




Mitigación del déficit hídrico por aplicación de calcio en papa amarilla diploide (*Solanum tuberosum* L. grupo Phureja)

Water deficit mitigation by calcium application in yellow diploid potato (*Solanum tuberosum* L. group Phureja)

Wendy Tatiana Cárdenas Pira ^{1,2}, Liz Patricia Moreno Fonseca ^{1,3}, Luis Ernesto Rodríguez ^{1,4}.

¹Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá. Bogotá, Colombia. ² ✉ wtcardenasp@unal.edu.co

³ ✉ lpmorenof@unal.edu.co ⁴ ✉ lerodriguezmo@unal.edu.co



<https://doi.org/10.15446/acag.v72n1.93478>

2023 | 72-1 p 47-54 | ISSN 0120-2812 | e-ISSN 2323-0118 | Rec.: 2021-02-08 Acep.: 2023-09-12

Resumen

La variabilidad climática favorece la ocurrencia de sequías que disminuyen el rendimiento en cultivos de papa, por lo cual es necesario desarrollar estrategias para mitigar los efectos del déficit hídrico. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la aplicación de calcio (Ca) en parámetros fisiológicos y rendimiento de *Solanum tuberosum* L. grupo Phureja cultivar criolla Colombia bajo déficit hídrico. Tubérculos-semilla fueron sembrados en bolsas y mantenidos a capacidad de campo hasta el inicio de tuberización. Entre los 44 y 54 días después de siembra (dds), se realizaron aplicaciones edáficas (E) de: CaCl_2 de 3 y 4.5 g planta⁻¹; $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ de 4.5 y 7.0 g planta⁻¹ y $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{B}$ de 6.0 y 9.0 g planta⁻¹. También se realizó aplicación foliar de: CaCl_2 de 10 y 20 mM planta⁻¹; y $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ de 10 y 20 mM planta⁻¹. A los 55 dds las plantas fueron sometidas a riego continuo (BR) y déficit hídrico por suspensión de riego durante 7 días (DH). El DH redujo el contenido relativo de agua en un 22.1 %, el potencial hídrico foliar y el rendimiento en un 26.7 %, y aumentó la pérdida de electrolitos (97.3 %). Las plantas con CaCl_2 -20-F, CaCl_2 -4.5-E y $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -7-E, presentaron menor pérdida de electrolitos (<21.2 %), mayor contenido relativo de agua (>12.6 %) y rendimiento (>15.6 %), respecto a las plantas sin Ca. Esto indica una mitigación del estrés hídrico a nivel de la estabilidad de la membrana y el estado hídrico en aplicaciones edáficas y foliares de Ca, lo cual probablemente se relacione con sus funciones como molécula señalizadora.

Palabras clave: contenido relativo de agua, estabilidad de la membrana, potencial hídrico foliar, rendimiento en tubérculo, tuberización.

Abstract

Climate variability causes an increase in drought occurrence, which reduces tuber yield in potato. Therefore, it is necessary to develop strategies for mitigating the water deficit. The objective of this research was to assess the effect of calcium (Ca) applications on physiological parameters and yield of *Solanum tuberosum* L. group Phureja cultivar Criolla Colombia under water deficit. Seed tubers were planted in bags with soil irrigated at field capacity until tuber initiation. Between 44 and 54 days after sowing (das), Ca was applied in edaphic sources (E): 3 and 4.5 g plant⁻¹ CaCl_2 , 4.5 and 7 g plant⁻¹ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$, 6 and 9 g plant⁻¹ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2 + \text{B}$, and foliar (F): 10 and 20 mM plant⁻¹ CaCl_2 , and 10 and 20 mM plant⁻¹ $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$. At 55 das, the plants were subjected to two water regimes: well-watered (WW) and water deficit (WD) by irrigation suspension for 7 days. WD reduced the relative water content (22.1 %), leaf water potential and tuber yield (26.7%), while the electrolyte leakage increased (97.3 %). Plants with CaCl_2 -20-F, CaCl_2 -4.5-E and $\text{Ca}(\text{NO}_3)_2$ -7-E presented lower leakage increase (<21.2 %), and higher relative water content (>12.6 %) and tuber yield (>15.6 %), compared to plants without Ca. This indicates a water mitigation deficit at the level of membrane stability and a water status with edaphic and foliar Ca applications, which is probably related to its functions as signaling molecule.

Keywords: relative water content, membrane stability, leaf water potential, tuber yield, tuberization.

Introducción

El agua es esencial para la supervivencia de las plantas, por lo cual, el déficit hídrico limita el crecimiento y rendimiento de los cultivos (Tardieu *et al.*, 2018). Con la variabilidad climática se presenta una alteración en los patrones de precipitación que aumenta la frecuencia y duración de los periodos de sequía (Miranda-Apodaca *et al.*, 2018), cuyos efectos dependen de la especie, etapa fenológica y magnitud de la sequía, lo que implica riesgos para la seguridad alimentaria (Tardieu *et al.*, 2018).

En condiciones de déficit hídrico, las raíces responden a los cambios de humedad en el suelo, lo que aumenta la síntesis de ácido abscísico (ABA), que a su vez lleva al cierre estomático como una respuesta rápida para evitar la deshidratación (Gupta *et al.*, 2020). Por otro lado, la disminución de la conductancia estomática causa un desbalance entre las fases de la fotosíntesis debido a la restricción en la difusión de CO₂ (Kaur *et al.*, 2021) esto ocasiona un aumento en la producción de especies reactivas de oxígeno (ROS), que causan peroxidación lipídica de las membranas e incrementan su permeabilidad (Hossain *et al.*, 2012). También se presentan cambios en la partición de asimilados y en la reducción del tamaño de las hojas, lo que resulta en menor radiación interceptada (Wijewardana *et al.*, 2018).

