

UNIVERSIDAD AUTÓNOMA CHAPINGO

DEPARTAMENTO DE FITOTECNIA

INSTITUTO DE HORTICULTURA

**CRECIMIENTO, CONTENIDO DE AZÚCARES Y CAPACIDAD
DE BROTAÇÃO EN SEMILLA TUBÉRCULO
DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.)**

TESIS

**QUE COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:**

DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

PRESENTA:

SIGFRIDO DAVID MORALES FERNÁNDEZ

**DIRECCIÓN GENERAL ACADEMICA
DIRECCIÓN DE SERVICIOS ESCOLARES
OFICINA DE EXÁMENES PROFESIONALES**



Instituto de Horticultura

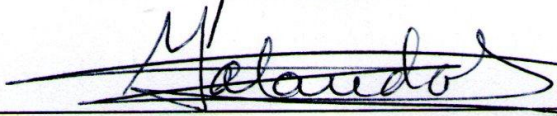
FEBRERO DEL 2011

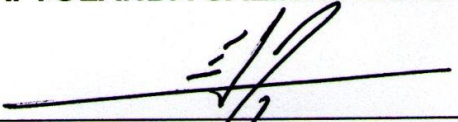
Chapingo, Estado de México

CRECIMIENTO, CONTENIDO DE AZÚCARES Y CAPACIDAD DE BROTACIÓN EN SEMILLA TUBÉRCULO DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.). Tesis realizada por el M. C. **Sigfrido David Morales Fernández** bajo la dirección del Comité Asesor indicado, aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

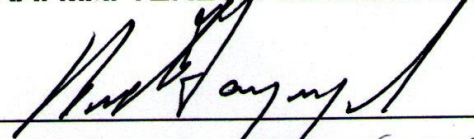
DOCTOR EN CIENCIAS EN HORTICULTURA

DIRECTOR: 
DR. RAFAEL MORA AGUILAR

ASESOR: 
DRA. YOLANDA SALINAS MORENO

ASESOR: 
DR. JUAN ENRIQUE RODRÍGUEZ PÉREZ

ASESOR: 
DRA. MA. TERESA COLINAS LEÓN

ASESOR: 
DR. HÉCTOR LOZOYA SALDAÑA

LECTOR EXTERNO: 
DR. ROMÁN FLORES LÓPEZ

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Autónoma Chapingo por las facilidades otorgadas en mis estudios de posgrado.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por el financiamiento otorgado para mis estudios de Doctorado en Ciencias en Horticultura en el Instituto de Horticultura.

Al Dr. Rafael Mora Aguilar por sus consejos, sugerencias y apoyo incondicional para con mi persona durante mis estudios, y en la realización y dirección del presente trabajo.

A la Dra. Yolanda Salinas Moreno por sus valiosas aportaciones y el apoyo brindado en la presente investigación.

A los doctores Juan Enrique Rodríguez Pérez, Ma. Teresa Colinas León y Héctor Lozoya Saldaña por sus acertadas sugerencias en el presente trabajo.

Al Dr. Román Flores López por las sugerencias y tiempo dedicado en la revisión de esta tesis.

A los señores Jorge Palafox del laboratorio de cultivos básicos, Antero Hernández del almacén de Fitotecnia, Francisco Ramos de los invernaderos del Instituto de Horticultura, y en especial a la Sra. Alejandra e ingenieros Araceli y Silvia del laboratorio de Calidad de Maíz del INIFAP por su apoyo en la realización de la presente investigación.

A mis amigos: Antonio Magdiel Velásquez Méndez, Armando Ibáñez Martínez, Edgar Contreras Morales, Rafael Mora Aguilar, Juan Enrique Rodríguez Pérez y Mario Pérez Grajales por su valiosa y sincera amistad.

DATOS BIOGRÁFICOS

SIGFRIDO DAVID MORALES FERNÁNDEZ, es originario de San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlaxcala; realizó estudios de licenciatura en la Universidad Autónoma Chapingo, en la que obtuvo el grado de Ingeniero Agrónomo especialista en Fitotecnia en 1999. Los estudios de Maestría en Ciencias los realizó en el Colegio de Postgraduados, y en 2003 alcanzó el grado de Maestro en Ciencias en Genética, en el Instituto de Recursos Genéticos y Productividad (IREGEP).

Ha trabajado como investigador en el área de Resistencia a Sequía en el IREGEP del Colegio de Postgraduados, y en los últimos años se ha dedicado a la asesoría en el cultivo de papa.

CRECIMIENTO, CONTENIDO DE AZÚCARES Y CAPACIDAD DE BROTAÇÃO EN SEMILLA TUBÉRCULO DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.)

GROWTH, SUGARS CONTENT AND SPROUTING CAPACITY IN TUBER SEED OF POTATO (*Solanum tuberosum* L.)

Sigfrido David Morales Fernández

RESUMEN

El propósito de la presente investigación fue estudiar los aspectos de fenología y rendimiento de papa tanto en semilla-tubérculo inmadura como en aquellas con madurez completa, y determinar el contenido de azúcares solubles en tubérculos con diferente estado de madurez y fisiológico, y la relación de éstos en el proceso de brotación. Todos los experimentos se establecieron bajo el diseño de bloques completos al azar. Alpha fue la que registró el ciclo de cultivo más largo (1215 grados día) entre todas las variedades y Mondial la más sobresaliente en el rendimiento. La semilla-tubérculo con grado de madurez dos (37 días después del inicio de tuberización), tuvo un comportamiento similar a la de madurez completa, tanto en el ciclo biológico (1197 grados día) como en el rendimiento de tubérculo (273 g). El mayor contenido de sacarosa y azúcares reductores (glucosa y fructosa) se presentó a los 21 días después del inicio de tuberización ($10.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), mientras que en los tubérculos en estado fisiológico de dominancia apical (109 días después de la cosecha, DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senectud (237 DDC), fue donde se tuvieron las mayores concentraciones de estos azúcares (7.10 a $7.89 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$). La variedad Vivaldi registró el mayor contenido de azúcares totales en los diferentes estados de madurez y fisiológicos del tubérculo. La longitud y peso del brote aumentaron, a medida que se incrementó la concentración de azúcares reductores y totales en el tubérculo, en promedio de variedades, y de manera individual en Alpha y Gigant con los azúcares totales y en Vivaldi con los reductores.

PALABRAS CLAVE: Sacarosa, Azúcares reductores, estados de madurez, estados fisiológicos, fenología, rendimiento.

ABSTRACT

The aim of this research was to study potato yield and phenology aspects of immature and mature tuber seed, and determine the soluble sugars content in tubers with different maturity state and physiological age, and their relationship in the sprouting process. All experiments were established under a completely randomized block design. Alpha had the longest growing season (1215 degree days) among all varieties while Mondial had the most outstanding yield. The tuber seed with maturity degree two (37 days after tuber initiation) had a similar behavior to that of full maturity, both growing season (1197 degree days) and tuber yield (273 g). The highest sucrose and reducing sugars (glucose and fructose) content appeared at 21 days after tuber initiation ($10.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) while tubers with physiological age of apical dominance (109 days after harvest, DDC), multiple sprouting (153 DDC) and senescence (237 DDC) had the highest concentrations of these sugars (7.10 to $7.89 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$). Vivaldi variety had the highest total sugars content in the different maturity states and physiological age of tuber. On average, sprout length and weight of the varieties increased as the concentration of total and reducing sugars of the tuber increased; individually, this was observed in Alpha and Gigant varieties with total sugars and in Vivaldi with reducing sugars.

KEY WORDS: Sucrose, reducing sugars, maturity states, physiological age, phenology, yield.

CONTENIDO

	PÁGINA
INTRODUCCIÓN GENERAL.....	1
Objetivos.....	3
Hipótesis.....	3
REVISIÓN DE LITERATURA.....	4
Origen y distribución.....	4
Importancia económica.....	4
Crecimiento y desarrollo	5
Rendimiento y sus componentes.....	7
Edad fisiológica del tubérculo.....	8
Contenido de azúcares.....	9
I. CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CONTENIDO DE AZÚCARES EN PAPA (<i>Solanum tuberosum</i> L.). 1. ESTADOS DE MADUREZ DEL TUBÉRCULO.....	11
RESUMEN.....	11
ABSTRACT.....	12
INTRODUCCIÓN.....	13
MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
Cuantificación de carbohidratos solubles por cromatografía liquida de alta resolución (HPLC).....	17
Obtención de la muestra.....	17
Extracción de carbohidratos solubles.....	18
Análisis de azúcares en HPLC.....	19
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	20
Temperatura.....	20

Fenología del cultivo.....	21
Rendimiento de tubérculo y de la materia seca.....	22
Contenido de azúcares en tubérculos de papa.....	24
CONCLUSIONES.....	31
LITERATURA CITADA	31
II. CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CONTENIDO DE AZÚCARES EN PAPA (<i>Solanum tuberosum</i> L.). 2. ESTADOS FISIOLÓGICOS DEL TUBÉRCULO.....	36
RESUMEN.....	36
ABSTRACT.....	37
INTRODUCCIÓN.....	38
MATERIALES Y MÉTODOS.....	40
Condiciones de almacenamiento.....	42
Cuantificación de carbohidratos solubles por cromatografía liquida de alta resolución (HPLC).....	43
Obtención de la muestra.....	43
Extracción de carbohidratos solubles.....	44
Análisis de azúcares en HPLC.....	45
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	45
Temperatura.....	45
Fenología del cultivo.....	47
Rendimiento y sus componentes.....	48
Contenido de azúcares en tubérculos de papa.....	49
Brotación de los tubérculos.....	53
Contenido de azúcares en el proceso de brotación del tubérculo.....	54
CONCLUSIONES.....	58

LITERATURA CITADA.....	59
III. DESARROLLO Y RENDIMIENTO DE PAPA (<i>Solanum tuberosum</i> L.) EN RESPUESTA A LA SIEMBRA DE SEMILLA-TUBÉRCULO INMADURA.....	63
RESUMEN.....	63
ABSTRACT.....	64
INTRODUCCIÓN.....	65
MATERIALES Y MÉTODOS.....	66
RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	70
Temperatura y humedad relativa.....	70
Análisis de varianza.....	72
Fenología del cultivo.....	73
Rendimiento de tubérculo y de la materia seca.....	78
CONCLUSIONES.....	84
LITERATURA CITADA.....	85
DISCUSIÓN GENERAL.....	88
CONCLUSIONES GENERALES.....	92
LITERATURA CITADA.....	93

ÍNDICE DE CUADROS

CUADRO	PÁGINA
1.1 Peso de tubérculos con diferente estado de madurez, en cuatro variedades de papa. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.....	18
1.2 Grados día requeridos para alcanzar las principales fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.....	22
1.3 Rendimiento de tubérculo y sus componentes, y acumulación de materia seca en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.....	23
1.4 Contenido de azúcares en tubérculos de papa a diferente estado de madurez. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.....	25
1.5 Efecto de la interacción variedad x estado de madurez del tubérculo de papa sobre el contenido de azúcares. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.....	28
2.1 Temperaturas del aire y humedad relativa registradas durante el almacenamiento de la semilla-tubérculo de papa después de la cosecha.....	43
2.2 Peso de semilla-tubérculo a diferente estado fisiológico en cuatro variedades de papa.....	43
2.3 Grados día requeridos para alcanzar las principales	

	fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.....	47
2.4	Rendimiento y sus componentes en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.....	49
2.5	Contenido de azúcares en diferentes estados fisiológicos del tubérculo de papa, en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009.....	50
2.6	Efecto de la interacción variedad x estado fisiológico de los tubérculos de papa sobre el contenido de azúcares, en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009.....	52
3.1	Temperatura del aire y humedad relativa registradas durante el almacenamiento de la semilla-tubérculo de papa después de la cosecha, en dos condiciones.....	67
3.2.	Peso de semilla-tubérculo en estado fisiológico de brotación múltiple como efecto de las cosechas a diferente grado de madurez en cuatro variedades de papa.....	68
3.3	Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables fenológicas, de rendimiento, sus componentes y de la materia seca del cultivo de papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.....	73
3.4	Comportamiento fenológico entre semilla-tubérculo con diferente grado de madurez y variedades de	

	papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Análisis combinado.....	74
3.5	Efecto de la interacción variedad x grado de madurez de la semilla-tubérculo de papa sobre diferentes variables fenológicas, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.....	76
3.6	Comportamiento del rendimiento de tubérculo, sus componentes y de la materia seca entre semilla-tubérculo con diferente grado de madurez y variedades de papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Análisis combinado.....	79
3.7	Efecto de la interacción variedad x grado de madurez de la semilla-tubérculo de papa sobre el rendimiento, sus componentes y la materia seca, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.....	83

ÍNDICE DE FIGURAS

FIGURA	PÁGINA	
1.1	Temperatura del aire registrada durante la estación de crecimiento en condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. Las flechas indican las fases de inicio de estoloneo (E), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT). y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.....	21
1.2	Cromatograma de azúcares en tubérculos de papa con estado de madurez 4, variedad Atlantic. Los picos representan a la sacarosa (S), glucosa (G), fructosa (F) y manitol (M) como estándar interno.....	24
1.3	Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa con estado de madurez uno (21 DDT; a), dos (35 DDT; b), tres (49 DDT; c) y cuatro (62 DDT; d). Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. Valores con la misma letra dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$	26
1.4	Relación entre el contenido de sacarosa (a), azúcares reductores (b) y totales (c) con el tamaño del tubérculo, en cuatro variedades de papa. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. El modelo de regresión	

	representa al promedio de variedades.....	29
1.5	Relación entre el contenido de azúcares totales en tubérculos de papa y la duración del ciclo de cultivo. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. El modelo de regresión representa al promedio de tres repeticiones.....	30
2.1	Temperatura del aire registrada durante el ciclo de cultivo de papa en condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008. Las flechas indican las fases de emergencia (E), inicio de estoloneo (ES), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.....	46
2.2	Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa en los estados de: a) reposo (22 DDC), b) dominancia apical (109 DDC), c) brotación múltiple (153 DDC) y d) senescencia (237 DDC) en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Valores con la misma letra dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$	51
2.3	Longitud (a) y peso seco (b) de brote en los estados fisiológicos de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S), en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Valores con la misma letra	

	dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$	53
2.4	Relación entre la longitud (a y b) y peso seco (c y d) del brote, y el contenido de azúcares reductores y totales en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Los tres puntos en cada grafica representan a los estados de dominancia apical (109 DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senescencia (237 DDC).....	55
2.5	Relación entre la longitud y peso seco del brote con el contenido de azúcares totales en las variedades Alpha (a y b) y Gigant (c y d), y con los azúcares reductores en Vivaldi (e y f), bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Los tres puntos en cada grafica representan a los estados de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S).....	56
3.1	Temperatura del aire y humedad relativa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Las flechas indican las fases de emergencia (E), inicio de estoloneo (ES), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.....	71
3.2	Comportamiento del peso total (g) de tubérculos por planta (a), número total de tubérculos (b), con diámetro	

mayor (c) y menor (d) a un centímetro por planta, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. El área de cada polígono, representa la distribución de la variable que toman las variedades, en los cuatro GM de la semilla-tubérculo. La barra dentro de cada figura representa al valor de la DMS a una $P \leq 0.05$, y el polígono punteado a la media..

81

INTRODUCCIÓN GENERAL

El crecimiento y desarrollo del tubérculo de papa ocurre a través de una serie de fases y etapas fenológicas, controladas por factores genéticos, ambientales y su interacción (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997a). La tuberización es un proceso básico en la producción de papa, y particularmente crítico en áreas con periodo de crecimiento reducido; las condiciones de fotoperíodo corto (8 h) y temperatura fresca (18 °C), además de un bajo nivel de giberelinas favorecen la formación del tubérculo, ya que se activa una señal transmisible en la región subapical del estolón que inicia la división celular, la expansión y el cambio de orientación del crecimiento de las células (Hannapel *et al.*, 2004).

