J., de Mendiburu, F., Yactayo, W., Barreda, C., ... Quiroz, R. (2019). Infrared Radiometry as a Tool for Early Water Deficit Detection: Insights into Its Use for Establishing Irrigation Calendars for Potatoes Under Humid Conditions. *Potato Research*, 62(2), 109-122. <https://doi.org/10.1007/s11540-018-9400-5>
- Rivero, R. M., Kojima, M., Gepstein, A., Sakakibara, H., Mittler, R., Gepstein, S., & Blumwald, E. (2007). Delayed leaf senescence induces extreme drought tolerance in a flowering plant. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(49), 19631-19636. <https://doi.org/10.1073/pnas.0709453104>
- Rolando, J. L., Ramírez, D. A., Yactayo, W., Monneveux, P., & Quiroz, R. (2015). Leaf greenness as a drought tolerance related trait in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Environmental and Experimental Botany*, 110, 27-35.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2014.09.006>
- Roullier, C., Duputié, A., Wennekes, P., Benoit, L., Fernández Bringas, V. M., Rossel, G., ... Lebot, V. (2013). Disentangling the origins of cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *PLoS ONE*, 8(5), e62707.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062707>

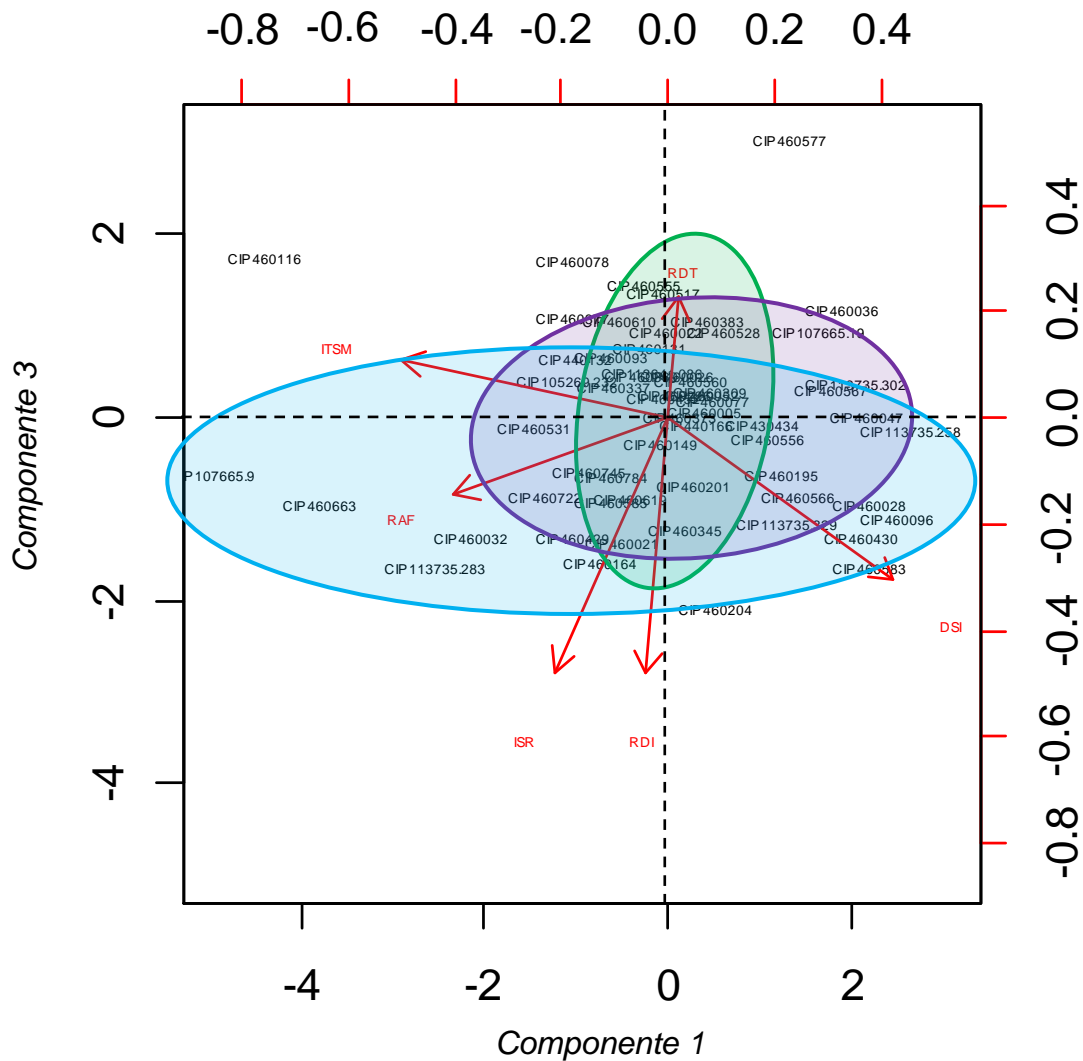
- Ruelland, E., Vaultier, M.-N., Zachowski, A., & Hurry, V. (2009). Chapter 2 Cold Signalling and Cold Acclimation in Plants. En *Advances in Botanical Research* (Vol. 49, pp. 35-150). [https://doi.org/10.1016/S0065-2296\(08\)00602-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2296(08)00602-2)
- Schafleitner, R., Tincopa, L. R., Palomino, O., Rossel, G., Robles, R. F., Alagon, R., ... Simon, R. (2010). A sweetpotato gene index established by de novo assembly of pyrosequencing and Sanger sequences and mining for gene-based microsatellite markers. *BMC Genomics*, *11*(1), 604. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-11-604>
- Schulze, R. (2011). Approaches towards practical adaptive management options for selected water-related sectors in South Africa in a context of climate change. *Water SA*, *37*(5). <https://doi.org/10.4314/wsa.v37i5.1>
- Serrano, N., Ling, Y., Bahieldin, A., & Mahfouz, M. M. (2019). Thermopriming reprograms metabolic homeostasis to confer heat tolerance. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-018-36484-z>
- Shao, H.-B., Chu, L.-Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C.-X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies*, *331*(3), 215-225. <https://doi.org/10.1016/j.crv.2008.01.002>
- Sharma, S., Upadhyaya, H. D., Varshney, R. K., & Gowda, C. L. L. (2013). Pre-breeding for diversification of primary gene pool and genetic enhancement of grain legumes. *Frontiers in Plant Science*, *4*. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00309>
- Sio-Se Mardeh, A., Ahmadi, A., Poustini, K., & Mohammadi, V. (2006). Evaluation of drought resistance indices under various environmental conditions. *Field Crops Research*, *98*(2-3). <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2006.02.001>
- Sneath, P. H. A., & Sokal, R. R. (1973). *Numerical taxonomy: The principles and practice of numerical classification*. San Francisco: W. H. Freeman.
- Systat Software. (2008). SigmaPlot (Versión 11.0). Recuperado de www.systatsoftware.com
- Thapa, S., Jessup, K. E., Pradhan, G. P., Rudd, J. C., Liu, S., Mahan, J. R., ... Xue, Q. (2018). Canopy temperature depression at grain filling correlates to winter wheat yield in the U.S. Southern High Plains. *Field Crops Research*, *217*, 11-19. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.12.005>
- Thomas, H., & Howarth, C. J. (2000). Five ways to stay green. *Journal of Experimental Botany*, *51*(suppl_1), 329-337. https://doi.org/10.1093/jexbot/51.suppl_1.329