Algunos compuestos usados para mitigar los efectos del déficit hídrico incluyen sustancias orgánicas e inorgánicas (Abdel-Rahman *et al.*, 2018). Estudios en varias especies han mostrado los efectos benéficos de la aplicación de calcio (Ca), pues incrementan la tolerancia al déficit hídrico (Hosseini *et al.*, 2019), lo cual ha sido asociado con el papel del Ca en vías de señalización en respuesta al estrés (Xu *et al.*, 2013). Además, el Ca participa en la fotosíntesis (Hochmal *et al.*, 2015), regula el movimiento estomático (Atif *et al.*, 2019), reduce la generación de ROS, aumenta los niveles de clorofilas, fortalece la estructura de la pared celular, facilita la absorción de otros nutrientes (Hosseini *et al.*, 2019) y mantiene la integridad de las membranas celulares (Guimarães *et al.*, 2011).

En *Zea mays* L. se ha reportado el incremento del potencial hídrico foliar, de la conductancia estomática y del rendimiento del grano con aplicación foliar de CaCl₂ en condiciones de sequía (Naeem *et al.*, 2018). En *Beta vulgaris* L. el tratamiento foliar con 540 g Ca ha⁻¹ antes de la sequía aumentó el contenido de magnesio en las hojas, los niveles de clorofila, la acumulación de biomasa y el rendimiento de la raíz tuberosa (Hosseini *et al.*, 2019).

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es un cultivo susceptible al déficit hídrico y este afecta drásticamente su rendimiento y calidad (Soltys-Kalina *et al.*, 2016); por otro lado, dicha susceptibilidad se

asocia con la presencia de un sistema radical de baja densidad y poco profundo (Wishart *et al.*, 2014), debido a ello, las etapas de emergencia e inicio de tuberización son las más afectadas (Ramírez *et al.*, 2016). La papa es el tercer cultivo de mayor consumo en el mundo y es fundamental para la seguridad alimentaria (Goyer, 2017). En este contexto y con el aumento en la ocurrencia de las sequías, producto del calentamiento global (Miranda-Apodaca *et al.*, 2018), es necesario encontrar estrategias de mitigación del estrés hídrico (Tigkas *et al.*, 2020).

Asimismo, se ha reportado que periodos sin suministro de agua mayores a 17 días en inicio de tuberización, en *S. tuberosum* L. grupo Phureja cultivar (cv) criolla Colombia, generan una disminución en el rendimiento mayor al 37 % (Ariza *et al.*, 2020). En papa son escasos los trabajos que evalúan el efecto de fuentes de Ca para mitigar el déficit hídrico, por tanto, el objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la aplicación de Ca, tanto edáfica como foliar, sobre parámetros fisiológicos y de rendimiento en condiciones de déficit hídrico en papa cv. criolla Colombia.

Materiales y métodos

Material vegetal y diseño experimental

Esta investigación se realizó entre junio y octubre de 2018 en invernadero (temperatura mínima: 6 °C-12 °C, temperatura máxima: 27 °C-38 °C; humedad relativa: 29 %-87 %) en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia - Sede Bogotá (4°38'10.1"N y 74°05'23.0"W). Los tubérculos-semillas de 4-6 cm de diámetro del cultivar criolla Colombia fueron sembrados en bolsas plásticas con 7 kg de suelo franco-arenoso, pH: 5. Se realizó fertilización edáfica a la siembra con base en el análisis de suelo (franco-arenoso, pH: 5.0, CICE: 5.71 meq 100g⁻¹, Ca: 3.03 meq 100g⁻¹, Mg: 1.2 meq 100g⁻¹ y K: 0.39 meq 100g⁻¹) aplicando 20 g planta⁻¹ de fertilizante compuesto NPK (10-20-30).

A los 45 días después de siembra (dds) se realizó la aplicación de forma edáfica de Ca como un suplemento adicional al requerimiento del cultivo, en las siguientes formulaciones: CaCl₂ de 3 y 4.5 g planta⁻¹, Ca(NO₃)₂ de 4.5 y 7.0 g planta⁻¹ y de Ca(NO₃)₂ + B de 6.0 y 9.0 g planta⁻¹, y se fraccionaron estas dosis en dos momentos (45 y 50 dds). Asimismo, se aplicó Ca foliar correspondiente a CaCl₂ de 10 y 20 mM planta⁻¹, y Ca(NO₃)₂ de 10 y 20 mM planta⁻¹ a los 46, 48, 50, 52 y 54 dds (Tabla 1).

Para la aspersión foliar se adicionó coadyuvante (poliéter polimetilsiloxano copolímero: 1019.21 g/L) y se asperjaron 130 ml de solución por planta. El suelo se mantuvo a capacidad de campo hasta el inicio de la etapa de tuberización (55 dds), cuando

Tabla 1. Tratamientos (T) con aplicaciones edáficas (E) y foliares (F) de Ca en plantas de *S. tuberosum* L. grupo Phureja cv. criolla Colombia sometidas a déficit hídrico

Fuente de Calcio	Dosis	Forma de Aplicación	Abreviación
NSA	-	-	BR
NSA	-	-	DH
CaCl ₂	3 g planta ⁻¹	E	CaCl ₂ -3-E
CaCl ₂	4.5 g planta ⁻¹	E	CaCl ₂ -4.5-E
Ca(NO ₃) ₂	4.5 g planta ⁻¹	E	Ca(NO ₃) ₂ -4.5-E
Ca(NO ₃) ₂	7 g planta ⁻¹	E	Ca(NO ₃) ₂ -7-E
Ca(NO ₃) ₂ + B	6 g planta ⁻¹	E	Ca(NO ₃) ₂ + B-6-E
Ca(NO ₃) ₂ + B	9 g planta ⁻¹	E	Ca(NO ₃) ₂ + B-9-E
CaCl ₂	10 mM planta ⁻¹	F	CaCl ₂ -10-F
CaCl ₂	20 mM planta ⁻¹	F	CaCl ₂ -20-F
Ca(NO ₃) ₂	10 mM planta ⁻¹	F	Ca(NO ₃) ₂ -10-F
Ca(NO ₃) ₂	20 mM planta ⁻¹	F	Ca(NO ₃) ₂ -20-F

NSA: no se aplicó suplemento de Ca; DH: déficit hídrico por siete días; BR: riego continuo.

fueron sometidas a dos regímenes hídricos: i) riego continuo (BR) y ii) déficit hídrico por suspensión de riego durante siete días (DH). Al finalizar el periodo de estrés hídrico se reinició el riego hasta el final del ciclo del cultivo.