El contenido de sacarosa, glucosa y fructosa sólo después del almidón (60 a 80 % del contenido de materia seca total), es una de las características más importantes en la calidad de los tubérculos de papa, y su mayor efecto se manifiesta en la alteración del color durante el freído (Stark y Love, 2003); aunque también se ha observado su posible influencia en el proceso de brotación (Dogras *et al.*, 1989), al ser la principal fuente de energía para el crecimiento del brote (Vreugdenhil, 2004).

El monitoreo del contenido de azúcares solubles en diferentes estados de madurez del tubérculo, permite entre otras cosas, identificar el momento óptimo de cosecha (Sabba *et al.*, 2007), así como su posible manejo durante el almacenamiento; además, al tener cierta relación con el proceso de brotación (Dogras *et al.*, 1989), es posible realizar estimaciones sobre el tiempo requerido para alcanzar el estado fisiológico del tubérculo más apropiado para la siembra.

La mayor cantidad de azúcares solubles en tubérculos de papa se presenta en los inicios de la tuberización (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997b; Knowles *et al.*, 2009); a medida que los tubérculos alcanzan la madurez fisiológica, el contenido disminuye a un mínimo (Sinha *et al.*, 1992; Sabba *et al.*, 2007). Posteriormente, durante la brotación, el tubérculo experimenta nuevamente un incremento en la concentración de azúcares (Dogras *et al.*, 1989; Vreugdenhil, 2004).

El conocimiento del desarrollo de la planta, del contenido de azúcares en el tubérculo, y su relación de éstos con el proceso de brotación, son caracteres importantes en el cultivo de papa; por ello, en los dos primeros trabajos que se presentan a manera de artículo, se estudiaron aspectos de fenología y del rendimiento, así como del contenido de azúcares en tubérculos con diferente estado de madurez y fisiológico; derivado del primer trabajo de investigación, es el tercer artículo, que consistió en la evaluación del desarrollo y rendimiento a partir de la siembra de semilla-tubérculo de papa con diferente grado de madurez, ya que en México, la falta de semilla-tubérculo con alguna categoría de registro, es uno de los principales problemas que se tiene en este cultivo, debido a que la demanda nacional por año es de 191,679 t, y sólo 8,306 t se producen bajo un proceso de certificación, el resto es cubierto con papas sin algún tipo de inspección, o bien con las importaciones de semilla que se realizan de otros países como lo ocurrido en 2005, en el que se introdujeron 54,926 t (CONPAPA, 2006).

Objetivos

Evaluar el crecimiento y rendimiento de papa, y determinar el contenido de azúcares solubles en tubérculos en diferente estado de madurez y fisiológico, y el efecto de éstos en la brotación de semilla-tubérculo.

Determinar los efectos que tiene el empleo de semilla-tubérculo inmadura sobre el desarrollo y rendimiento de papa.

Hipótesis

El alto contenido de azúcares solubles en el tubérculo, favorece el proceso de brotación.

El buen manejo de la semilla-tubérculo inmadura, permite obtener semillas con características similares a las de madurez completa, sin afectar la duración de su ciclo de desarrollo y el rendimiento.

REVISIÓN DE LITERATURA

Origen y distribución

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es originaria de la cordillera de los Andes, en el altiplano andino, y puede ser encontrada hasta los 4300 msnm. Se considera que *Solanum tuberosum ssp andigenum* se originó en el sur de Perú, en los límites de Bolivia a partir del complejo *Solanum brevicaule*, y la *ssp tuberosum* en las tierras bajas de la parte central de Chile (Spooner *et al.*, 2005). En América hay unas 200 especies de papas silvestres, y en el suroeste de Estados Unidos y Centro América, generalmente se encuentran en altitudes que van de medias a altas; mientras que en Sudamérica se localizan a lo largo de los Andes desde Venezuela hasta el noroeste de Argentina y en las tierras bajas de Chile, Argentina, Uruguay, Paraguay y el sureste de Brasil (Hawkes, 1994).

México, Bolivia y el norte de Argentina se consideran centros de diversificación de las papas silvestres (Hawkes, 1990). La mayoría de especies crecen en los Andes, 28 de ellas se desarrollan en México (Spooner *et al.*, 2004), y se localizan en todos los estados, con excepción de Baja California, Campeche, Tabasco, Quintana Roo y Yucatán (Villa-Vázquez y Rodríguez, 2010).

Importancia económica

La papa está ubicada entre los primeros cuatro cultivos de mayor importancia en el mundo, sólo después del arroz (*Oriza sativa* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.) y maíz (*Zea mays* L.) con una producción de 320,711,961 t, de las cuales, 169,477,301 son producidas en Asia, Oceanía, África y América Latina. En

2007 la superficie cultivada con esta especie en 149 países fue de 19,264,021 ha, y los principales productores fueron China (72,000,000 t), la Federación Rusa (35,718,000 t), India (26,280,000 t) y los Estados Unidos (20,000,000 t) con un consumo *per cápita* mucho mayor en Rusia (142 kg) que en los otros países (34 kg). El rendimiento es fluctuante de una región a otra y puede ser de 11 (países africanos) a 37 (Estados Unidos) $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$, y un promedio mundial de $16.6 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$ (FAOSTAT, 2008).

En México se siembran 63,893 ha; 65 % se ubican en condiciones de riego con rendimientos promedio de $29.5 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$, y 35 % corresponde a condiciones de temporal, cuyos rendimientos promedio son de $16.5 \text{ t}\cdot\text{ha}^{-1}$. De la producción total (1,780,350 t), el 17, 25 y 58 % son destinados para semilla, la industria y consumo en fresco, respectivamente, con 16.2 kg de consumo *per cápita*. Los principales estados productores son Sinaloa, Sonora, Chihuahua, Estado de México, Puebla, Nuevo León, Veracruz, Guanajuato y Michoacán (CONPAPA, 2010).

Crecimiento y desarrollo

El crecimiento es el incremento irreversible en número o dimensión de una célula, tejido, órgano, individuo o comunidad. El desarrollo de una planta de papa ocurre a través de una serie de etapas fenológicas y que Dwelle (2003) las clasifica en desarrollo de brote, establecimiento de la planta, inicio de tuberización, llenado del tubérculo y maduración de éste, y la duración de cada una depende del genotipo, de factores ambientales tales como la altitud y la

temperatura, del tipo de suelo, de la disponibilidad de humedad y de la localidad.

En la primera etapa (desarrollo del brote), los tubérculos han dejado la condición de reposo y tienen la capacidad de brotar, siempre que las condiciones ambientales sean favorables para el crecimiento (alta temperatura); la segunda etapa (establecimiento de la planta) se refiere al periodo comprendido entre la brotación y la iniciación del tubérculo, caracterizada por el crecimiento de hojas y ramas en la parte aérea, y de raíces y estolones en la parte subterránea; la tercera etapa (inicio de tuberización), comprende a la formación del tubérculo en la punta del estolón, no obstante que su crecimiento puede ser imperceptible. En muchas variedades, el término de este evento coincide con el inicio de la floración.

En la cuarta etapa (llenado del tubérculo), las células de la papa se expanden debido a la acumulación de agua, nutrientes y carbohidratos, el tubérculo llega a ser el sitio dominante en la deposición de carbohidratos y compuestos inorgánicos. Este es el periodo de crecimiento crítico para el rendimiento y calidad del tubérculo, y los factores que los afectan son la temperatura, fertilización, edad fisiológica, la distancia entre plantas, fechas de siembra, riego y manejo de plagas y enfermedades; en la quinta etapa (madurez del tubérculo), el follaje cambia a color amarillo y es acompañado por la pérdida de hojas, ocurre una disminución en la fotosíntesis, el crecimiento del tubérculo se hace más lento y alcanza la mayor acumulación de materia seca, además de un adecuado grosor del peridermo o piel.

En algunos estudios se destaca la importancia de la tuberización en papa, ya que es un proceso complejo que involucra a diferentes sistemas biológicos, y que puede tener influencia importante sobre aspectos que incluyen al rendimiento, madurez para cosecha, desarrollo de enfermedades y defectos relacionados (Lulai, 2004); Las fitohormonas, además del fotoperíodo y la temperatura, juegan un papel primordial, ya que regulan los eventos morfológicos de tuberización activados en el ápice del estolón; los niveles altos de giberelinas inhiben la tuberización, mientras que los bajos la promueven. Los factores de transcripción son proteínas que se unen al ADN para regular la actividad de los genes y en algunos casos, para regular los niveles hormonales; varias de estas ligaduras proteicas del ADN están involucradas en la regulación del crecimiento de la planta y el desarrollo de los meristemas en papa, incluyendo la formación del tubérculo (Hannapel *et al.*, 2004).

Rendimiento y sus componentes

La formación de tubérculos en papa depende, entre otras cosas, de la disponibilidad de asimilados y de la habilidad que estos tienen para acumularlos. El rendimiento se entiende como un proceso fisiológico complejo determinado por el genotipo, el ambiente y la interacción de éstos (Milton y Allen, 1995).

La edad fisiológica y el tamaño de la semilla-tubérculo empleada durante la siembra, son dos de los caracteres que están altamente asociados con los diferentes componentes del rendimiento en muchos cultivares de papa (Arsenault y Cristie, 2004); aunque en algunas investigaciones se ha observado

que el rendimiento total en la mayoría de las variedades no es afectado por el peso de la semilla-tubérculo, siempre que en etapas iniciales de crecimiento, el cultivo haya estado libre de factores adversos (Allen *et al.*, 1992).

El rendimiento desde el punto de vista fisiológico, es el producto de tres distintos procesos. El primero ocurre después de la siembra, en donde los tallos crecen de las yemas ú ojos de la semilla-tubérculo; el segundo se presenta cuando los tubérculos son formados en los ápices de los estolones, los que se desarrollan de las yemas basales del tallo, y en el tercer proceso, los tubérculos entran en un periodo de crecimiento activo hasta que alcanzan la máxima acumulación de materia seca. Por lo que el número de tallos por semilla-tubérculo, número de tubérculos por tallo y el peso promedio del tubérculo, son los tres componentes que definen el rendimiento final (Lynch y Tai, 1985; Zvomuya y Rosen, 2002).

En otros estudios, se ha observado que la semilla-tubérculo de mayor tamaño tiende a producir mayor número de tallos y tubérculos por planta (Arsenault y Cristie, 2004), y que estos dos componentes podrían ser útiles como un pronóstico rápido del rendimiento del cultivo (Lynch *et al.*, 2001). Sin embargo, el aumento en el número de tallos por planta puede reducir el rendimiento, ya que se incrementa la proporción de tubérculos pequeños (Iritani *et al.*, 1983); sobre todo en regiones en condiciones ambientales limitantes.

Edad fisiológica del tubérculo

El desarrollo de brotes en el tubérculo una vez que éstos han dejado la condición de reposo, se entiende como edad fisiológica del tubérculo. Durante

el reposo, los brotes no crecen debido a condiciones internas tales como el balance de promotores e inhibidores, aun cuando los tubérculos se encuentren colocados en condiciones favorables para el crecimiento (Burton, 1989). En la dominancia apical, se rompe el reposo y solamente se tiene un brote en la zona apical del tubérculo; mientras que en la brotación múltiple, se tienen varios brotes distribuidos en el tubérculo, y éste es el estado óptimo para la siembra; en la senectud, el tubérculo ha perdido turgencia y presenta brotes ramificados o delgados (Wiersema, 1985).

Contenido de azúcares

Los azúcares son producidos por las plantas en grandes cantidades a través de la fotosíntesis y constituyen la principal fuente de energía para los seres vivos. Dos de las más importantes características de calidad en los tubérculos de papa son el contenido de almidón (60 a 80 % del contenido de materia seca total), el cual tiene influencia directa con la textura de los productos cocinados, y el contenido de azúcares.

Los azúcares reductores glucosa y fructosa expresan sus mayores efectos durante el freído del tubérculo al producir un color oscuro, ya que estos azúcares son químicamente reactivos; mientras que la sacarosa se relaciona indirectamente con el desarrollo del color oscuro, al ser un sustrato para la formación de glucosa y fructosa, bajo ciertas condiciones fisiológicas y ambientales (Stark y Love, 2003).

En la planta de papa, cierta cantidad de los azúcares producidos en las hojas son retenidos en ellas y en el dosel, y son utilizados en la respiración para

proveer de energía a la planta, empleada en mantenimiento, crecimiento y en el manejo de procesos metabólicos críticos; otra parte de los azúcares son transportados al tubérculo en donde son depositados en el citoplasma para el mantenimiento del sistema o son convertidos en almidón en los amiloplastos. A inicios del crecimiento del tubérculo, el contenido de almidón es bajo y los azúcares son altos, y cuando se alcanza la madurez fisiológica, se obtiene la máxima acumulación de materia seca y mínimo cantidad de azúcares (Stark y Love, 2003).

El contenido de azúcares totales en tubérculos inmaduros, en base a peso fresco, puede alcanzar hasta 3 %; mientras que en la madurez fisiológica la cantidad es menor a 1 % (Burton, 1982). En otros estudios, se reportan valores de 0.20 a 1.5 % de sacarosa y de 0.01 a 0.70 % de azúcares reductores (Ross y Davies, 1992; Sinha *et al.*, 1992; Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997b) en tubérculos inmaduros; en tanto que durante la madurez fisiológica, el contenido de sacarosa es de 0.10 a 0.60 % y de reductores 0.04 a 0.40 % (Rodríguez-Saona y Wrolstad, 1997; Knowles *et al.*, 2009). El contenido de azúcares durante la brotación de los tubérculos de papa muestra un incremento, en relación a los que se encuentran en condiciones de reposo. Dogras *et al.* (1989) observaron en algunas variedades un incremento en la concentración de azúcares totales y reductores (0.10 %) en tubérculos brotados. Sin embargo, en otros estudios, se ha observado que después de almacenar los tubérculos durante periodos prolongados, el contenido de azúcares puede incrementarse, sobre todo cuando se exponen a bajas temperaturas (Sowokinos, 2001).

I. CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CONTENIDO DE AZÚCARES EN PAPA (*Solanum tuberosum* L.). 1. ESTADOS DE MADUREZ DEL TUBÉRCULO

RESUMEN

La intención del presente trabajo fue evaluar, en condiciones de invernadero, el crecimiento y rendimiento de papa, y determinar el contenido de azúcares solubles en tubérculos con diferente estado de madurez. A partir del inicio de la tuberización y hasta la madurez fisiológica, se realizaron cuatro muestreos de tubérculo (5 g), considerados como estados de madurez (EM), a los que se les determinó el contenido de azúcares por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC). El experimento se estableció bajo el diseño de bloques completos al azar. Alpha fue la que presentó el ciclo biológico más largo entre todas las variedades, ya que requirió 1230 grados día a la madurez fisiológica, y fue el aumento en la duración de la etapa reproductiva final, la que causó tales diferencias. El mayor rendimiento se presentó en la variedad Mondial (380 g), y superó al de Vivaldi en 75 % y al de Alpha y Atlantic en 31 %, debido al mayor peso promedio de tubérculo (61 g). El alto contenido de sacarosa, glucosa y fructosa ($10.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) se presentó a los 21 días después del inicio de tuberización (EM 1), y Vivaldi fue quien tuvo la mayor cantidad de sacarosa y azúcares totales. Sin embargo, la variedad Atlantic de ciclo y rendimiento intermedió, presentó los niveles más bajos de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales independientemente del EM del tubérculo. En promedio de variedades y de manera individual, la sacarosa, azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales, disminuyeron a medida que el tubérculo aumentó su peso.