- Tourneux, C., Devaux, A., Camacho, M. R., Mamani, P., & Ledent, J.-F. (2003). Effects of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (I): Morphological parameters, growth and yield. *Agronomie*, 23(2), 169-179. <https://doi.org/10.1051/agro:2002079>
- Van der Mescht, A., De Ronde, J. A., & Rossouw, F. T. (1999). *Chlorophyll fluorescence and chlorophyll content as a measure of drought tolerance in potato* (Vol. 95).
- Walter, J., Nagy, L., Hein, R., Rascher, U., Beierkuhnlein, C., Willner, E., & Jentsch, A. (2011). Do plants remember drought? Hints towards a drought-memory in grasses. *Environmental and Experimental Botany*, 71(1), 34-40. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2010.10.020>
- Wilkin, P. (1999). A morphological cladistic analysis of the *Ipomoea* (Convolvulaceae). *Kew Bulletin*, 54(4), 853. <https://doi.org/10.2307/4111164>
- Wood, John R. I., Carine, M. A., Harris, D., Wilkin, P., Williams, B., & Scotland, R. W. (2015). *Ipomoea* (Convolvulaceae) in Bolivia. *Kew Bulletin*, 70(3). <https://doi.org/10.1007/s12225-015-9592-7>
- Wood, J.R.I., Muñoz-Rodríguez, P., Williams, B. W. M., & Scotland, R. W. (2019). A foundation monograph of *Ipomoea* (Convolvulaceae) in the New World. *PhytoKeys*, in press.
- Woolfe, J. A. (1992). *Sweet potato: An untapped food resource*. Cambridge, England: Cambridge University Press.
- Zhang, D., Cervantes, J., Huamán, Z., Carey, E., & Ghislain, M. (2000). Assessing genetic diversity of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars from tropical America using AFLP. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 47, 659–665. <https://doi.org/10.1023/A:1026520507223>
- Zhang, H., Mittal, N., Leamy, L. J., Barazani, O., & Song, B.-H. (2017). Back into the wild- Apply untapped genetic diversity of wild relatives for crop improvement. *Evolutionary Applications*, 10(1), 5-24. <https://doi.org/10.1111/eva.12434>
- Zhu, X.-G., Long, S. P., & Ort, D. R. (2008). What is the maximum efficiency with which photosynthesis can convert solar energy into biomass? *Current Opinion in Biotechnology*, 19(2), 153-159. <https://doi.org/10.1016/j.copbio.2008.02.004>