Se utilizó un diseño completamente aleatorizado, con cuatro plantas por unidad experimental. Los tratamientos se muestran en la Tabla 1. Las mediciones de variables fisiológicas se realizaron durante el periodo de déficit hídrico y en el periodo de recuperación, cuatro días después de iniciar el riego (ddr), sobre el foliolo terminal de una hoja completamente expandida del tercio superior de la planta.

Estado hídrico foliar

El estado hídrico foliar se determinó a través del contenido relativo de agua (CRA) y del potencial hídrico foliar (Ψ_h) en horario entre las 3:00-5:00 a.m. Para determinar el CRA se tomó el peso fresco (Pf), el peso a saturación hídrica (Psh) y el peso seco (Ps) de un foliolo, y luego se aplicó la fórmula: (Pieczynski *et al.* 2013). Las diferencias presentadas en magnitud entre los tratamientos con DH y las plantas BR fueron calculadas para determinar el tipo de estrés presentado de acuerdo con Hsiao (1973). El Ψ_h se midió con una bomba de presión de Scholander (Model 615 PMS Instrument Co., Albany, USA).

Estabilidad de las membranas

La estabilidad de las membranas se determinó mediante la pérdida de electrolitos (PE), siguiendo a Savić *et al.* (2012), con algunas modificaciones. Se tomaron 10 discos de hoja de 5 mm de diámetro, se colocaron en 10 ml de agua desionizada y luego de seis horas de incubación, se determinó la conductividad eléctrica inicial (EC_1) con un conductímetro (HI 9835 Hanna®-ICT, SL). Posteriormente, las muestras se calentaron por 15 min a 100 °C, se dejaron enfriar a temperatura ambiente y se determinó la conductividad eléctrica final (EC_2), la PE se calculó como: .

Rendimiento

El rendimiento se determinó al final del ciclo del cultivo (110 dds) en seis plantas por tratamiento, a través del número y peso fresco de tubérculos por planta.

Análisis de datos

Los resultados se analizaron con el software SAS 9.4 mediante el procedimiento Proc Mixed con medias repetidas en el tiempo, previa revisión de estructuras para la matriz de error, seleccionando el modelo de Simetría Compuesta por mejor ajuste, de acuerdo con el criterio BIC. Las variables de rendimiento se evaluaron con ANOVA en una vía. Previa verificación de supuestos de normalidad y del efecto de los tratamientos, se determinó mediante la prueba de comparación múltiple de Tukey ($p \leq 0.05$).

Resultados

Estado hídrico foliar

A los 4 ddt las plantas BR, Ca(NO₃)₂+B-9-E y Ca(NO₃)₂-4.5 presentaron CRA entre 86.2 y 92.4 %, mientras que los demás tratamientos registraron valores inferiores a 82.7 %. El CRA se redujo en 21.7 % en plantas con DH respecto a las plantas BR a los 7 ddt, sin embargo, el pretratamiento con Ca permitió mantener el CRA a valores superiores (>76.5 %), con mayor porcentaje de aumento para CaCl₂-20-F (17.92 %), Ca(NO₃)₂-20-F (14.77 %), CaCl₂-3-E (12.68 %) y CaCl₂-4.5-E (12.27 %) en comparación con las plantas DH sin Ca. Después de la rehidratación el CRA presentó valores superiores a 85.6 % para todos los tratamientos (Figura 1).

El Ψ_h disminuyó con el aumento del periodo de déficit hídrico, en el cual fue significativa la interacción tratamiento (T) día (D) ($p < 0.0001$). El primer día, tras la suspensión hídrica, se presentaron valores entre -0.45 y -0.63 MPa para los tratamientos BR y Ca(NO₃)₂-4.5-E, respectivamente. A los 4 ddt, las