PALABRAS CLAVE: Sacarosa, Azúcares reductores, fenología, peso de tubérculos.

ABSTRACT

The objective of this research was to evaluate under greenhouse conditions, the growth and yield of potato, and determining the soluble sugars content in immature and mature potato tubers. From tuber initiation until physiological maturity, four samples (5 g) of potato tuber were taken and considered as maturity states (MS), which were analyzed by high performance liquid chromatography (HPLC) to obtain the sugars content. The experiment was established under a completely randomized block design. Alpha had the longest growing season among all varieties and it required 1230 degree days to physiological maturity. A highest degree days number in the final reproductive stage of Alpha increased the growing season. The highest tuber yield was obtained in the Mondial variety (380 g) and it had 75 and 31 % greater than Vivaldi, y Alpha y Atlantic, respectively, due to higher average tuber weight (61 g). The highest sucrose, glucose and fructose content ($10.25 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) was obtained at 21 days after tuber initiation (MS 1). Vivaldi variety had the highest sucrose and total sugars content among all varieties. However, the Atlantic variety of intermediate growing season and tuber yield presented the lowest sucrose, glucose, fructose and total sugars levels regardless maturity state of tuber. On Average of varieties and individually, the sucrose, reducing sugars (glucose and fructose) and total sugars content decreased as tuber weight increased.

KEY WORDS: Sucrose, reducing sugars, phenology, tubers weight.

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo alimenticio de mayor importancia a nivel mundial, presente en la dieta de muchas culturas, rico en carbohidratos, proteínas, minerales y vitaminas, y por los beneficios en la salud humana que esta especie proporciona, ya que algunos de sus constituyentes poseen ciertas propiedades antioxidantes (Suttle, 2008).

La producción de materia seca en el cultivo de papa es determinada entre otros factores por la duración de su ciclo biológico, el cual ocurre a través de un conjunto de fases y etapas fenológicas, y la variación en éstas depende del ambiente y del cultivar, aunque en condiciones no limitantes, la temperatura y longitud del día determinan las diferencias entre localidades (Kooman *et al.*, 1996). El rendimiento se puede definir como el producto del número de tubérculos por planta y el peso de éstos (Lynch *et al.*, 2001), y está determinado por el genotipo, el ambiente y su interacción (Milton y Allen, 1995).

La formación de los tubérculos en la planta de papa es un proceso complejo de desarrollo que involucra diferentes sistemas biológicos importantes. Factores como fotoperíodo corto (8 h), temperaturas frescas (18 °C) y niveles bajos de giberelinas promueven la tuberización (Hannapel *et al.*, 2004), además de que las citocininas y compuestos como el jasmonato (Vreugdenhil y Sergeeva, 1999; Hannapel *et al.*, 2004), la radiación (Jackson, 1999), concentración de CO₂ (Lawson *et al.*, 2002), nutrición de la planta y el genotipo (Struik y

Wiersema, 1999) han sido implicados en la regulación del desarrollo del tubérculo.

La cuantificación exacta de azúcares en papa es importante para propósitos científicos y comerciales (Bethke y Busse, 2008). La sacarosa, glucosa, fructosa (van Es y Hartmans, 1981) y pequeñas cantidades de maltosa durante la brotación (Ilin *et al.*, 1997), son los principales azúcares presentes en el tubérculo de papa; y su contenido puede ser afectado por la variedad, el estado fenológico, manejo del cultivo, factores ambientales y condiciones de almacenamiento (Thompson *et al.*, 2008).

En la etapa de tuberización ocurre la acumulación masiva de almidón en el tubérculo, y éste representa para la planta una gran demanda de carbohidratos (Sabba *et al.*, 2007); por lo que los niveles más altos de sacarosa, glucosa y fructosa se registran en tubérculos jóvenes o inmaduros y a medida que alcanzan la madurez fisiológica, las cantidades tienden a disminuir (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997b; Knowles *et al.*, 2009). En algunas investigaciones se reportan valores de 0.20 a 1.5 % de sacarosa (Santerre *et al.*, 1986; Ross y Davies, 1992; Sinha *et al.*, 1992; Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997b) y de 0.01 a 0.70 % de azúcares reductores (Ross y Davies, 1992; Sinha *et al.*, 1992; Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997b) en tubérculos inmaduros; mientras que durante la madurez fisiológica, el contenido de sacarosa es de 0.10 a 0.60 % y de azúcares reductores 0.04 a 0.40 % (Rodríguez-Saona y Wrolstad, 1997; Knowles *et al.*, 2009).

El conocimiento del desarrollo vegetativo y reproductivo de la planta de papa durante el ciclo de cultivo, así como la distribución de los azúcares durante el

crecimiento del tubérculo, permite identificar el momento exacto de la cosecha, y su posible manejo en el almacenamiento. Por lo anterior, el propósito de la presente investigación fue evaluar el crecimiento y rendimiento de papa, y determinar el contenido de azúcares en tubérculos con diferente estado de madurez.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó bajo condiciones de invernadero en el Instituto de Horticultura de la Universidad Autónoma Chapingo (19° 29' N, 98° 53' O; 2,250 msnm), entre los meses de octubre (2008) y febrero (2009). Durante todo el ciclo de cultivo se utilizó un termómetro de columna de mercurio marca Taylor® modelo 5458 para registrar las temperaturas máxima y mínima del aire (°C), con las que se obtuvo la temperatura media.

El material genético utilizado fueron las variedades Alpha, Atlantic, Mondial y Vivaldi. Para la siembra se usaron minitubérculos, con diámetro promedio de 23 a 32 mm, en estado fisiológico de dominancia apical. Dos minitubérculos de cada variedad se sembraron a 10 cm de profundidad, en bolsas de polietileno color negro con capacidad de 6 litros, las cuales contenían el sustrato compuesto por una mezcla de turba - perlita (1:1 v/v). Las bolsas se colocaron a una separación de 30 y 10 cm entre hileras y plantas, respectivamente; en cada bolsa se aplicó 1.2 g de la mezcla de N, P, K, Ca y Mg. Desde la siembra, el riego se aplicó de manera manual, a capacidad de campo y de manera periódica en todas las variedades.

El diseño experimental fue bloques completos al azar con tres repeticiones, y la unidad experimental consistió de cuatro contenedores (bolsas) separadas entre sí a 10 cm.

Se determinó el número de grados día (GD) acumulados hasta el inicio de cada fase y durante cada etapa fenológica del cultivo con el método residual clásico, que consiste en sumar la diferencia de la temperatura media diaria y la temperatura base de 6 °C (Cao y Tibbits, 1995) a partir de la emergencia de cada variedad; la fase de emergencia (E) se determinó cuando 50 % de las plantas de cada unidad experimental habían emergido; inicio de estoloneo (ES), fue el momento en que apareció el estolón en el tallo principal; inicio de tuberización (T), identificado como el momento en que ocurrió el engrosamiento del ápice del estolón; y madurez fisiológica del tubérculo (MT), o momento en que sucedió la máxima acumulación de la materia seca, que puede identificarse visualmente por la pérdida del color verde del follaje o inicio de la senescencia de éste.

La etapa vegetativa (EV) considera el periodo que transcurre desde la emergencia hasta el inicio de estoloneo, durante el cual se observó crecimiento vegetativo en la parte aérea y establecimiento del sistema radical en la parte subterránea; etapa reproductiva inicial (ER 1) que incluye el intervalo desde inicio de estoloneo hasta inicio de tuberización, y se caracterizó por la producción y crecimiento de estolones; y etapa reproductiva final (ER 2) que va desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica del tubérculo, y en la que ocurrió el crecimiento de éste.

Al momento de la cosecha se cuantificó el número de tubérculos por planta con diámetro mayor a 5 mm (NTP); peso (g) de tubérculos por planta (PTP); y peso promedio de tubérculo por planta (PPTP), que se obtuvo al dividir el PTP entre el NTP.

Se determinó la materia seca (g) de la parte aérea de la planta (MSA) que incluyó hojas y tallos, así como de la parte subterránea (MSR), que comprendió a la raíz y parte del estolón, al momento de la cosecha, en dos plantas por variedad. Las diferentes partes de la planta se colocaron en bolsas de papel y se llevaron a una estufa de secado (Blue M[®], modelo POM-326F), donde estuvieron 72 h a 75 °C, hasta peso constante.

Cuantificación de carbohidratos solubles por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC)

Obtención de la muestra

Las muestras de tubérculos se obtuvieron durante el periodo de crecimiento de éstos, comprendido entre el inicio de la tuberización y la madurez fisiológica de cada variedad. Se realizaron cuatro muestreos, considerados como estados de madurez (EM) del tubérculo, a intervalos de 14 ± 2 días, después del primero. En cada ocasión se cosecharon las dos plantas de una bolsa por variedad, en dos repeticiones. De las dos plantas se seleccionó el tubérculo de mayor peso (Cuadro 1.1) y del cual se tomó la muestra.

Cuadro 1.1. Peso de tubérculos con diferente estado de madurez, en cuatro variedades de papa. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.

VARIEDAD	ESTADO DE MADUREZ DEL TUBÉRCULO							
	UNO		DOS		TRES		CUATRO	
	DDT ^z	PESO ^y (g)	DDT	PESO (g)	DDT	PESO (g)	DDT	PESO (g)
Alpha	25	14	40	32	54	45	67	69
Atlantic	9	14	23	29	37	39	50	66
Mondial	26	21	40	47	54	67	67	84
Vivaldi	24	8	38	9	52	26	64	41
Media	21	14	35	29	49	44	62	65

^zDDT: días después del inicio de la tuberización; ^yvalor promedio de 2 tubérculos.

De la parte central de cada tubérculo, entre el extremo basal y apical, se extrajo una muestra de 5 ± 1 g y se colocó en nitrógeno líquido (-20 °C) en el que permaneció hasta su análisis.

Extracción de carbohidratos solubles

Las muestras congeladas de tubérculo fueron molidas en una licuadora, en forma individual, con 20 ml de etanol grado HPLC a 70 % y llevadas a temperatura de ebullición durante 5 minutos. El extracto se decantó, y al residuo se le realizó una segunda extracción empleando únicamente 10 ml de etanol; al final los extractos se juntaron. Cada extracto se centrifugó por 15 minutos a $4000 \times g$ en una centrífuga HERLE modelo Z230A (Labnet International, Inc. Edison, NJ. U.S.A) y posteriormente se filtró con papel Whatman No. 4. Se agregó manitol en concentración de $4 \text{ mg} \cdot \text{ml}^{-1}$ como estándar interno. Finalmente el extracto se aforó a 25 ml con el mismo tipo de solvente empleado para la extracción.

Del extracto aforado se tomaron 10 ml para concentrar a sequedad con presión reducida y baja temperatura (40 °C) mediante un rotoevaporador BUCHI R-215, Switzerland. El residuo se resuspendió en 2 ml de agua grado HPLC para pasarlo por una columna que contenía resinas intercambiadoras de iones, una básica (0.5 ml de Dowex - 1x8 - Fluka) y la otra ácida (0.5 ml de Dowex - 50wx8 - Fluka) en proporción 1:1 (p/p). La muestra purificada se pasó por un acrodisco de nylon de 0.45 µm, para colectar en un vial 1.5 ml de muestra.

Análisis de azúcares en HPLC

Se utilizó un equipo de cromatografía líquida de alta resolución serie 200 (Perkin Elmer, Boston Ma. U.S.A) compuesto por un automuestreador, bomba cuaternaria, degasificador, detector de índice de refracción y horno para columnas. El sistema se operó con el programa computacional TOTALCHROM versión 6.2.1. Se utilizó una columna Rezex RCM-monosaccharide Ca^{+2} (8 %) de 30 cm de longitud y 7.8 mm de diámetro. Como fase móvil se empleó agua grado HPLC. La velocidad de flujo fue de $0.6 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, el volumen de muestra inyectado de 20 µl y el tiempo de corrida 25 min. La temperatura de la columna se mantuvo a 85 °C. Se elaboraron curvas patrón usando estándares comerciales de sacarosa, glucosa y fructosa (Sigma, MN) en concentraciones de 0.5, 1.0, 2.5 y $5 \text{ mg} \cdot \text{mL}^{-1}$. Cada punto de las curvas se inyectó al menos tres veces para obtener los datos del área asociada a cada concentración; con esta información se obtuvieron las curvas de regresión para cada azúcar.

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente, por medio de un análisis de varianza y de regresión, y la prueba de comparación de medias de Tukey, por medio del paquete Statistical Analysis System (SAS).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura

Durante el ciclo de cultivo la temperatura máxima fluctuó entre 27 y 45 °C, y la mínima entre 1 y 11 °C (Figura 1.1). En general, temperaturas superiores a 30 °C e inferiores a 10 °C estuvieron presentes en toda la estación de crecimiento. Struik *et al.* (1990) indican que la presencia de altas temperaturas en la etapa reproductiva inicial (ER 1) puede ser benéfica, ya que aumenta la ramificación del estolón, condición que es de gran importancia para el rendimiento, toda vez que el número de tubérculos que se forman está altamente asociado con el número de estolones (Haverkort *et al.*, 1990).

La temperatura media fue de 20 °C, y coincidió con la óptima para el cultivo de papa reportada por Cao y Tibbits (1994), quienes encontraron mayor producción de biomasa y de tubérculos cuando las plantas crecieron a 20 °C; además de que también fue similar al rango de temperatura apropiado (18 a 22 °C) para la formación y desarrollo de tubérculos (Manrique, 1993).

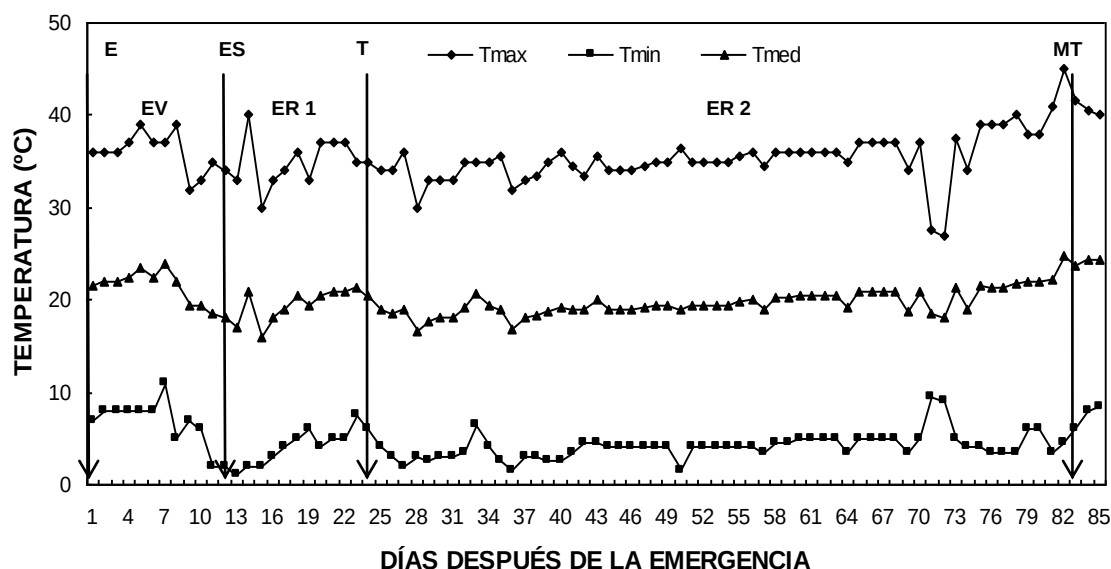


Figura 1.1. Temperatura del aire registrada durante la estación de crecimiento en condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. Las flechas indican las fases de inicio de estoloneo (E), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.