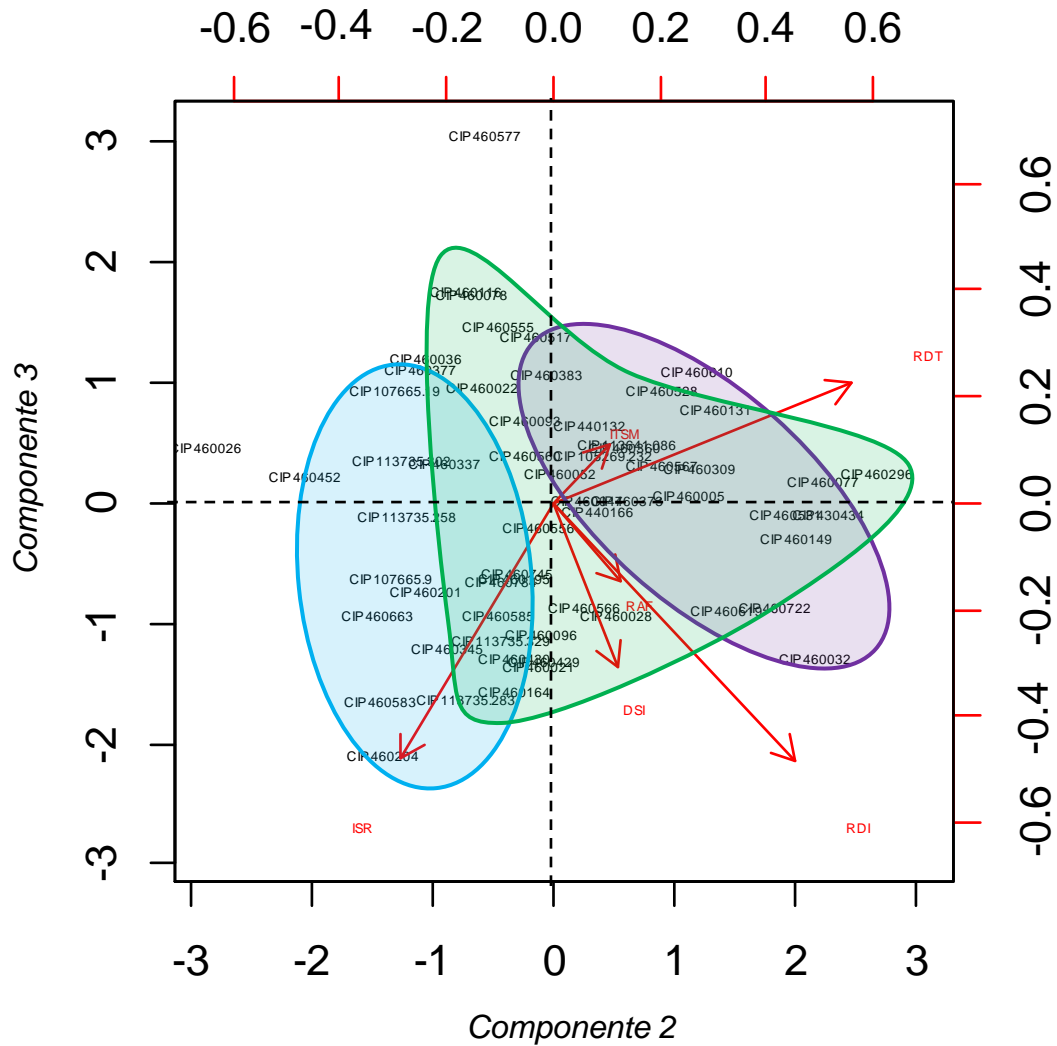
VIII. ANEXOS

Anexo 1: *Digital Object Identifier (DOI)* de las accesiones CIP utilizadas en el estudio