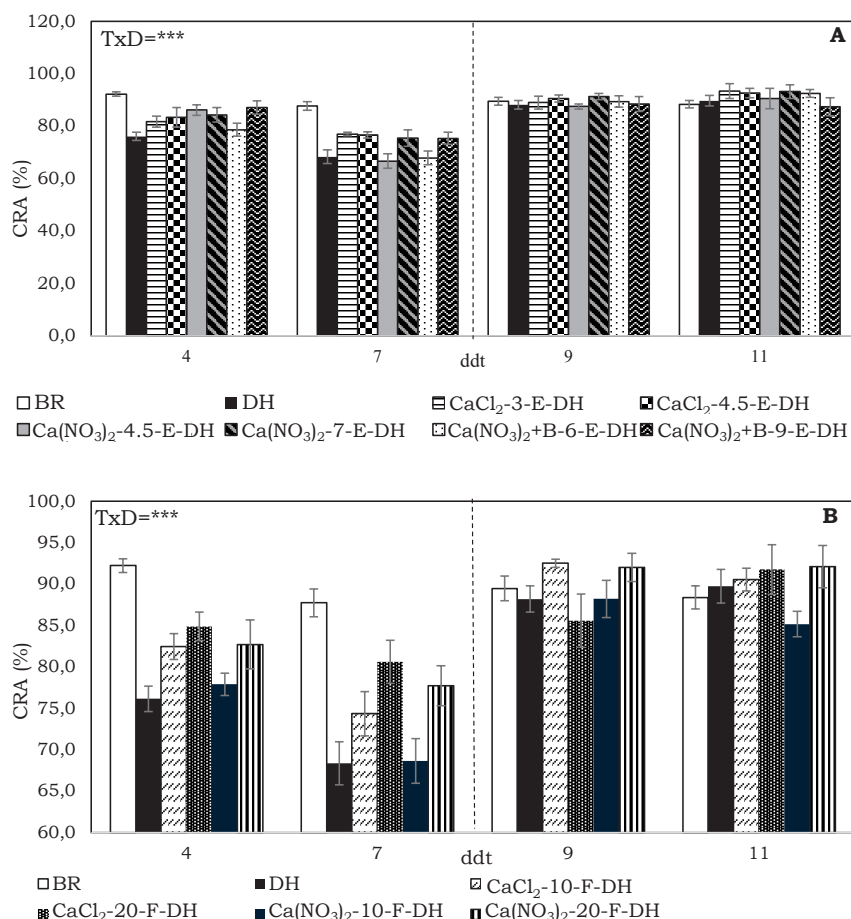


Figura 1. Contenido relativo de agua (CRA) de plantas de *S. tuberosum* L. grupo Phureja cv. criolla Colombia, bien regadas (BR) o con déficit hídrico (DH), sin y con aplicación de Ca de forma (A) edáfica (E): CaCl₂ (3 g planta⁻¹), CaCl₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (7 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ + B (6 g planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ + B (9 g planta⁻¹), y (B) foliar (F): CaCl₂ (10 mM planta⁻¹), CaCl₂ (20 mM planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (10 mM planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ (20 mM planta⁻¹). n= 4. La línea punteada vertical indica el inicio del riego (7 ddt). Las barras se presentan con la desviación estándar. Los valores de probabilidad obtenidos del modelo lineal mixto generalizado indican significancia a P≤0.001 (***).

plantas con DH presentaron potenciales cercanos a -1 MPa, con excepción de los tratamientos BR (-0.41 MPa) y CaCl₂-10-F (-0.64 MPa). Al finalizar el periodo de déficit hídrico, el Ψ_h alcanzó -1.5 MPa para DH y los tratamientos con suplemento de Ca (DH-Ca). Después de la rehidratación todos los tratamientos alcanzaron valores cercanos a -0.5 MPa (Figura 2).

Estabilidad de las membranas

A los 4 ddt la PE en plantas con DH fue de 17.9 % y a los 7 ddt de 27.34 %, sin embargo, la aplicación de Ca redujo la PE significativamente con Ca(NO₃)₂-20-F (16.1 %), Ca(NO₃)₂-7-E (21.7 %), Ca(NO₃)₂+B-9-E (35.6 %) y CaCl₂-20-F (38.8 %) a los 7 ddt, respecto a las plantas de DH sin Ca. A 2 dds, la PE disminuyó presentando valores cercanos a 20 % en las plantas con DH y DH-Ca, mientras que a los 4 ddr alcanzó valores entre 13-18 % similares a las plantas BR (Figura 3).

Rendimiento

Las plantas BR presentaron en promedio 19 tubérculos con peso fresco de 143.99±30.16 g planta⁻¹. En los demás tratamientos, al presentarse una menor disponibilidad de agua (Figura 1) y mayor pérdida de electrolitos (Figura 3), se redujo el rendimiento del tubérculo en peso fresco, mas no el número de tubérculos por planta (Tabla 2). La reducción en el rendimiento en las plantas con DH fue del 26.7 % en comparación con BR; no obstante, con la aplicación de CaCl₂-20-F, Ca(NO₃)₂-20-F, Ca(NO₃)₂-7-E, CaCl₂-4.5-E, Ca(NO₃)₂+B-6-E y Ca(NO₃)₂+B-9-E, se reportó la menor reducción en el rendimiento (4.7-15.3 %) (Tabla 2).

Discusión

El déficit hídrico afecta negativamente el rendimiento y calidad del tubérculo en papa (Soltys-Kalina *et al.*, 2016). Debido al cambio climático se espera que los eventos de estrés hídrico se presenten con una alta

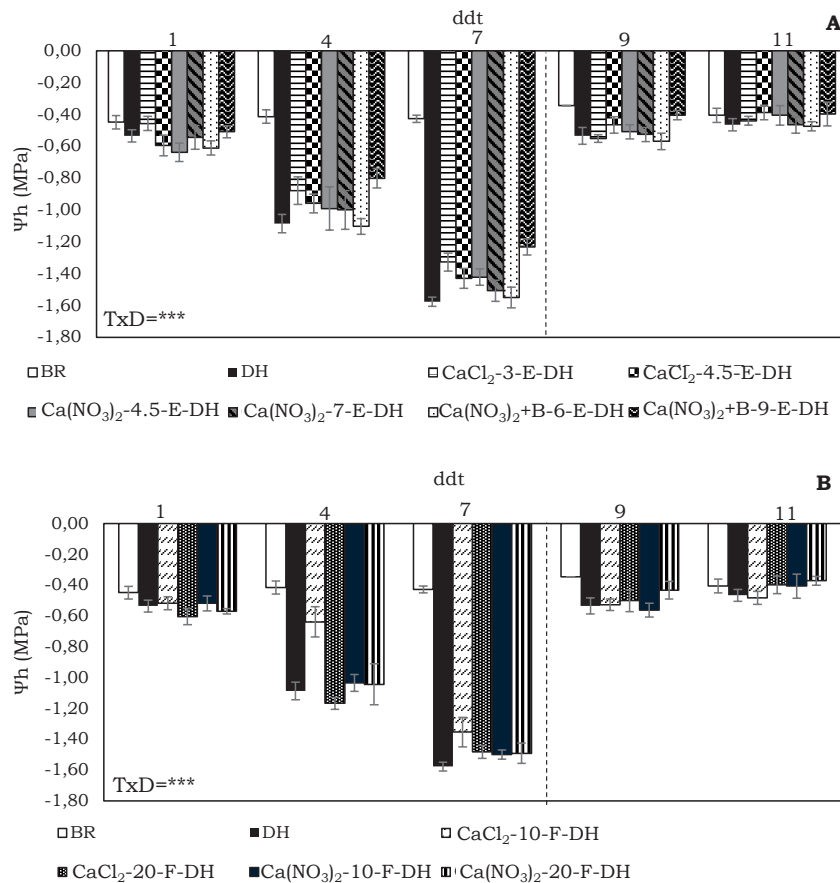


Figura 2. Potencial hídrico foliar (Ψ_h) de plantas de *S. tuberosum* L. grupo Phureja cv. criolla Colombia, bien regadas (BR) o con déficit hídrico (DH) sin y con aplicación de Ca de forma **(A)** edáfica (E): CaCl₂ (3 g planta⁻¹), CaCl₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (7 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ + B (6 g planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ + B (9 g planta⁻¹), y **(B)** foliar (F): CaCl₂ (10 mM planta⁻¹), CaCl₂ (20 mM planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (10 mM planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ (20 mM planta⁻¹). n= 4. La línea punteada vertical indica el inicio del riego (7 ddt). Las barras se presentan con la desviación estándar. Los valores de probabilidad obtenidos del modelo lineal mixto generalizado indican significancia a $P \leq 0.001$ (***)