Fenología del cultivo

El ciclo biológico de las variedades evaluadas tuvo un comportamiento diferencial ($\alpha = 0.05$); fue contrastante en Alpha y Vivaldi, ya que ésta última requirió 11 % menor número de GD a la madurez fisiológica del tubérculo que Alpha, la más tardía, mientras que en Atlantic y Mondial fue intermedio (1194 GD). Excepto en Atlantic, las demás variedades iniciaron el estoloneo (200 GD) y tuberización (309 GD) en igual momento, y tuvieron estadísticamente igual duración en las etapas vegetativa (200 GD) y reproductiva inicial (109 GD). Sin embargo, la etapa reproductiva final fue la causante de la variación en el ciclo

biológico entre éstas (Cuadro 1.2), lo cual demuestra que la menor duración de las etapas afecta el ciclo biológico del cultivo (Kooman *et al.*, 1996), debido a las diferencias genotípicas en el desarrollo (Collins, 1977); no obstante el ambiente puede afectar este comportamiento (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997a).

Cuadro 1.2. Grados día requeridos para alcanzar las principales fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.

VARIEDAD	FASES			ETAPAS		
	ES	T	MT	EV	ER 1	ER 2
Alpha	198a ^z	307 b	1230a	198a	109 b	923a
Atlantic	122 b	429a	1189 b	122 b	307a	760 c
Mondial	203a	299 b	1199 b	203a	96 b	900 b
Vivaldi	199a	321 b	1093 c	199a	123 b	771 c
Media	180	339	1178	180	159	838
DMS	23	34	23	23	40	17

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

ES: inicio de estoloneo; T: inicio de tuberización; MT: madurez fisiológica del tubérculo; EV: etapa vegetativa; ER 1: etapa reproductiva inicial; ER 2: etapa reproductiva final.

Rendimiento de tubérculo y de la materia seca

La variedad Mondial alcanzó mayor rendimiento por planta y superó significativamente a Vivaldi (75 %) y Alpha y Atlantic (31 %) (Cuadro 1.3), debido al mayor peso promedio del tubérculo, ya que este carácter, además del número de tubérculos por planta, son los componentes que definen el redimiendo (Zvomuya y Rosen, 2002); Alpha y Atlantic superaron estadísticamente en número de tubérculos por planta (36 %) a las demás variedades, aunque su menor rendimiento con respecto a Mondial se debió al menor peso promedio de tubérculo por planta. Estos resultados concuerdan con

lo reportado por Walworth y Carling (2002) quienes indican que un incremento en el número de tubérculos por planta afecta su tamaño final.

Cuadro 1.3. Rendimiento de tubérculo y sus componentes, y acumulación de materia seca en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de invernadero. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.

VARIEDAD	NTP	PTP (g)	PPTP (g)	MSA (g)	MSR (g)
Alpha	10a ^z	247 b	24 b	22a	3 b
Atlantic	12a	277 b	22 b	28a	9a
Mondial	7 b	380a	61a	29a	7a
Vivaldi	7 b	95 c	11 c	7 b	1 b
Media	9	250	29	21	5
DMS	2	44	7	8	3

^aValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

NTP: número de tubérculos por planta; PTP: peso de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta; MSA: materia seca de la parte aérea; MSR: materia seca de la parte subterránea.

Las variedades Alpha, Atlantic y Mondial acumularon cantidad similar de biomasa ($\alpha = 0.05$) en la parte aérea y fueron superiores a Vivaldi (73 %); en tanto que Atlantic y Mondial superaron a Alpha y Vivaldi (75 %) en la acumulación de materia seca de la parte subterránea (Cuadro 1.3). El alto contenido de biomasa aérea y subterránea en la variedad Mondial estuvo también acompañado de un mayor peso de tubérculos por planta, lo cual indica la importancia de estos caracteres sobre el rendimiento (Kleinkopf, 1983). A pesar de que Alpha y Atlantic tuvieron alto contenido de materia seca aérea, el comportamiento de su rendimiento fue diferente al de Mondial, lo que pudo ser debido a la competencia que se generó entre el crecimiento de las partes aérea y subterránea, principalmente por el mayor número de tubérculos por planta que estas variedades tuvieron.

Contenido de azúcares en tubérculos de papa

El tubérculo representa el principal sitio de demanda de fotoasimilados en la planta durante su crecimiento, y son traslocados de los sitios de síntesis (hojas) hacia los órganos en desarrollo, en forma de sacarosa, principalmente (Ferne *et al.*, 2002). En esta investigación, el contenido de azúcares solubles varió de acuerdo con el estado de madurez del tubérculo. En la figura 1.2, se presenta el perfil de azúcares en tubérculos con estado de madurez 4 mediante HPLC.

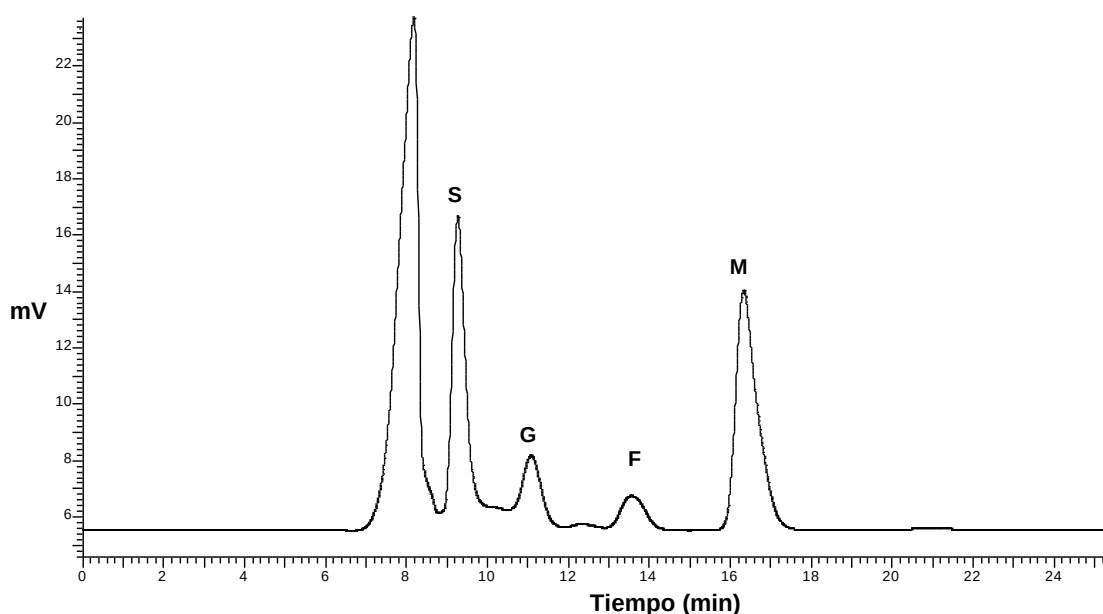


Figura 1.2. Cromatograma de azúcares en tubérculos de papa con estado de madurez 4, variedad Atlantic. Los picos representan a la sacarosa (S), glucosa (G), fructosa (F) y manitol (M) como estándar interno.

De los tres azúcares solubles que se monitorearon, la sacarosa fue la que se encontró en mayor cantidad ($\alpha = 0.05$) en los cuatro estados de madurez (Cuadro 1.4). El contenido de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fue 63, 65, 38 y 63 % mayor a los 21 que a los 62 DDT y, en general, la cantidad de

azúcares disminuyó conforme transcurrió el periodo de crecimiento o llenado de los tubérculos. Estos resultados concuerdan con los reportados por Sinha *et al.* (1992) y Kolbe y Stephan-Beckmann (1997b) quienes indican que valores altos de sacarosa, glucosa y fructosa, se presentan en tubérculos inmaduros. Otros estudios destacan la importancia del monitoreo de la sacarosa durante el crecimiento del tubérculo, ya que la concentración más baja ocurre durante la madurez (Sabba *et al.*, 2007; Knowles *et al.*, 2009), como ocurrió con los tubérculos en estado de madurez 4 de este estudio, por lo que el bajo nivel de este azúcar podría ser utilizado como un indicador de cosecha, y para lo cual, hoy en día existen métodos no destructivos que permiten obtener el resultado en minutos, con el uso de técnicas en las que se usa la espectroscopia del infrarojo cercano (Chen *et al.*, 2010).

Cuadro 1.4. Contenido de azúcares en tubérculos de papa a diferente estado de madurez. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.

ESTADO DE MADUREZ	AZÚCARES (mg·g ⁻¹ PF)			
	SACAROSA	GLUCOSA	FRUCTOSA	TOTALES
1 (21 DDT)	7.65a ^z	2.22a	0.37a	10.25a
2 (35 DDT)	5.44 b	1.19 b	0.25 b	6.89 b
3 (49 DDT)	3.29 c	0.47 c	0.20 b	3.96 c
4 (62 DDT)	2.81 c	0.77 c	0.23 b	3.82 c
DMS	1.01	0.31	0.10	1.26

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

PF: peso fresco del tubérculo; DDT: días después del inicio de tuberización.

Al analizar los azúcares solubles por estado de madurez (Figura 1.3), se observó que la sacarosa (10.44 a 1.81 mg·g⁻¹) y los azúcares totales (13.40 a 2.16 mg·g⁻¹) se encontraron en mayor concentración ($\alpha = 0.05$), a lo largo del

crecimiento del tubérculo, mientras que en éste periodo, la concentración de glucosa y fructosa fueron menores a 3.5 y 0.60 mg·g⁻¹, respectivamente. En tubérculos inmaduros (EM 1 y 3), la variedad Vivaldi acumuló 36-31 % y 42-43 % más sacarosa y azúcares totales que las demás variedades (Figura 1.3a, 1.3c); mientras que en EM 2 (Figura 1.3b), Mondial y Vivaldi tuvieron 60 y 59 % mayor sacarosa y azúcares totales que Alpha y Atlantic. En los tubérculos con EM 4 (Figura 1.3d), Alpha y Vivaldi registraron 33 % mayor cantidad de sacarosa que Atlantic y Mondial, en tanto que Alpha, Mondial y Vivaldi fueron las variedades que tuvieron el mayor contenido de azúcares totales.

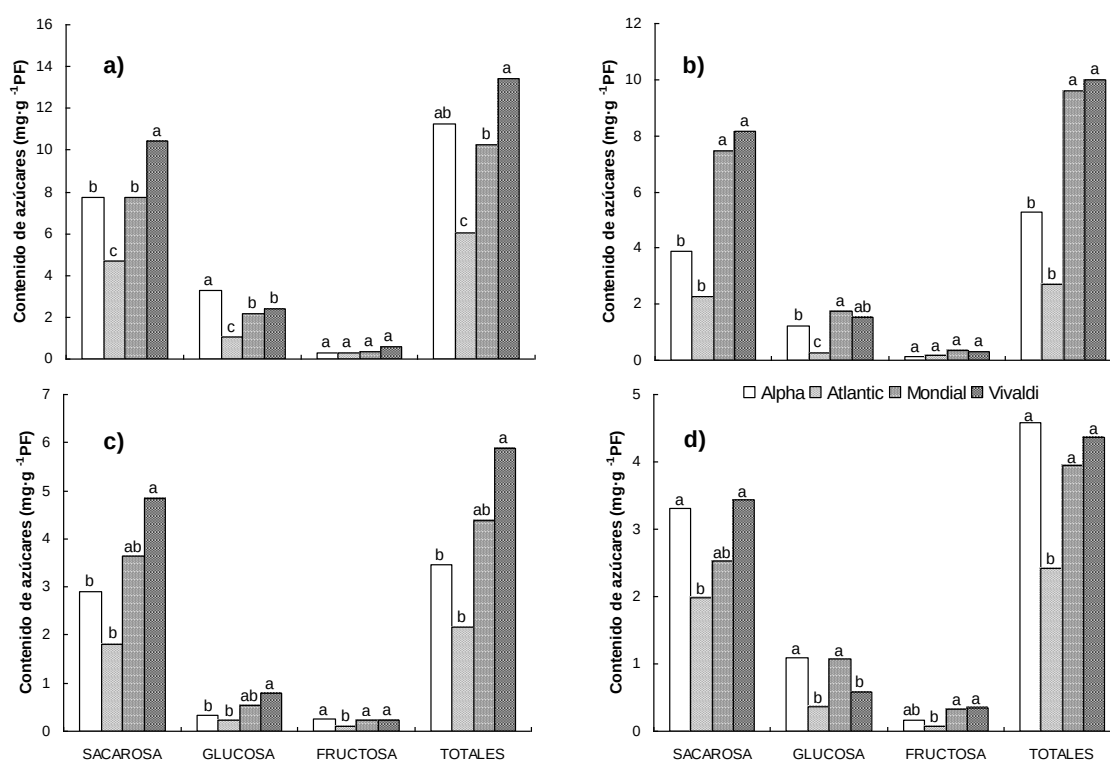


Figura 1.3. Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa con estado de madurez uno (21 DDT; a), dos (35 DDT; b), tres (49 DDT; c) y cuatro (62 DDT; d). Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. Valores con la misma letra dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

De manera general e independientemente del estado de madurez del tubérculo, Atlantic fue la variedad con menor contenido de azúcares. Al respecto, Pritchard y Adam (1992) indican que existen variedades con el potencial genético de mantener e incluso disminuir el contenido de azúcares en el tubérculo, siempre y cuando, durante la estación de crecimiento no ocurran condiciones ambientales desfavorables que causen estrés al cultivo. A pesar de las diferencias en el contenido de azúcares entre variedades, se pudo apreciar que a medida que éstas alcanzaron la madurez fisiológica, las cantidades de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fueron inferiores a $5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ de peso fresco, valor que se encuentran dentro del rango reportado por Pritchard y Adam (1992), Sinha *et al.* (1992), Kolbe y Stephan-Beckmann (1997b) y Knowles *et al.* (2009).

En la interacción entre variedades y estados de madurez del tubérculo, se observó que la variedad Vivaldi, con relación a las demás, exhibió significativamente mayor variación en la cantidad de azúcares al cambiar de una condición a otra (Cuadro 1.5). Esta misma variedad en EM 1 y 2 tuvo 80 y 81 % mayor contenido de sacarosa y azúcares totales que Atlantic en EM 3; en tanto que Alpha en EM 1 presentó mayor cantidad de glucosa (92 %) que Atlantic con EM 2 y 3. La variedad Vivaldi en el primer estado de madurez tuvo mayor contenido de fructosa (88 %) que Atlantic con madurez completa.

Cuadro 1.5. Efecto de la interacción variedad x estado de madurez del tubérculo de papa sobre el contenido de azúcares. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009.