Código CIP	DOI	Código CIP	DOI
CIP 440132	10.18730/65R1	CIP 460373	10.18730/8355
CIP 440166	10.18730/66NY	CIP 460383	10.18730/83FF
CIP 113641.086	10.18730/SK7K=	CIP 460528	10.18730/87V7
CIP 105269.232	10.18730/SK7J\$	CIP 460531	10.18730/87YA
CIP 460345	10.18730/82AF	CIP 460026	10.18730/7V36
CIP 460585	10.18730/89GQ	CIP 460430	10.18730/84YS
CIP 460077	10.18730/7W75	CIP 460377	10.18730/8399
CIP 460360	10.18730/82SY	CIP 460745	10.18730/8BDA
CIP 460296	10.18730/80T4	CIP 460663	10.18730/8A9B
CIP 460164	10.18730/7Y5Y	CIP 460429	10.18730/84XR
CIP 460556	10.18730/88M*	CIP 460096	10.18730/7WKH
CIP 460555	10.18730/88KZ	CIP 460195	10.18730/7YSD
CIP 460149	10.18730/7XTK	CIP 460022	10.18730/7V03
CIP 460201	10.18730/7YZK	CIP 113735.258	10.18730/SK7N0
CIP 460583	10.18730/89EN	CIP 113735.283	10.18730/SK7P1
CIP 460452	10.18730/85MA	CIP 113735.302	10.18730/SK7Q2
CIP 460337	10.18730/8238	CIP 113735.329	10.18730/SK7R3
CIP 460610	10.18730/89QY	CIP 107665.9	10.18730/SK7MU
CIP 460204	10.18730/7Z2P	CIP 107665.19	10.18730/SK7H~
CIP 460619	10.18730/89T~	CIP 430434	10.18730/852X
CIP 460028	10.18730/7V58	CIP 460577	10.18730/898F
CIP 460036	10.18730/7VCF	CIP 460021	10.18730/7TZ2
CIP 460032	10.18730/7V9C	CIP 460560	10.18730/88RU
CIP 460566	10.18730/88Y5	CIP 460309	10.18730/817H
CIP 460567	10.18730/88Z6	CIP 460052	10.18730/7VSW
CIP 460005	10.18730/7THS	CIP 460093	10.18730/7WJG
CIP 460047	10.18730/7VNR	CIP 460517	10.18730/87H\$
CIP 460722	10.18730/8B0\$	CIP 460784	10.18730/8C1Y
CIP 460131	10.18730/7XE7	CIP 460078	10.18730/7W86
		CIP 460116	10.18730/7X5=



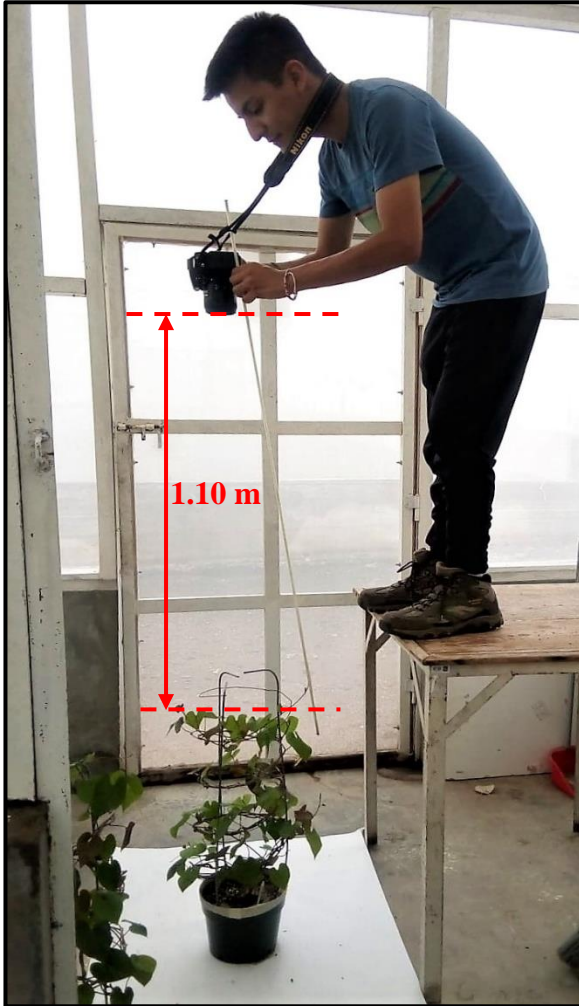
Anexo 2: Ordenamiento 2D (componente 1 y 3) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria y tolerancia al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente.