frecuencia (Miranda-Apodaca *et al.*, 2018), por lo cual, es necesario identificar estrategias de manejo que eviten la reducción del rendimiento en el cultivo de papa. En esta investigación las aplicaciones, tanto foliares como edáficas de algunas fuentes de Ca, aliviaron los efectos del déficit hídrico en plantas de papa cv. criolla Colombia, al mejorar el estado hídrico foliar y la estabilidad de las membranas.

En el CRA se observó que las plantas con DH -Ca(NO₃)₂-4.5-E, Ca(NO₃)₂+B-6-E y Ca(NO₃)₂-10-F, presentaron una disminución mayor al 20 % respecto a las plantas BR, lo que corresponde a un déficit hídrico severo a los 7 ddt. Asimismo, a los 7 ddt el CRA fue inferior a 75 % para los tratamientos de Ca(NO₃)₂-4.5-E (66.7 %), Ca(NO₃)₂+B-6-E (67.9 %), DH (68.9 %), Ca(NO₃)₂-10-F (70.7 %) y CaCl₂-10-F (74.3%), lo que sugiere un efecto negativo en la fotosíntesis (Lawlor y Cornic, 2002). Los demás tratamientos con DH presentaron una disminución en el CRA entre el 10 y 20 % respecto a las plantas BR, lo que corresponde a un déficit hídrico moderado según la

escala propuesta por Hsiao (1973). Las alteraciones en el balance hídrico de la planta observadas en el CRA, causan la reducción del potencial de turgor y, por tanto, de la conductancia estomática (Anjum *et al.*, 2011), lo que limita el crecimiento de las plantas (Harb *et al.*, 2010).

La disminución en el Ψ_h con aplicación de CaCl₂-20-F y Ca(NO₃)₂-20-F, CaCl₂-3-E y CaCl₂-4.5-E (Figura 2), asociada a un CRA mayor en comparación con las plantas DH sin Ca (Figura 1), podría deberse con la síntesis de osmolitos, lo cual fue reportado en esta variedad en condiciones de déficit hídrico (Ariza *et al.*, 2020). El Ca favorece el ajuste osmótico por su participación en vías de señalización en respuesta a estrés (Atif *et al.*, 2019), lo que incrementa la concentración de osmolitos orgánicos, como el malato (Naeem *et al.*, 2018). Sin embargo, es necesario hacer un estudio más detallado evaluando el contenido de osmolitos en las plantas con estos tratamientos. Asimismo, el Ca como osmolito inorgánico puede favorecer el ajuste osmótico (Amede *et al.*, 2003). El

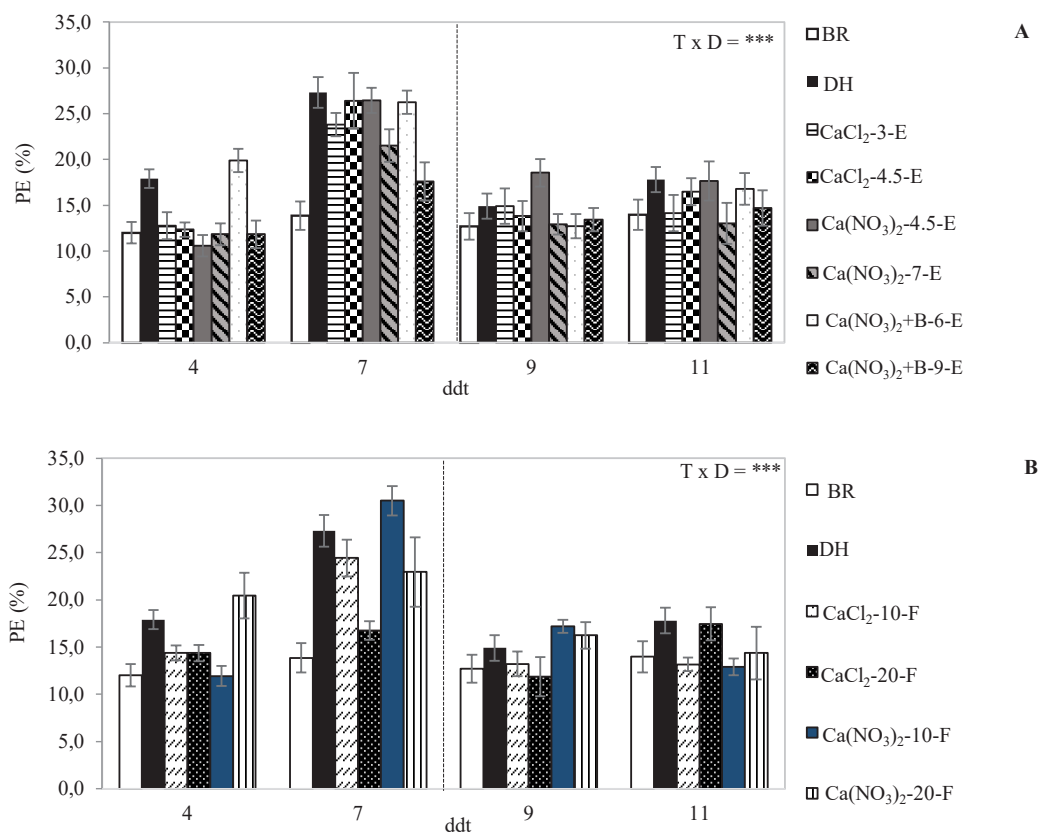


Figura 3. Efecto de la aplicación de Ca en la pérdida de electrolitos (PE) de plantas de *S. tuberosum* L. grupo Phureja cv. criolla Colombia bien regadas (BR) o con déficit hídrico (DH) sin y con aplicación de Ca de manera (A) edáfica edáfica (E): CaCl₂ (3 g planta⁻¹), CaCl₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (4.5 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (7 g planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ + B (6 g planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ + B (9 g planta⁻¹), y (B) foliar (F): CaCl₂ (10 mM planta⁻¹), CaCl₂ (20 mM planta⁻¹), Ca(NO₃)₂ (10 mM planta⁻¹) y Ca(NO₃)₂ (20 mM planta⁻¹). n = 4. La línea punteada vertical indica el inicio del fríego (7 ddt). Las barras se presentan con la desviación estándar. Los valores de probabilidad obtenidos del modelo lineal mixto generalizado utilizado indican significancia a P < 0.001 (***).