VARIEDAD	ESTADO DE MADUREZ	AZÚCARES (mg·g ⁻¹ PF)			
		SACAROSA	GLUCOSA	FRUCTOSA	TOTALES
Alpha	1 (25 DDT)	7.71ab ^z	3.26a	0.30 bcd	11.27ab
Alpha	2 (40 DDT)	3.90 de	1.22 def	0.15 def	5.27 de
Alpha	3 (54 DDT)	2.89 de	0.32 hi	0.25 bcde	3.47 de
Alpha	4 (67 DDT)	3.31 de	1.09 defg	0.17 cdef	4.58 de
Atlantic	1 (9 DDT)	4.71 cde	1.05 defgh	0.29 bcd	6.06 cd
Atlantic	2 (23 DDT)	2.26 de	0.26 i	0.19 bcdef	2.72 de
Atlantic	3 (37 DDT)	1.81 e	0.24 i	0.10 ef	2.16 e
Atlantic	4 (50 DDT)	1.98 de	0.36 ghi	0.07 f	2.41 de
Mondial	1 (26 DDT)	7.73ab	2.17 bc	0.35 bc	10.26ab
Mondial	2 (40 DDT)	7.48abc	1.75 bcd	0.36 b	9.60 bc
Mondial	3 (54 DDT)	3.63 de	0.53 fghi	0.22 bcdef	4.37 de
Mondial	4 (67 DDT)	2.53 de	1.07 defgh	0.33 bcd	3.94 de
Vivaldi	1 (24 DDT)	10.44a	2.39 b	0.57a	13.40a
Vivaldi	2 (38 DDT)	8.15a	1.53 cde	0.31 bcd	9.99ab
Vivaldi	3 (52 DDT)	4.84 bcd	0.80 efghi	0.23 bcdef	5.87 cde
Vivaldi	4 (64 DDT)	3.44 de	0.58 fghi	0.35 bc	4.37 de
DMS		2.97	0.75	0.18	3.76

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

PF: peso fresco del tubérculo; DDT; días después del inicio de tuberización.

La variación mostrada en el contenido de azúcares entre variedades, aún en el mismo estado de madurez, refleja la habilidad que tienen algunos genotipos para acumular carbohidratos durante el desarrollo del cultivo, aunque este comportamiento depende de la variedad (Sinha *et al.*, 1992; Park *et al.*, 2009), estrés hídrico (Bethke *et al.*, 2009) y nutrimental (Ilin *et al.*, 1997) y de la temperatura (Wolf *et al.*, 1991) en la estación de crecimiento. Los bajos niveles de azúcares totales y sobre todo de sacarosa en algunas variedades en los tubérculos con estado de madurez 3, sugiere que éstos pudieron ser cosechados en esa condición, ya que, según Sabha *et al.* (2007) y Knowles *et*

al. (2009), los menores valores de sacarosa se encuentran durante la madurez fisiológica del tubérculo.

El contenido de azúcares solubles presentó alta asociación significativa con el tamaño del tubérculo. En promedio de variedades, la sacarosa (Figura 1.4a), azúcares reductores (glucosa y fructosa Figura 1.4b) y totales (Figura 1.4c), disminuyeron a medida que el tubérculo aumentó su tamaño; mientras que de manera individual, las variedades Alpha, Atlantic, Mondial y Vivaldi mostraron la misma tendencia al asociar los tres azúcares con el crecimiento del tubérculo (Figura 1.4).

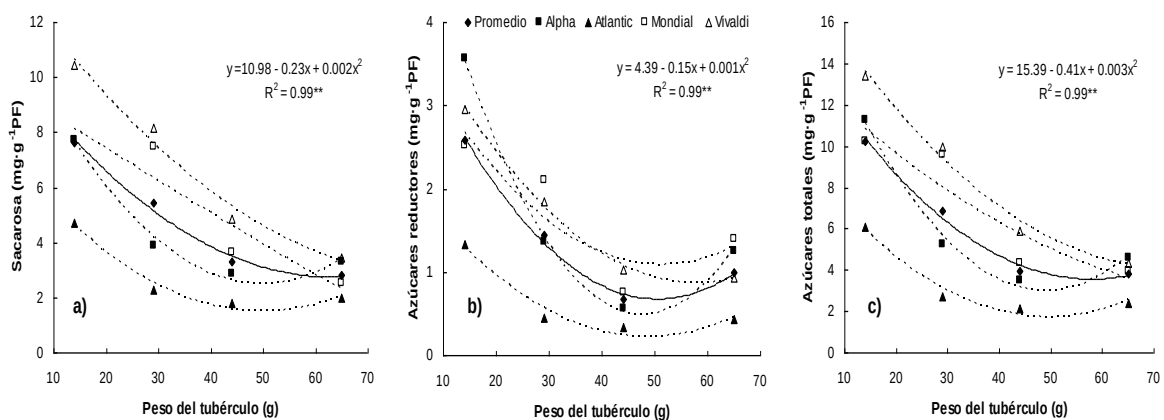


Figura 1.4. Relación entre el contenido de sacarosa (a), azúcares reductores (b) y totales (c) con el tamaño del tubérculo, en cuatro variedades de papa. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. El modelo de regresión representa al promedio de variedades.

Al respecto, Kolbe y Stephan-Beckmann (1997b) y Knowles *et al.* (2009) indican que el mayor contenido de azúcares se presenta cuando los tubérculos son de tamaño pequeño o tienen un alto grado de inmadurez, y que esas cantidades

disminuyen de manera directa en el momento que el tubérculo incrementa su tamaño o alcanza la madurez fisiológica, y que el ambiente no sea un factor condicionante.

Los azúcares totales, con excepción de los tubérculos que alcanzaron la madurez fisiológica a los 1093 grados día (GD), se incrementaron significativamente de manera proporcional a la duración del ciclo biológico del cultivo (Figura 1.5). Resultados que concuerdan con lo reportado por Knowles *et al.* (2009) quienes obtuvieron mayor contenido de azúcares en genotipos con ciclo biológico más largo que en los de maduración temprana.

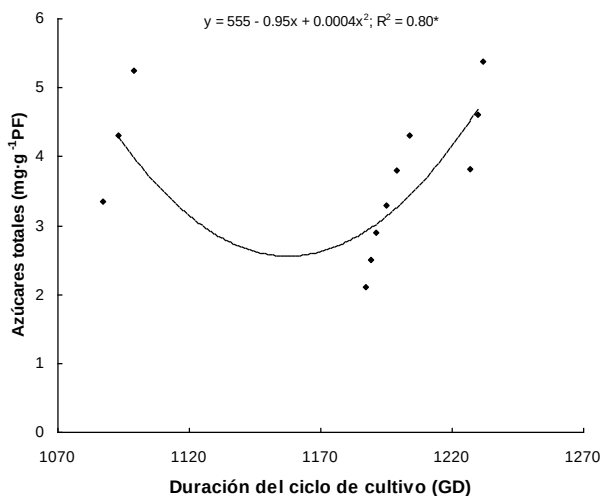


Figura 1.5. Relación entre el contenido de azúcares totales en tubérculos de papa y la duración del ciclo de cultivo. Chapingo, Méx. Ciclo Otoño-Invierno, 2008-2009. El modelo de regresión representa al promedio de tres repeticiones.

El alto contenido de azúcares en los tubérculos que maduraron más pronto, con relación a los de madurez intermedia, pudo ser debido a la presencia de

temperaturas máximas mayores a 30 °C durante el crecimiento del tubérculo, ya que este factor de estrés puede afectar el contenido de azúcares (Wolf *et al.*, 1991), y a pesar de que todas las variedades estuvieron expuestas a tales condiciones, algunas fueron más susceptibles, como resultado de su carga genética (Pritchard y Adam, 1992).

CONCLUSIONES

Con base en el material genético y las condiciones de crecimiento bajo las que se realizó la presente investigación, se concluye que el contenido de azúcares solubles fue afectado por el estado de madurez del tubérculo, y la mayor concentración en éste se presentó a los 21 días después del inicio de tuberización.

La variedad Atlantic de ciclo y rendimiento intermedio, presentó los niveles más bajos de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales independientemente del estado de madurez del tubérculo.

El contenido de sacarosa, azúcares reductores y totales tuvieron una relación inversa con el crecimiento del tubérculo; en tanto que los azúcares totales se incrementaron al aumentar la duración del ciclo biológico del cultivo.

LITERATURA CITADA

BETHKE, P. C.; BUSSE, J. C. 2008. Validation of a simple, colorimetric, microplate assay using amplex red for the determination of glucose and sucrose in potato tubers and other vegetables. *American Journal of Potato Research* 85: 414-421.

BETHKE, P. C.; SABBA, R.; BUSSAN, A. J. 2009. Tuber water and pressure potentials and sucrose contents increase in response to moderate drought and heat stress. *American Journal of Potato Research* 86: 519-532.

CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1994. Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119: 775-778.

CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1995. Leaf emergence on potato stems in relation to thermal time. *Agronomy Journal* 87: 474-477.

COLLINS W., B. 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. *Can. J. Plant Sci.* 57: 797-801.

CHEN, J. Y.; ZHANG, H.; MIAO, Y.; ASAKURA, M. 2010. Non destructive determinations of sugar content in potato tubers using visible and near infrared spectroscopy. *Japan Journal of Food Engineering* 11: 59-64.

FERNIE, A.; WILLMITZER, L.; TRETHERWAY, R. N. 2002. Sucrose to starch: A transition in molecular plant physiology. *Trends Plant Sci.* 7: 35-41.

HANNAPEL D., J.; CHEN, H.; ROSIN, F. M.; BANERJEE, K. A.; DAVIES, J. P. 2004. Molecular controls of tuberization. *American Journal of Potato Research* 81: 363-274.

HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; BODLAENDER, K. B. A. 1990. The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field studies. *Potato Research* 33: 89-96.

ILIN, Z.; DUROVKA, M.; MARKOVIC, V. 1997. Effect of fertility and irrigation on sugar content in potato tubers. *Acta Hort.* 462: 303-309.

JACKSON, S. D. 1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiology* 119: 1-8.

- KLEINKOPF G., E. 1983. Potato, pp. 287-305. *In*: Crop Water Relations. TEARE I., D.; PEET, M. M (eds.). John Wiley and Sons. New York, USA.
- KNOWLES, N. R.; DRISKILL, E. P.; KNOWLES, L. O. 2009. Sweetening responses of potato tubers of different maturity to conventional and non-conventional storage temperature regimes. *Postharvest Biology and Technology* 52: 49-61.
- KOLBE, H.; STEPHAN-BECKMANN, S. 1997a. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). I. Leaf and stem. *Potato Research* 40: 111-129.
- KOLBE, H.; STEPHAN-BECKMANN, S. 1997b. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). II. Tuber and whole plant. *Potato Research* 40: 135-153.
- KOOMAN P., L.; FAHEM, M.; TEGERA, P.; HAVERKORT, A. J. 1996. Effects of climate of different potato genotypes 2. Dry matter allocation and duration of growth cycle. *European Journal of Agronomy* 5: 207-217.
- LAWSON, T.; CRAIGON, J.; BLACK, C. R.; COLLS, J. J.; LANDON, G.; WEYERS, D. B. 2002. Impact of elevated CO₂ and O₃ on gas exchange parameters and epidermal characteristics in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Journal of Experimental Botany* 53: 737-746.
- LYNCH D., R.; KOZUB, G. C.; KAWCHUK, L. M. 2001. The relationship between yield, mainstem number, and tuber number in five maincrop and two early-maturing cultivars. *American Journal of Potato Research* 78: 83-90.
- MANRIQUE, L. A. 1993. Constraints for potato production in the tropics. *J. Plant Nutr.* 16: 2075-2120.

MILTON P., J.; ALLEN, S. D. 1995. Breeding Field Crops. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 494 p.

PARK, S. W.; JEON, J. H.; KIM, H. S.; HONG, S. J.; ASWATH, C.; JOUNG, H. 2009. The effect of size and quality of potato microtubers on quality of seed potatoes in the cultivar 'Superior'. *Scientia Horticulturae* 120: 127-129.

PRITCHARD, M. K.; ADAM, L. R. 1992. Preconditioning and storage of chemically immature Russet Burbank and Shepody potatoes. *American Potato Journal* 69: 805-815.

RODRÍGUEZ-SAONA, L. E.; WROLSTAD, R. E. 1997. Influence of potato composition on chip color quality. *American Potato Journal* 74: 87-106.

ROSS, H. A.; DAVIES, H. V. 1992. Sucrose metabolism in tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Plant Physiology* 98: 287-293.

SABBA, R. P.; BUSSAN, A. J.; MICHAELIS, B. A.; HUGHES, R.; DRILIAS, M. J.; GLYNN, M. T. 2007. Effect on planting and vine-kill timing on sugars, specific gravity and skin set in processing potato cultivars. *American Journal of Potato Research* 84: 205-215.

SANTERRE, C. R.; CASH, J. N.; CHASE, R. W. 1986. Influence of cultivar, harvest-date and soil nitrogen on sucrose, specific gravity and storage stability of potatoes grown in Michigan. *American Potato Journal* 63: 99-110.

SINHA, N. K.; CASH, J. N.; CHASE, R. W. 1992. Differences in sugars, chip color, specific gravity and yield of selected potato cultivars grown in Michigan. *American Potato Journal* 69: 385-389.

SUTTLE, J. 2008. Symposium introduction: enhancing the nutritional value of potato tubers. *American Journal of Potato Research* 85: 266.

STRUIK, P. C.; HAVERKORT, A. J.; VREUGDENGIL, D.; BUS, C. B.; DANKERT, R. 1990. Manipulation of tuber-size distribution of a potato crop. *Potato Research* 33: 417-432.

STRUIK, P. C.; WIERSEMA, G. S. 1999. *Seed Potato Technology*. Wageningen Pers, Wageningen, Netherlands. 383 p.

THOMPSON, A. L.; LOVE, S. L.; SOWOKINOS, J. R.; THORNTON, M.K.; SHOCK, C. C. 2008. Review of the sugar end disorder in potato (*Solanum tuberosum* L.). *American Journal of Potato Research* 85: 375-386.

VAN ES, A.; HARTMANS, Y. 1981. Sugars and Starch During Tuberization, Storage and Sprouting, pp. 82-98. *In: Storage of Potatoes*. RASTOVSKI, A.; VAN ES, A. (eds.). Pudoc. Wageningen, The Netherlands.

VREUGDENHIL, D.; SERGEEVA, I. L. 1999. Gibberellins and tuberization in potato. *Potato Research* 42: 471-481.

WALWORTH, J. L.; CARLING, D. E. 2002. Tuber initiation and development in irrigated and non irrigated potatoes. *American Journal of Potato Research* 79: 387-395.

WOLF, S.; MARANI, A.; RUDICH, J. 1991. Effect of temperature on carbohydrate metabolism in potato plants. *Journal of Experimental Botany* 42: 619-625.

ZVOMUYA, J.; ROSEN, C. J. 2002. Biomass partitioning and nitrogen use efficiency of 'Soperior' potato following genetic transformation for resistance to Colorado potato beetle. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127: 703-709.

II. CRECIMIENTO, RENDIMIENTO Y CONTENIDO DE AZÚCARES EN PAPA (*Solanum tuberosum* L.). 2. ESTADOS FISIOLÓGICOS DEL TUBÉRCULO

RESUMEN

El presente trabajo tuvo como propósito evaluar, en condiciones de campo, el crecimiento y rendimiento de papa, y determinar el contenido de azúcares solubles en tubérculos con diferente estado fisiológico, y el efecto que tienen en la brotación de semilla-tubérculo durante el almacenamiento. En el periodo de almacenamiento se realizaron cuatro muestreos (5 g) de tubérculo, correspondientes a cada uno de los estados fisiológicos, a los que se les determinó el contenido de azúcares por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC). El experimento se estableció bajo el diseño de bloques completos al azar. Alpha tuvo el ciclo biológico más prolongado entre todas las variedades, ya que requirió 1170 grados día a la madurez fisiológica, debido a la mayor duración de las etapas vegetativa y reproductiva inicial; el rendimiento fue similar en las variedades Alpha, Gigant y Vivaldi (659 g) y en éstas resultó 58 % mayor que en Atlantic, y el número y peso de tubérculos comerciales por planta fueron los componentes que más contribuyeron sobre el rendimiento. En los tubérculos con estado fisiológico de dominancia apical (109 días después de la cosecha, DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senectud (237 DDC), fue donde se presentaron los mayores contenidos de sacarosa, glucosa y fructosa (7.10 a 7.89 mg·g⁻¹), y en los que Vivaldi registró la mayor cantidad de azúcares reductores y totales. La longitud y peso seco del brote aumentaron a medida que el contenido de azúcares reductores y totales fue mayor, en promedio de

variedades, y de manera individual Alpha y Gigant mostraron el mismo comportamiento con los azúcares totales y Vivaldi con los reductores.