Anexo 3: Ordenamiento 2D (componente 2 y 3) de las 59 accesiones SP-CWR basados en el Análisis de Componentes Principales (PCA) para las variables descriptoras de memoria y tolerancia al estrés hídrico. Los grupos de color celeste, verde y morado contienen accesiones con floración temprana, floración tardía y sin floración respectivamente.

Anexo 4. Galería fotográfica

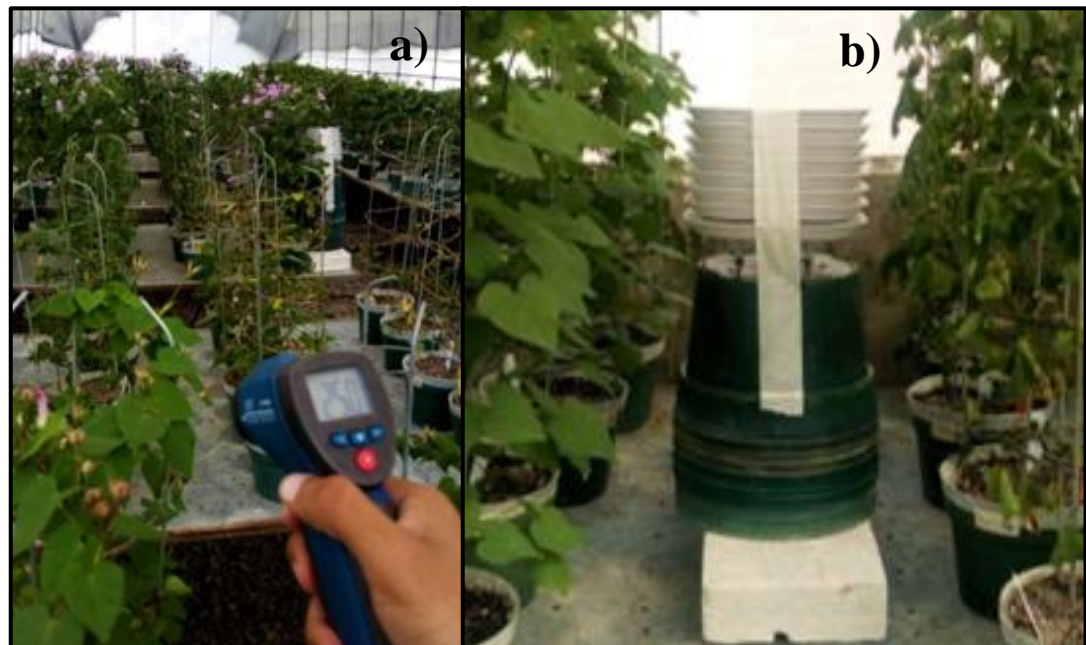
- a) Procedimiento para la toma de fotografías de las plantas para determinar el área foliar máxima.



- b) Determinación de la senescencia, a) procedimiento para medir la concentración de clorofila en las plantas, b) medidor de concentración de clorofila portátil SPAD-502 Plus.



- c) Determinación de la temperatura de a) la hoja con termómetro infrarrojo InfraRed Thermometer DT-882, y del b) aire circundante con HOBO U23 Pro v2 Temperature/Relative Humidity Data Logger para calcular el diferencial de temperatura (dT).



- d) Preparación de muestras de isótopos para su envío al Laboratorio de Isótopos Estables de la Universidad de California-Davis, EE. UU. a) secado de muestra compuesta de hojas, b) molino de bolas BMIX-100.



- e) Cosecha de biomasa aérea y radicular de los individuos para determinar el índice de susceptibilidad a la sequía (DSI).