Ψ_h se redujo a medida que se incrementó la intensidad del déficit hídrico (Figura 3), con una tendencia similar a la presentada en el CRA (Figura 2), tal como lo reportado en papa por Liu *et al.* (2005). Los valores del CRA (>85 %) y Ψ_h (<-0.47 MPa) presentados tras la rehidratación (Figuras 2 y 3) evidencian una rápida recuperación de las plantas al estrés.

En papa el incremento en PE en condiciones de déficit hídrico se considera un indicador de la pérdida de la estabilidad de las membranas causada por las ROS (Szalonek *et al.*, 2015). Aquí se observó una menor PE en las plantas con Ca(NO₃)₂+B-7-E y Ca(NO₃)₂+B-9-E, CaCl₂-10-F, CaCl₂-20-F y Ca(NO₃)₂-20-F, respecto a DH (Figura 3). Esto indica un aumento en la integridad y la funcionalidad de las membranas, lo que podría explicarse por el incremento en la concentración de prolina, como se reportó para esta cultivar en condiciones de déficit hídrico (Ariza *et al.*, 2020), pues se sabe que el Ca participa en la regulación de la síntesis de prolina (Knight *et al.*, 2003).

Otros mecanismos que podrían explicar la reducción de la PE con aplicación de Ca (Figura 3) se pueden relacionar con la función del Ca como señalizador en la inducción de la actividad

antioxidante, lo cual reduce la peroxidación lipídica (Evans *et al.*, 2005). Igualmente el Ca puede aumentar la función de las proteínas sinaptotagminas dependientes de Ca, que actúan en la reparación de las membranas pues facilitan su recuperación tras lesiones inducidas por estrés osmótico (Schapire *et al.*, 2009). La mejora en la estabilidad de las membranas fue reportada con aplicación foliar de CaCl₂ en *Zoysia japonica* (Xu *et al.*, 2013) y *Zea mays* L. (Na'em *et al.*, 2018), en condiciones de déficit hídrico.

La disminución observada en el rendimiento para las plantas con DH (Tabla 2) se atribuye a que el estrés fue severo, de acuerdo con el CRA (Figura 2) y con la etapa fenológica en la cual se presentó, pues en el inicio de tuberización la escasez de agua restringe el crecimiento y desarrollo de la planta y limita la formación de estolones, lo que modifica la distribución de compuestos de carbono y conlleva la reducción del índice de cosecha (Tourneux *et al.*, 2003). Asimismo, la reducción del Ψ_h a valores inferiores de -0.6 MPa reducen la conductancia estomática y la tasa fotosintética (Basu *et al.*, 1998), lo que causa la inhibición de la expansión foliar y del crecimiento de los tubérculos (Jefferies, 1995).

Tabla 2. Rendimiento de tubérculo en plantas de *S. tuberosum* L. grupo Phureja cv. criolla Colombia sometidas a déficit hídrico (DH), sin suspensión de riego (BR) y fertilizadas con diferentes fuentes de calcio aplicadas de manera foliar (F) y edáfica (E). Los valores se presentan con la desviación estándar

Tratamientos	Tubérculos		Disminución del RT* (%)
	g planta ⁻¹	Nº planta ⁻¹	
BR	143.99 ± 30.16 a	19.25 ± 1.48 ab	-
DH	105.5 ± 5.55 b	17.75 ± 2.49 ab	26.73
CaCl ₂ -3-E	113.53 ± 9.84 ab	19 ± 4.06 ab	21.16
CaCl ₂ -4.5-E	113.38 ± 7.79 ab	17.75 ± 1.64 ab	21.26
Ca(NO ₃) ₂ -4.5-E	121.09 ± 14.75 ab	17.25 ± 1.09 ab	15.29
Ca(NO ₃) ₂ -7-E	123.85 ± 14.01 ab	18.75 ± 3.63 ab	13.99
Ca(NO ₃) ₂ +B-6-E DH	122.12±9.83 ab	21 ± 3.67 a	15.19
Ca(NO ₃) ₂ +B-9-E	121.62 ± 15.36 ab	16 ± 3.67 ab	15.54
CaCl ₂ -10-F	116.18 ± 9.09 ab	12.5 ± 1.5 b	19.31
CaCl ₂ -20-F	137.18 ± 8.60 ab	14.25 ± 3.34 ab	4.73
Ca(NO ₃) ₂ -10-F	103.1 ± 9.58 b	17.75 ± 2.49 ab	28.4
Ca(NO ₃) ₂ -20-F	123.79 ± 8.86 ab	18.75 ± 18.75 ab	14.03

*Disminución del rendimiento de tubérculo (RT) en peso (g planta⁻¹) respecto a BR. Medias con la misma letra no presentan diferencias significativas según el test de Tukey y p<0,05. n= 6.