PALABRAS CLAVE: Sacarosa, Azúcares reductores, brotación, fenología, peso de tubérculos.

ABSTRACT

The aim of this research was to evaluate under field conditions, the growth and yield of potato, and determining the soluble sugars content in tubers with different physiological age, and their effects on the tuber-seed sprouting during storage. In the storage period, four samples (5 g) of potato tuber were taken and corresponding to each physiological age of tuber, which were analyzed by high performance liquid chromatography (HPLC) to obtain the sugars content. The experiment was established under a completely randomized block design. Alpha had the longest growing season among all varieties and it required 1170 degree days to physiological maturity, due to the longer duration of vegetative and initial reproductive stages. The tuber yield was similar in the Alpha, Gigant and Vivaldi varieties (659 g) and they had 58 % greater than Atlantic, due to higher number and weight of marketable tubers per plant. The tubers with physiological age of apical dominance (109 days after harvest, DAH), multiple sprouting (153 DAH) and senescence (237 DAH) had the highest sucrose, glucose and fructose contents (7.10 to 7.89 mg·g⁻¹), and in which Vivaldi variety had the highest total and reducing sugars content. On average, sprout length and weight of the varieties increased as the content of total and reducing sugars of the tuber

increased; individually, Alpha and Gigant varieties had a similar behaviour with total sugars and in Vivaldi with reducing sugars.

KEY WORDS: Sucrose, reducing sugars, sprouting, phenology, tubers weight.

INTRODUCCIÓN

La formación de tubérculos en papa (*Solanum tuberosum* L.) depende, entre otros factores, de la disponibilidad de asimilados y de la habilidad de los tubérculos para acumularlos; antes de la tuberización, los fotoasimilados se destinan principalmente para desarrollar hojas, tallos y raíces. Sin embargo, con el inicio de la tuberización, esta tendencia cambia ya que a medida que los tubérculos crecen, su demanda de asimilados aumenta (Wolf, 1993).

Los carbohidratos producidos en las hojas a lo largo del ciclo del cultivo, son translocados al tubérculo en crecimiento y acumulados en forma de almidón; a inicios del crecimiento del tubérculo, el contenido de almidón es bajo y los azúcares altos, y cuando se alcanza la madurez fisiológica, se obtiene la máxima acumulación de materia seca y mínima cantidad de azúcares, y éstos últimos, constituyen la principal fuente de energía para la respiración u obtención de energía metabólica, biosíntesis celular y almacenamiento (Stark y Love, 2003).

Al momento de la cosecha, los tubérculos de papa están en estado fisiológico de reposo y no tienen capacidad de brotación, aun cuando se coloquen en un ambiente favorable, debido a condiciones internas como el balance hormonal de promotores e inhibidores. Conforme transcurre el periodo de

almacenamiento, la cantidad de promotores se incrementa y comienza el crecimiento del brote (Suttle, 2004), lo que da origen a los estados de dominancia apical, brotación múltiple y senectud.

En la dominancia apical, se rompe el reposo y sólo se desarrolla un brote en el ápice del tubérculo; mientras que en la brotación múltiple, existen varios brotes distribuidos en el tubérculo; en la senectud, se tienen brotes ramificados, largos, delgados y débiles, y pérdida de turgencia en el tubérculo (Wiersema, 1985).

La cantidad de sacarosa en los tubérculos de papa indica el grado de madurez química del cultivo y el tipo de procesamiento después del almacenamiento, mientras que la concentración de azúcares reductores (glucosa y fructosa) está asociado con la calidad en el freído (Sabba *et al.*, 2007).

El contenido de azúcares en los tubérculos de papa es variable y puede ser afectado por la variedad, estado fenológico y por los factores ambientales, incluyendo condiciones de manejo del cultivo (Thompson *et al.*, 2008). Al momento de la cosecha, van Es y Hartmans (1981) reportan valores del 1.28 % de azúcares totales y 0.55 % de azúcares reductores. Sin embargo, estos valores pueden cambiar dependiendo de las condiciones de manejo (Burton, 1989). En otros estudios, Rodríguez-Saona y Wrolstad (1997) reportaron valores de 0.13 % de sacarosa, 0.04 % de glucosa y 0.03 % de fructosa; mientras que Sabba *et al.* (2007) obtuvieron valores de 0.10 % de sacarosa y 0.14 % de glucosa en tubérculos recién cosechados. No obstante, los trabajos sobre el contenido de estos azúcares durante el proceso de brotación del tubérculo son escasos y con resultados poco contundentes.

Dogras *et al.* (1989) observaron incremento en la concentración de azúcares totales y reductores en tubérculos brotados de la variedad Spunta, en tanto que en Sebago el contenido se mantuvo constante; Vreugdenhil (2004) destaca la importancia de los azúcares durante la brotación, como fuente de energía para su crecimiento.

Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar el crecimiento y rendimiento de papa, y determinar el contenido de azúcares en tubérculos en diferente estado fisiológico, y el efecto que tienen éstos en la brotación de semilla-tubérculo.

MATERIALES Y MÉTODOS

La presente investigación se realizó en el Municipio de San Lorenzo Cuapixtla, Tlaxcala (19° 18' N, 97° 46' O y 2410 msnm), entre los meses de abril y agosto de 2008, bajo condiciones de riego. La región posee un clima C (Wo) (w) b (í) C (Wo) (García, 1988) y suelo de tipo regosol.

El material genético estuvo integrado por las variedades Alpha, Atlantic, Gigant y Vivaldi. En la siembra se usaron minitubérculos (16 a 28 mm) de diámetro en estado de dominancia apical, se establecieron en surcos de 5 m de longitud con 0.90 m de anchura y 0.25 m entre plantas; en cada surco se depositaron 20 minitubérculos a 10 cm de profundidad.

En la siembra y 20 días después de la emergencia se fertilizó con la fórmula 250-60-350-91-63 (N, P, K, Ca y Mg). Durante el ciclo de cultivo se irrigó por aspersión de acuerdo con las necesidades hídricas del cultivo, y se mantuvo el suelo a capacidad de campo. Desde la emergencia y hasta la madurez

fisiológica del tubérculo, se registró la temperatura máxima y mínima del aire (°C) con un termómetro de columna de mercurio marca Taylor® modelo 5458; con esos datos se obtuvo la temperatura media.

El diseño experimental fue bloques completos al azar con cuatro repeticiones, y la unidad experimental estuvo constituida por cuatro surcos.

Se determinó el número de grados día (GD) acumulados al inicio de cada fase y durante cada etapa fenológica del cultivo con el método residual clásico y una temperatura base de 6 °C (Cao y Tibbits, 1995) a partir de la emergencia; la fase de emergencia (E) fue el momento en que 50 % de las plantas de cada unidad experimental habían emergido; el inicio de estoloneo (ES), fue cuando apareció el estolón en el tallo principal; el inicio de tuberización o de crecimiento del tubérculo (T), se identificó como el momento en que engrosó el ápice del estolón; y la madurez fisiológica del tubérculo (MT), ocurrió cuando sucedió la máxima acumulación de materia seca, lo que se puede identificar visualmente por la pérdida del color verde del follaje o inicio de la senescencia de éste. Como etapa vegetativa (EV) se consideró el periodo que transcurre desde la emergencia hasta el inicio de estoloneo, durante el cual ocurre el crecimiento de la parte aérea y establecimiento del sistema radical en la parte subterránea; la etapa reproductiva inicial (ER 1) incluye el intervalo que transcurre entre el inicio de estoloneo y el de tuberización, y se caracterizó por la generación y crecimiento de estolones; y la etapa reproductiva final (ER 2) va desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica del tubérculo, y en ella ocurrió el crecimiento de éste.

Durante la cosecha se cuantificó el número (NTCP) y peso (PTCP, g) de tubérculos comerciales por planta ($\varnothing >20$ mm); número (NTNCP) y peso (PTNCP, g) de tubérculos no comerciales por planta ($\varnothing <20$ mm), deformes, rajados y verdes; número total de tubérculos por planta (NTTP), que se obtuvo al sumar el NTCP y el NTNCP; peso total de tubérculos por planta (PTTP, g), que fue la suma del PTCP y el PTNCP; y peso promedio de tubérculo por planta (PPTP), el cual se obtuvo al dividir el PTTP entre el NTTP.

Condiciones de almacenamiento

En la cosecha, los tubérculos de cuatro plantas por variedad y repetición fueron colocados en bolsas de papel para ser almacenados en laboratorio con luz ambiental, bajo las condiciones de temperatura y humedad relativa que se muestran en el Cuadro 2.1, hasta que mostraron el máximo desarrollo de brote. Se consideró que los tubérculos dejaron el reposo cuando en 50 % de éstos su brote principal midió 4 ± 2 mm. La longitud (mm) y peso seco (mg) del brote se registraron en cinco tubérculos por variedad y tres repeticiones, en los estados fisiológicos de dominancia apical (un solo brote), brotación múltiple (más de un brote) y senescencia (más de un brote y pérdida de turgencia de los tubérculos). En cada ocasión se midió el brote de mayor longitud, y a partir de la brotación múltiple se consideraron todos los brotes para medir el peso seco.

Cuadro 2.1. Temperaturas del aire y humedad relativa registradas durante el almacenamiento de la semilla-tubérculo de papa después de la cosecha.

ELEMENTO	2008					2009					
	AGO	SEP	OCT	NOV	DIC	ENE	FEB	MAR	ABR	MAY	JUN
TEMPERATURA (°C)											
Máxima	26	24	21	17	16	15	17	21	24	26	27
Mínima	18	18	16	12	12	11	14	14	17	21	20
Media	22	21	18	14	14	13	15	17	20	23	23
HUMEDAD RELATIVA (%)											
Máxima	42	44	35	30	30	31	33	32	34	36	46

Cuantificación de carbohidratos solubles por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC)

Obtención de la muestra

Durante el periodo de almacenamiento se realizaron cuatro muestreos, correspondientes a cada uno de los estados fisiológicos del tubérculo de cada variedad. En cada ocasión se tomó un tubérculo, en dos repeticiones, con peso entre 125 y 240 g (Cuadro 2.2), del que se obtuvo la muestra.

Cuadro 2.2. Peso de semilla-tubérculo a diferente estado fisiológico en cuatro variedades de papa.

VARIEDAD	ESTADO FISIOLÓGICO DE SEMILLA-TUBÉRCULO							
	REPOSO		DOMINANCIA APICAL		BROTACIÓN MÚLTIPLE		SENESCENCIA	
	DDC ^z	PESO ^y (g)	DDC	PESO (g)	DDC	PESO (g)	DDC	PESO (g)
Alpha	22	191	112	182	148	163	223	150
Atlantic	22	142	147	151	216	145	280	130
Gigant	22	205	77	238	98	228	223	200
Vivaldi	22	188	98	146	148	149	223	130
Media	22	181	109	179	153	171	237	152

^zDDC: días después de la cosecha; ^yvalor promedio de 2 tubérculos.

De la parte central de cada tubérculo, entre el extremo basal y apical, se extrajo una muestra de 5 ± 1 g y se colocó en nitrógeno líquido ($-20\text{ }^{\circ}\text{C}$) en el que permaneció hasta su análisis.

Extracción de carbohidratos solubles

Las muestras congeladas de tubérculo fueron molidas en una licuadora, en forma individual, con 20 ml de etanol grado HPLC a 70 % y llevadas a temperatura de ebullición durante 5 minutos. El extracto se decantó, y al residuo se le realizó una segunda extracción empleando únicamente 10 ml de etanol; al final los extractos se juntaron. Cada extracto se centrifugó por 15 minutos a $4000 \times g$ en una centrífuga HERLE modelo Z230A (Labnet International, Inc. Edison, NJ. U.S.A) y posteriormente se filtró con papel Whatman No. 4. Se agregó manitol en concentración de $4\text{ mg}\cdot\text{ml}^{-1}$ como estándar interno. Finalmente el extracto se aforó a 25 ml con el mismo tipo de solvente empleado para la extracción.

Del extracto aforado se tomaron 10 ml para concentrar a sequedad con presión reducida y baja temperatura ($40\text{ }^{\circ}\text{C}$) mediante un rotoevaporador BUCHI R-215, Switzerland. El residuo se resuspendió en 2 ml de agua grado HPLC para pasarlo por una columna que contenía resinas intercambiadoras de iones, una básica (0.5 ml de Dowex - 1x8 - Fluka) y la otra ácida (0.5 ml de Dowex - 50wx8 - Fluka) en proporción 1:1 (p/p). La muestra purificada se pasó por un acrodisco de nylon de $0.45\text{ }\mu\text{m}$, para colectar en un vial 1.5 ml de muestra.

Análisis de azúcares en HPLC

Se utilizó un equipo de cromatografía líquida de alta resolución serie 200 (Perkin Elmer, Boston Ma. U.S.A) compuesto por un automuestreador, bomba cuaternaria, degasificador, detector de índice de refracción y horno para columnas. El sistema se operó con el programa computacional TOTALCHROM versión 6.2.1. Se utilizó una columna Rezex RCM-monosaccharide Ca^{+2} (8 %) de 30 cm de longitud y 7.8 mm de diámetro. Como fase móvil se empleó agua grado HPLC. La velocidad de flujo fue de $0.6 \text{ ml} \cdot \text{min}^{-1}$, el volumen de muestra inyectado de 20 μl y el tiempo de corrida 25 min. La temperatura de la columna se mantuvo a 85 °C. Se elaboraron curvas patrón usando estándares comerciales de sacarosa, glucosa y fructosa (Sigma, MN) en concentraciones de 0.5, 1.0, 2.5 y 5 $\text{mg} \cdot \text{mL}^{-1}$. Cada punto de las curvas se inyectó al menos tres veces para obtener los datos del área asociada a cada concentración; con esta información se obtuvieron las curvas de regresión para cada azúcar.

Con los datos obtenidos se realizó un análisis de varianza y de regresión, y la prueba de comparación de medias de Tukey, por medio del paquete Statistical Analysis System (SAS).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura

La temperatura del aire fue fluctuante durante el ciclo de cultivo (Figura 2.1). La máxima varió entre 17 y 36 °C; temperaturas superiores a 23 °C se registraron desde los 8 y hasta los 54 días después de la emergencia y coincidieron con las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y mitad de la reproductiva

final (ER 2). La mínima osciló entre 7 y 16 °C, y a pesar de que en algunos periodos fue inferior a 10 °C, no afectó el crecimiento y rendimiento de la planta, ya que se considera que la papa resiste bajas temperaturas al tener una temperatura base de 6 °C (Cao y Tibbits, 1995).

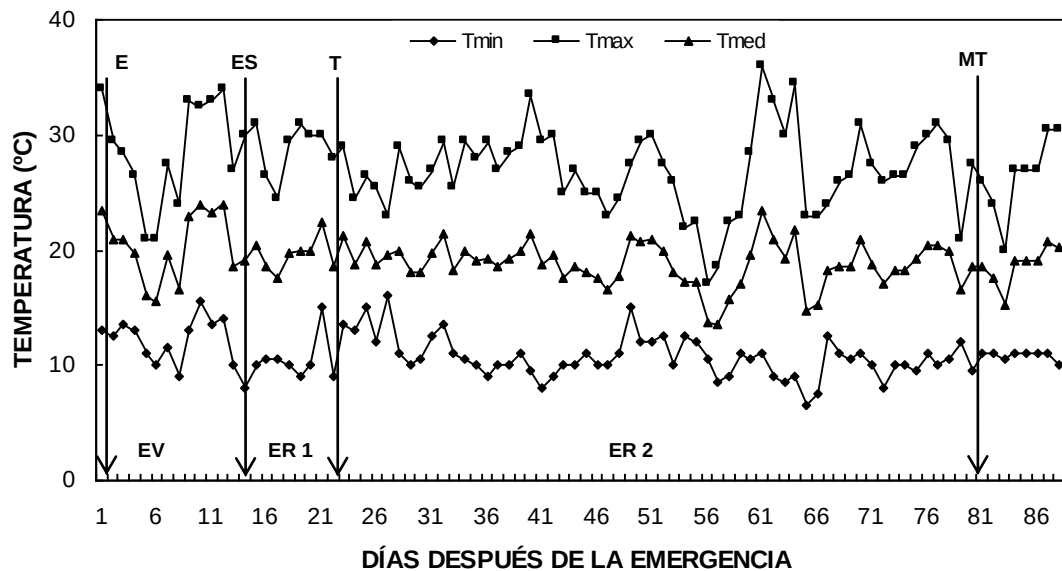


Figura 2.1. Temperatura del aire registrada durante el ciclo de cultivo de papa en condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008. Las flechas indican las fases de emergencia (E), inicio de estoloneo (ES), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.

La temperatura media fue de 19 °C, similar a la reportada por Cao y Tibbits (1994) para obtener gran producción de biomasa y tubérculos (20 °C). Otros estudios destacan la importancia de la presencia de altas temperaturas durante la ER 1, ya que con estas aumenta la ramificación del estolón (Struik *et al.*,

1990), condición importante para el rendimiento, puesto que el número de tubérculos que se forman en la planta está estrechamente relacionado con el número de estolones (Haverkort *et al.*, 1990).

Fenología del cultivo

En general hubo efectos genotípicos diferenciales ($\alpha = 0.05$) en la fenología del cultivo. La variedad Alpha requirió más grados día (GD) para alcanzar las fases de estoloneo (167), tuberización (261) y madurez fisiológica del tubérculo (154), y su ciclo biológico fue significativamente más prolongado que en las demás variedades. Vivaldi fue la variedad que pronto alcanzó la madurez, pues necesitó 15 % menos GD que Alpha (Cuadro 2.3).

Cuadro 2.3. Grados día requeridos para alcanzar las principales fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.

VARIEDAD	FASES (GD)			ETAPAS (GD)		
	ES	T	MT	EV	ER 1	ER 2
Alpha	331a ^z	524a	1170a	331a	193a	646 c
Atlantic	178 b	274 c	1005 bc	178 b	95 b	731 b
Gigant	196 b	303 b	1052 b	196 b	107 b	749ab
Vivaldi	117 c	213 d	990 c	117 c	96 b	776a
Media	205	328	1054	205	123	725
DMS	33	23	57	33	18	38

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

GD: grados día; ES: inicio de estoloneo; T: inicio de tuberización; MT: madurez fisiológica del tubérculo; EV: etapa vegetativa; ER 1: etapa reproductiva inicial; ER 2: etapa reproductiva final.

La etapa vegetativa y reproductiva inicial, contribuyeron con 45 % en la duración total del ciclo de cultivo en Alpha, a diferencia de las otras variedades

en que solo fue 26 %; en tanto que la etapa reproductiva final contribuyó con 55 % en Alpha y con 74 % en las demás variedades (Cuadro 2.3).

La variación registrada en las fases y etapas fenológicas, ilustra las diferencias genotípicas que existen entre variedades (Collins, 1977). La mayor precocidad de Vivaldi con respecto a la demás variedades se debió al menor requerimiento de GD en la etapa vegetativa y reproductiva inicial, ya que la menor duración de las etapas afecta la duración del periodo de crecimiento del cultivo (Kooman *et al.*, 1996).

Rendimiento y sus componentes

El rendimiento, expresado en peso total de tubérculos por planta, fue similar ($\alpha = 0.05$) en las variedades Alpha, Gigant y Vivaldi (659 g) y en éstas resultó 58 % mayor que en Atlantic. El número y peso de tubérculos comerciales por planta, número y peso de tubérculos no comerciales por planta en las variedades Alpha y Vivaldi, y número y peso de tubérculos comerciales por planta y peso promedio de tubérculo por planta en Gigant, fueron los componentes que más contribuyeron sobre el rendimiento; Alpha tuvo significativamente mayor número total de tubérculos por planta y en éstos superó 60 % a Atlantic y 29 % a Gigant y Vivaldi (Cuadro 2.4), no obstante, presentó menor proporción de tubérculos comerciales por planta (67 %) con respecto a las otras variedades (72 %), lo cual indica que un incremento en el número de tubérculos por planta podría afectar su tamaño final (Walworth y Carling, 2002).

Cuadro 2.4. Rendimiento y sus componentes en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.

VARIEDAD	NTCP	PTCP (g)	NTNCP	PTNCP (g)	NTTP	PTTP (g)	PPTP (g)
Alpha	7.5a ^z	619a	3.7a	86a	11.2a	705a	63 b
Atlantic	3.5 b	255 b	1.0 b	23 b	4.5 c	278 b	62 b
Gigant	6.0ab	666a	1.6 b	36 b	7.6 b	702a	92a
Vivaldi	5.2ab	490a	3.0a	81a	8.2 b	571a	70ab
Media	5.5	507	2.3	56	7.9	564	72
DMS	2.8	219	1.2	39	2.8	202	25

^aValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

NTCP: número de tubérculos comerciales por planta; PTCP: peso de tubérculos comerciales por planta; NTNCP: número de tubérculos no comerciales por planta; PTNCP: peso de tubérculos no comerciales por planta; NTTP: número total de tubérculos por planta; PTTP: peso total de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta.

Contenido de azúcares en tubérculos de papa

La sacarosa fue el azúcar soluble que se encontró en mayor cantidad desde la condición de reposo hasta el estado fisiológico de senescencia (Cuadro 2.5). El contenido de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fue 35, 39, 37 y 37 % menor en tubérculos en estado de reposo que en aquellos con diferente estado fisiológico. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Sinha *et al.* (1992) y Sabba *et al.* (2007) quienes indican que la menor cantidad de azúcares, sobre todo la de sacarosa, se presentan durante el reposo de los tubérculos.

A medida que los tubérculos dejaron el estado de reposo aumentó su contenido de azúcares ($\alpha = 0.05$), un comportamiento similar se observó a partir de la dominancia apical y hasta la senescencia del tubérculo. Al respecto, Sowokinos (2001) indica que después de que los tubérculos son almacenados por periodos prolongados, éstos experimentan de manera natural un incremento en el

contenido de azúcares, debido a la conversión de almidón a glucosa y fructosa, y que el aumento en azúcares reductores es más evidente, cuando los tubérculos son sometidos a bajas temperaturas.

Cuadro 2.5. Contenido de azúcares en diferentes estados fisiológicos del tubérculo de papa, en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009.

ESTADO FISIOLÓGICO	CONCENTRACIÓN DE AZÚCARES (mg·g ⁻¹ PF)			
	SACAROSA	GLUCOSA	FRUCTOSA	TOTALES
Reposo	2.12 b ^z	1.67 b	0.93 b	4.73 b
Dominancia apical	3.41a	2.38ab	1.31ab	7.10a
Brotación múltiple	3.09a	2.91a	1.52a	7.53a
Senescencia	3.28a	3.01a	1.59a	7.89a
DMS	0.78	0.74	0.58	1.93

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

PF: peso fresco del tubérculo.

Al analizar los azúcares solubles en la condición de reposo y por estado fisiológico del tubérculo (Figura 2.2), se observó que el contenido de azúcares totales en los tubérculos en estado de reposo fue similar ($\alpha = 0.05$) entre variedades. Sin embargo, Vivaldi y Gigant tuvieron más sacarosa y glucosa, 28 y 29 %, respectivamente, que las demás variedades; en tanto que Alpha y Gigant fueron 43 % superiores a Atlantic y Vivaldi en la cantidad de fructosa (Figura 2.2a). Durante la dominancia apical (Figura 2.2b), brotación múltiple (Figura 2.2c) y senescencia (Figura 2.2d) de los tubérculos, la variedad Vivaldi registró significativamente la mayor cantidad de glucosa, fructosa y azúcares totales; además de que en la condición de dominancia apical tuvo 41 % mayor contenido de sacarosa que las demás variedades.

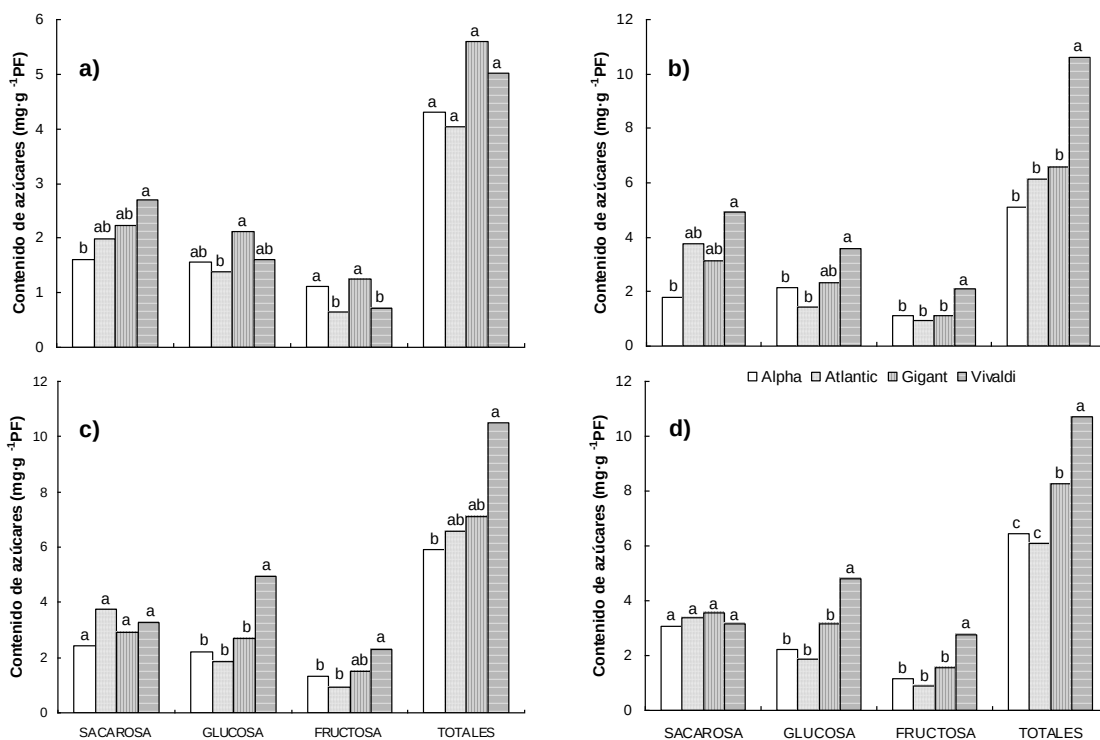


Figura 2.2. Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa en los estados de: a) reposo (22 DDC), b) dominancia apical (109 DDC), c) brotación múltiple (153 DDC) y d) senescencia (237 DDC) en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Valores con la misma letra dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

En la interacción entre variedades y estados fisiológicos del tubérculo en el contenido de los diferentes azúcares solubles, se apreció que Vivaldi presentó significativamente mayor variación al cambiar de una condición a otra (Cuadro 2.6). La variedad Alpha en condiciones de reposo tuvo 67 % menos sacarosa que Vivaldi en la dominancia apical; en tanto que Alpha, Atlantic y Vivaldi, en estado de reposo, registraron 69 y 58 % menor cantidad de glucosa y azúcares

totales que Vivaldi en los demás estados de brotación; la variedad Atlantic en reposo fue 77 % inferior en fructosa que Vivaldi en el estado de senescencia.

Cuadro 2.6. Efecto de la interacción variedad x estado fisiológico de los tubérculos de papa sobre el contenido de azúcares, en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009.

VARIEDAD	ESTADO FISIOLÓGICO	CONCENTRACIÓN DE AZÚCARES (mg.g ⁻¹ PF)			
		SACAROSA	GLUCOSA	FRUCTOSA	TOTALES
Alpha	R (22 DDC)	1.61 d ²	1.56 d	1.12 de	4.30 c
Alpha	DA (112 DDC)	1.81 cd	2.17 bcd	1.13 de	5.11 bc
Alpha	BM (148 DDC)	2.41 bcd	2.20 bcd	1.32 cde	5.93 bc
Alpha	S (223 DDC)	3.07 bcd	2.23 bcd	1.15 de	6.45 bc
Atlantic	R (22 DDC)	1.98 cd	1.39 d	0.64 e	4.03 c
Atlantic	DA (147 DDC)	3.77ab	1.45 d	0.92 de	6.14 bc
Atlantic	BM (216 DDC)	3.76ab	1.87 cd	0.93 de	6.57 bc
Atlantic	S (280 DDC)	3.37abc	1.85 cd	0.89 de	6.11 bc
Gigant	R (22 DDC)	2.22 bcd	2.13 bcd	1.24 cde	5.59 bc
Gigant	DA (77 DDC)	3.13 bcd	2.33 bcd	1.11 de	6.57 bc
Gigant	BM (98 DDC)	2.93 bcd	2.67 bcd	1.52 bcde	7.12abc
Gigant	S (223 DDC)	3.55abc	3.15 bc	1.57 bcd	8.27ab
Vivaldi	R (22 DDC)	2.69 bcd	1.60 d	0.71 de	5.01 bc
Vivaldi	DA (98 DDC)	4.93a	3.56ab	2.10abc	10.59a
Vivaldi	BM (148 DDC)	3.28abcd	4.92a	2.31ab	10.52a
Vivaldi	S (223 DDC)	3.14 bcd	4.82a	2.77a	10.73a
DMS		1.74	1.47	0.90	3.86

²Valores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

PF: peso fresco del tubérculo; R: reposo; DA: dominancia apical; BM: brotación múltiple; S: senescencia; DDC: días después de la cosecha.

Los resultados anteriores concuerdan con los de Sinha *et al.* (1992) quienes obtuvieron la menor cantidad de azúcares durante el reposo de los tubérculos. La variedad Vivaldi registró el mayor contenido de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales entre todas las variedades, y esos valores se alcanzaron a partir del estado de dominancia apical. Al respecto, Sowokinos (2001) indica

que los tubérculos después del reposo experimentan un incremento en el contenido de azúcares, debido al desdoblamiento del almidón, por lo que el tubérculo se convierte en una fuente que provee energía y sustratos para los procesos subsecuentes (Vreugdenhil, 2004).

Brotación de los tubérculos

La aparición del brote en el tubérculo marca el fin del estado de reposo (Suttle, 2004). A partir de la dominancia apical y hasta la brotación múltiple del tubérculo, las variedades Gigant y Vivaldi tuvieron significativamente mayor longitud (31 y 34 %) (Figura 2.3a) y peso seco del brote (66 y 59 %) (Figura 2.3b), respectivamente, al de Atlantic y Alpha.