Las plantas con aplicaciones de Ca(NO₃)₂-7-E, Ca(NO₃)₂+B-6-E, CaCl₂-20-F y Ca(NO₃)₂-20-F presentaron menor disminución en el rendimiento (Tabla 2) debido al incremento del CRA (Figura 1) y menor PE (Figura 3). Lo anterior permitió que las plantas tuvieran un mayor contenido de agua y mayor estabilidad en las membranas, lo que mantiene el turgor celular para procesos de crecimiento y elongación (Ashraf *et al.*, 2011). Del mismo modo, el mantenimiento del CRA por encima del 75 % posiblemente evitó cambios significativos en la fotosíntesis, lo que mantuvo la producción de asimilados (Lawlor y Cornic, 2002). El aumento en la tolerancia de las plantas de papa al déficit hídrico puede relacionarse con el papel del Ca en vías de señalización al estrés (Xu *et al.*, 2013) y en la regulación del movimiento estomático (Atif *et al.*, 2019), así como en el mantenimiento de la integridad y en la reparación de las membranas celulares (Schapire *et al.*, 2009; Guimarães *et al.*, 2011) y del aparato fotosintético (Hochmal *et al.*, 2015).

Conclusiones

La papa amarilla diploide (*S. tuberosum* L. grupo Phureja) cv. criolla Colombia es un cultivo sensible al déficit hídrico, plantas con déficit hídrico moderado y severo redujeron el rendimiento de tubérculo, debido a la alteración de variables fisiológicas relacionadas con el estado hídrico foliar y la estabilidad de las membranas. Los resultados sugieren que las aplicaciones de CaCl₂-20-F, Ca(NO₃)₂-20-F, Ca(NO₃)₂-7-E, CaCl₂-4.5-E, Ca(NO₃)₂+B-6-E y Ca(NO₃)₂+B-9-E mitigaron en parte los efectos negativos del déficit hídrico, al presentar menor reducción en el rendimiento de tubérculo. Las plantas tratadas con CaCl₂-20-F, CaCl₂-4.5-E y Ca(NO₃)₂-7-E, presentaron menor pérdida de electrolitos (<21.2 %) y mayor contenido relativo de agua (>12.6), lo que les permitió obtener menor reducción en el rendimiento (>15.6 %) respecto a las plantas con DH. No obstante, debido a que este es un trabajo inicial se requiere de la evaluación de otras variables para entender los mecanismos que aliviaron los efectos del estrés por déficit hídrico en este cultivo.

Referencias

- Abdel-Rahman, M.; El-Sayed, M. D. y Rady, M. M. (2018). Response of water deficit-stressed *Vigna unguiculata* performances to silicon, proline or methionine foliar application. *Scientia Horticulturae*, 228, 132-144. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.008>
- Amede, T. y Schubert, S. (2003). Mechanisms of drought resistance in grain legumes I: osmotic adjustment. *Ethiopian Journal of Science and Technology*, 26(1), 37-46. <https://doi.org/10.4314/sinet.v26i1.18198>
- Anjum, S. A.; Xie, X. Y.; Wang, L. C.; Saleem, M. F.; Man, C. y Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research*, 6(9), 2026-2032. <https://academicjournals.org/journal/AJAR/article-abstract/F3C5FB537698>
- Ariza, W.; Rodríguez, L.; Moreno-Echeverry, D.; Guerrero, C. y Moreno, L. (2020). Effect of water deficit on some physiological and biochemical responses of the yellow diploid potato (*Solanum tuberosum* L. group Phureja). *Agronomía Colombiana*, 38(1), 48. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v38n1.78982>
- Ashraf, M.; Akram, N.; Al-Qurainy, F. y Foolad, M. (2011). Drought tolerance: Roles of organic osmolytes, growth regulators, and mineral nutrients. *Advances in Agronomy*, 111, 249-296. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-387689-8.00002-3>
- Atif, R.; Shahid, L.; Waqas, M.; Ali, B.; Rehman, M.; Azeem, F.; Nawaz, M.; Wani, S. y Chung, G. (2019). Insights on calcium-dependent protein kinases (CPKs) signaling for abiotic stress tolerance in plants. *International Journal of Molecular Sciences*, 20, 5298. <https://doi.org/10.3390/ijms20215298>
- Basu, P.; Sharma, A.; Sukumaran, N. (1998). Changes in net photosynthetic rate and chlorophyll fluorescence in potato leaves induced by water stress. *Photosynthetica*, 35, 13-19. <https://doi.org/10.1023/A:1006801311105>
- Evans, N.; McAinsh, M.; Hetherington, A. y Knight, M. (2005). ROS perception in *Arabidopsis thaliana*: the ozone induced calcium response. *Plant Journal*, 41, 615-626. <https://doi.org/10.1111/j.1365-313X.2004.02325.x>

- Goyer, A. (2017). Maximizing the nutritional potential of potato: The case of folate. *Potato Research*, 60(3-4), 319-325. <https://doi.org/10.1007/s11540-018-9374-3>
- Guimarães, F. A. V.; de Lacerda, C. F.; Marques, E. C.; Alcântara de Miranda, M. R.; Braga de Abreu, C. E.; Tarquinio Prisco, J. y Gomes-Filho, E. (2011). Calcium can moderate changes on membrane structure and lipid composition in cowpea plants under salt stress. *Plant Growth Regulation*, 65(1), 55-63. <https://doi.org/10.1007/s10725-011-9574-1>
- Gupta, A.; Rico-Medina, A. y Caño-Delgado, A. (2020). The physiology of plant responses to drought. *Science*, 368, 266-269. <https://doi.org/10.1126/science.aaz7614>
- Harb, A.; Krishnan, A.; Ambavaram, M. y Pereira, A. (2010). Molecular and physiological analysis of drought stress in Arabidopsis reveals early responses leading to acclimation in plant growth. *Plant Physiology*, 154, 1254-1271. <https://doi.org/10.1104/pp.110.161752>
- Hochmal, A.; Schulze, S.; Trompelt, K. y Hippler, M. (2015). Calcium-dependent regulation of photosynthesis. *Biochimica et Biophysica Acta*, 1847, 993-1003. <http://dx.doi.org/10.1016/j.bbabi.2015.02.010>
- Hossain, M.; Piyatida, P.; Teixeira da Silva, J. y Fujita, M. (2012). Molecular mechanism of heavymetal toxicity and tolerance in plants: Central role of glutathione in detoxification of reactive oxygen species and methylglyoxal and in heavy metal chelation. *Journal of Botany*, 2012, 1-37. <https://doi.org/10.1155/2012/872875>
- Hosseini, S.; Réthoré, E.; Pluchon, S.; Ali, N.; Billiot, B. y Yvin, J. (2019). Calcium application enhances drought stress tolerance in sugar beet and promotes plant biomass and beetroot sucrose concentration. *International Journal of Molecular Sciences*, 20, 3777. <https://doi.org/10.3390/ijms20153777>
- Hsiao, T. (1973). Plant responses to water stress. *Annual Review of Plant Physiology*, 24, 519-570. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.24.060173.002511>
- Jefferies, R. A. (1995). Physiology of crop response to drought. En *Modelling of Crops Under Conditions Limiting* (pp. 61-74). https://doi.org/10.1007/978-94-011-0051-9_4
- Kaur, H.; Kaur, S.; Khanna, K. y Bhardwaj, R. (2021). Scrutinizing the impact of water deficit in plants: Transcriptional regulation, signaling, photosynthetic efficacy, and management. *Physiologia Plantarum*, 172, 935-962. <https://doi.org/10.1111/ppl.13389>
- Knight, H.; Trewavas, A. y Knight, M. (2003). Calcium signaling in Arabidopsis thaliana responding to drought and salinity. *The Plant Journal*, 12, 911-922. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1997.12051067.x>
- Lawlor, D. y Cornic, G. (2002). Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 275-294. <https://doi.org/10.1046/j.0016-8025.2001.00814.x>
- Liu, F.; Jensen, C. R.; Shahanzari, A.; Andersen, M. N. y Jacobsen, S. E. (2005). ABA regulated stomatal control and photosynthetic water use efficiency of potato (*Solanum tuberosum* L.) during progressive soil drying. *Plant Science*, 168, 831-836. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.10.016>
- Miranda-Apodaca, J.; Pérez-López, U.; Lacuesta, M.; Mena-Peite, A. y Muñoz-Rueda, A. (2018). The interaction between drought and elevated CO₂ in water relations in two grassland species is species-specific. *Journal of Plant Physiology*, 220, 193-202. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2017.11.006>
- Naeem, M.; Naeem, M. S.; Ahmad, R.; Ihsan, M. Z.; Yasin, M.; Hussain, Y. y Fahd, S. (2018). Foliar calcium spray confers drought stress tolerance in maize via modulation of plant growth, water relations, proline content and hydrogen peroxide activity. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 64(1), 116-131. <https://doi.org/10.1080/03650340.2017.1327713>
- Pieczynski, M.; Marczewski, W.; Hennig, J.; Dolata, J.; Bielewicz, D.; Piontek, P. et al. (2013). Down-regulation of CBP80 gene expression as a strategy to engineer a drought-tolerant potato. *Plant Biotechnology Journal*, 11, 459-469. <https://doi.org/10.1111/pbi.12032>
- Ramírez, A.; Yactayo, W.; Rens, R.; Rolando, L.; Palacios, S.; de Mendiburu, F.; Mares, V.; Barreda, C.; Loayza, H.; Monneveux, P.; Zotarelli, L.; Khan, A. y Quiroz, E. (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. doi: <http://dx.doi.org/10.1016/j.agwat.2016.08.028>
- Savić, J.; Dragičević, I.; Pantelić, D.; Ojlača, J. y Momčilović, I. (2012). Expression of small heat shock proteins and heat tolerance in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Archives of Biological Sciences*, 64(1), 135-144. <https://doi.org/10.2298/ABS1201135S>
- Schapiro, A. L.; Valpuesta, V. y Botella, M. A. (2009). Plasma membrane repair in plants. *Trends in Plant Science*, 14(1), 654-652. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.09.004>
- Soltys-Kalina, D.; Plich, J.; Strzelczyk-Żyta, D.; Śliwka, J. y Marczewski, W. (2016). The effect of drought stress on the leaf relative water content and tuber yield of a half-sib family of 'Katahdin'- derived potato cultivars. *Breeding Science*, 66, 328-331. <https://doi.org/10.1270/jsbbs.66.328>
- Szalonek, M.; Sierpien, B.; Rymaszewski, W.; Gieczewska, K.; Garstka, M.; Lichočka, M.; Sass, L. et al. (2015). Potato annexin STANN1 promotes drought tolerance and mitigates light stress in transgenic *Solanum tuberosum* L. plants. *Plos One*, 10(7), 1-38. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0132683>
- Tardieu, F.; Simonneau, T. y Muller, B. (2018). The physiological basis of drought tolerance in crop plants: A scenario-dependent probabilistic approach. *Annual Review of Plant Biology*, 69, 733-759. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040218>
- Tigkas, D.; Vangelis, H. y Tsakiris, G. (2020). Implementing crop evapotranspiration in RDI for farm-level drought evaluation and adaptation under climate change conditions. *Water Resources Management*, 34, 4329-4343. <https://doi.org/10.1007/s11269-020-02593-6>
- Tourneux, C.; Devaux, A.; Camacho, R.; Mamani, P. y Ledent, J.-F. (2003). Effect of water shortage on six potato genotypes in the highlands of Bolivia (II): Water relations, physiological parameters. *Agronomie*, 23(2), 181-190. <https://doi.org/10.1051/agro:2002080>
- Wijewardana, C.; Raja, K. R.; Alsajri, F. A.; Irby, T. T.; Krutz, J. y Golden, B. (2018). Quantifying soil moisture deficit effects on soybean yield and yield component distribution patterns. *Irrigation Science*, 36, 241-255. <https://doi.org/10.1007/s00271-018-0580-1>
- Wishart, J.; George, T.; Brown, L.; White, P.; Ramsay, G.; Jones, H. y Gregory, P. (2014). Field phenotyping of potato to assess root and shoot characteristics associated with drought tolerance. *Plant and Soil*, 378, 351-363. <https://doi.org/10.1007/s11104-014-2029-5>
- Xu, C.; Li, X. y Zhang, L. (2013). The effect of calcium chloride on growth, photosynthesis, and antioxidant responses of *Zoysia japonica* under drought conditions. *Plos One*, 8(7), e68214. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0068214>