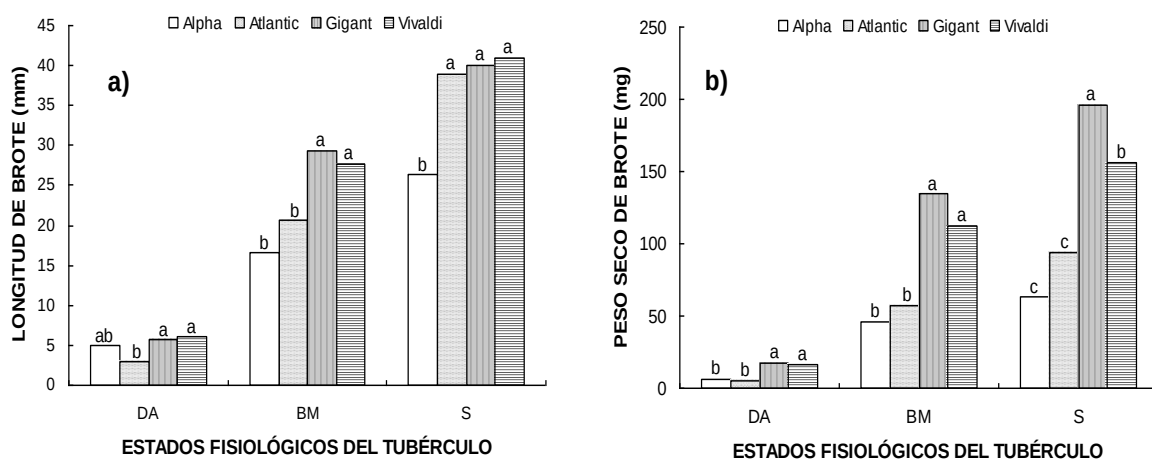


Figura 2.3. Longitud (a) y peso seco (b) de brote en los estados fisiológicos de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S), en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Valores con la misma letra dentro de cada serie son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

En los tubérculos senescentes, la longitud y peso seco del brote alcanzaron los mayores valores, y las variedades Gigant, Vivaldi y Atlantic tuvieron brotes 34 % más largos que el de Alpha; en tanto que Gigant tuvo 60 % mayor peso seco de brote que Alpha y Atlantic.

Algunas investigaciones indican que la variación entre variedades en longitud y materia seca del brote podría deberse a la duración del ciclo de cultivo, ya que durante la brotación del tubérculo, la longitud del brote en variedades tardías es más corto que en las precoces (Knowles *et al.*, 2009); otros estudios lo atribuyen al tamaño del tubérculo (Park *et al.*, 2009) y a la habilidad que tienen las variedades para desdoblar el almidón y removilizar sus productos hacia la formación y crecimiento del brote (Vreugdenhil, 2004).

Contenido de azúcares en el proceso de brotación del tubérculo

Durante la brotación de los tubérculos, la longitud y peso seco del brote tuvieron alta asociación significativa con el contenido de azúcares solubles. El incremento en la longitud (Figura 2.4a y 2.4b) y peso (Figura 2.4c y 2.4d) del brote, estuvo acompañado del aumento en la concentración de azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales en los estados de dominancia apical, brotación múltiple y senescencia, en promedio de las cuatro variedades.

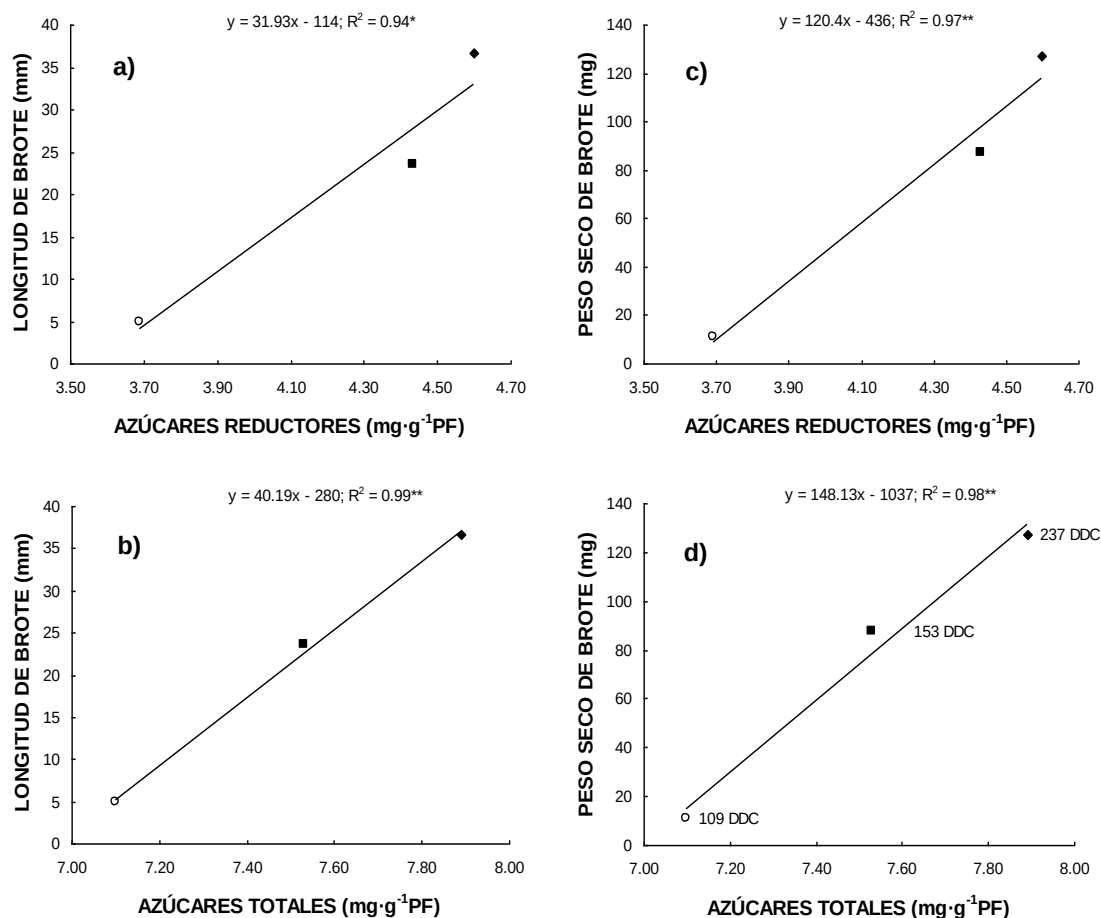


Figura 2.4. Relación entre la longitud (a y b) y peso seco (c y d) del brote, y el contenido de azúcares reductores y totales en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Los tres puntos en cada grafica representan a los estados de dominancia apical (109 DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senescencia (237 DDC).

En las variedades Alpha (Figura 2.5a y 2.5b) y Gigant (Figura 2.5c y 2.5d) aumentó la longitud y peso seco del brote conforme los azúcares totales lo hicieron; similar comportamiento mostró Vivaldi (Figura 2.5e y 2.5f) en el contenido de azúcares reductores.

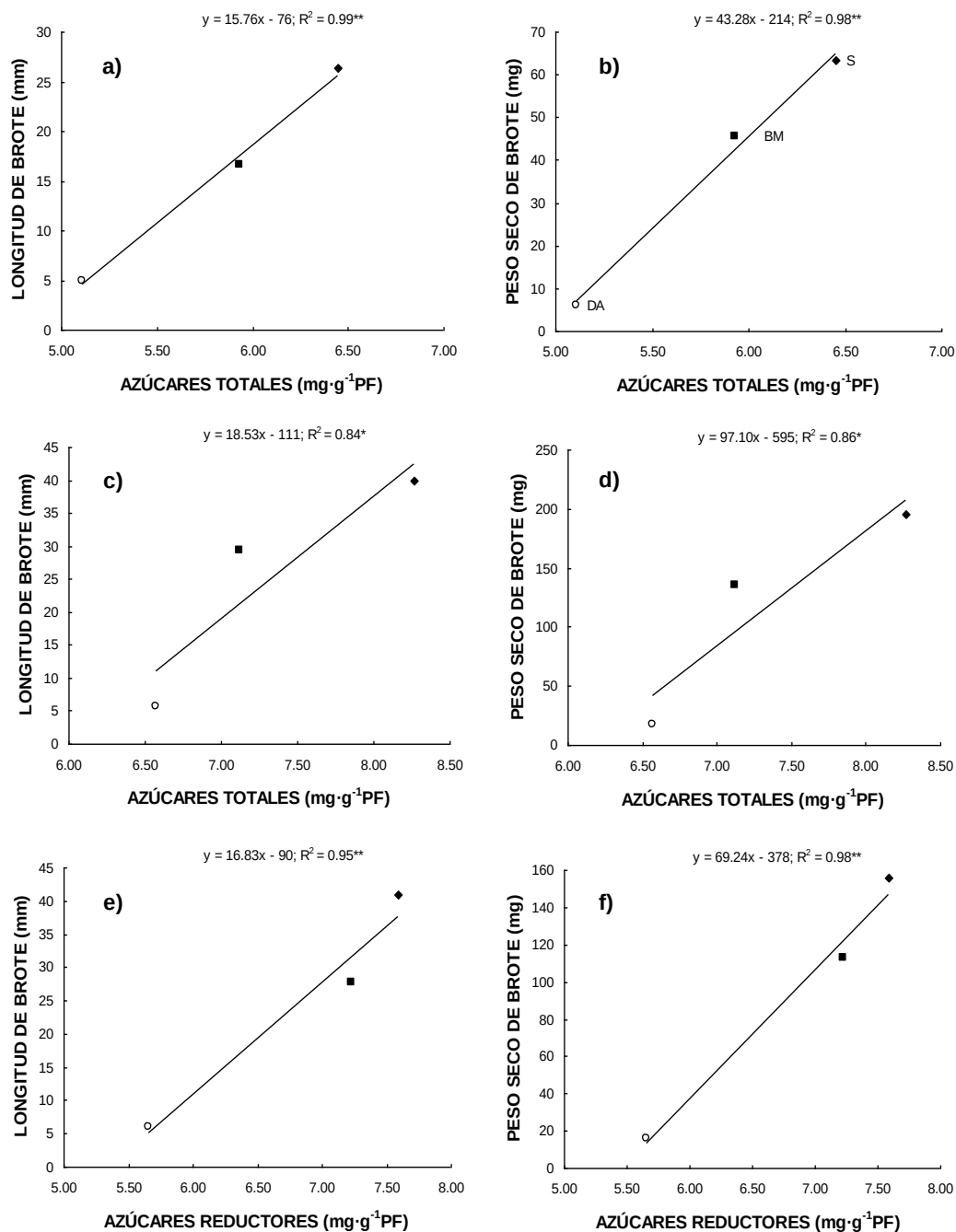


Figura 2.5. Relación entre la longitud y peso seco del brote con el contenido de azúcares totales en las variedades Alpha (a y b) y Gigant (c y d), y con los azúcares reductores en Vivaldi (e y f), bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009. Los tres puntos en cada grafica representan a los estados de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S).

El contenido de azúcares al momento de la cosecha es uno de los parámetros más importantes que determinan la madurez y el vigor de brote en los tubérculos de papa, debido a que la sacarosa, glucosa y fructosa juegan un papel primordial durante el proceso de brotación (Rees y Morrell, 1990.). En la presente investigación, el comportamiento promedio de variedades y de manera individual Alpha, Gigant y Vivaldi mostraron un incremento en la longitud y peso seco del brote en los estados de dominancia apical, brotación múltiple y senescencia, a medida que el contenido de azúcares reductores y totales aumentó. Estos resultados concuerdan con los reportados por Dogras *et al.* (1989) y Davies (1990) quienes durante la brotación de los tubérculos registraron alto contenido de azúcares reductores y totales. Otros estudios indican que el incremento de azúcares en el tubérculo puede ocurrir al ser almacenados durante periodos prolongados, y que este proceso es más evidente cuando se exponen a bajas temperaturas (Sowokinos, 2001).

La variación registrada entre variedades en la acumulación de los diferentes azúcares puede ser debido al genotipo (Park *et al.*, 2009), estrés hídrico en el ciclo de cultivo (Eldredge *et al.*, 1996), estrés nutrimental, grado de madurez del tubérculo a la cosecha (Pritchard y Adam, 1992; Sabha *et al.*, 2007) y las temperaturas durante el almacenamiento (Hertog *et al.*, 1997); los que pudieron influenciar el crecimiento del brote.

En la variedad Atlantic hubo un incremento proporcional de la longitud y peso seco del brote con el contenido de azúcares reductores y totales hasta el estado de brotación múltiple del tubérculo (datos no mostrados), ya que después de esta condición, la concentración de estos azúcares fue constante hasta la

senescencia, en tanto que el brote continuó acumulando materia seca, lo que puede ser indicativo de la habilidad que algunos genotipos tienen para hacer un uso eficiente de la energía y sustratos que proveen los carbohidratos del tubérculo en el proceso de brotación (Vreugdenhil, 2004).

En general, el contenido de sacarosa y glucosa en todas las variedades estudiadas fue siempre mayor al de fructosa, resultados que concuerdan con lo reportado por Rodríguez-Saona y Wrolstad (1997) en la condición de reposo, y a los de Park *et al.* (2009) en la brotación de los tubérculos.

CONCLUSIONES

Con base en los resultados obtenidos y en las condiciones bajo las cuales se realizó el presente trabajo, se concluye que la mayor duración en el ciclo biológico de Alpha, no repercute en mayor peso total de tubérculos por planta, ya que ésta tuvo un comportamiento similar a Gigant y Vivaldi, y cuyos componentes del rendimiento más importantes fueron el número y peso de tubérculos comerciales por planta.

El mayor contenido de azúcares solubles se presentó en los estados fisiológicos de dominancia apical, brotación múltiple y senescencia del tubérculo, y en estos, Vivaldi registró alta concentración de glucosa, fructosa y azúcares totales y, junto con Gigant, presentaron mayor longitud y peso seco del brote.

La longitud y peso seco del brote presentaron alta asociación positiva y significativa con el contenido de azúcares reductores y totales, en promedio de variedades, y con los azúcares totales en Alpha y Gigant, y con los reductores en Vivaldi.

LITERATURA CITADA

- BURTON, W.G. 1989. The Potato. Longman Scientific and Technical. New York, USA. 476 p.
- CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1994. Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119: 775-778.
- CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1995. Leaf emergence on potato stems in relation to thermal time. Agron. J. 87: 474-477.
- COLLINS W., B. 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. Can. J. Plant Sci. 57: 797-801.
- DAVIES, H. V. 1990. Carbohydrate metabolism during sprouting. American Potato Journal 67: 815-827.
- DOGRAS, C.; SIOMOS, A.; PSOMAKELIS, C. 1989. Sugar content, dry matter and sprouting of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers stored at 6 °C and 10 °C in relation to cultivar and area of production. Acta Horticulturae 258: 547-554.
- ELDREDGE, E. P.; HOLMES, Z. A.; MOSLEY, A. R.; SHOCK, C. C.; STIEBER. T. D. 1996. Effects of transitory water stress on potato tubers stem-end reducing sugars and fry color. American Potato Journal 73: 517-530.
- GARCÍA, E. 1988. Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. UNAM. México. 217 p.
- HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; BODLAENDER, K. B. A. 1990. The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field studies. Potato Research 33: 89-96.

- HERTOG, M. L. A. T. M.; TIJSKENS, L. M. M.; HAK, P. S. 1997. The effect of temperature and senescence on the accumulation of reducing sugars during storage of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers: a mathematical model. *Postharvest Biol. Technol.* 10: 67-69.
- KNOWLES, N. R.; DRISKILL, E. P.; KNOWLES, L. O. 2009. Sweetening responses of potato tubers of different maturity to conventional and non-conventional storage temperature regimes. *Postharvest Biology and Technology* 52: 49-61.
- KOOMAN P., L.; FAHEM, M.; TEGERA, P.; HAVERKORT, A. J. 1996. Effects of climate of different potato genotypes 2. Dry matter allocation and duration of growth cycle. *European Journal of Agronomy* 5: 207-217.
- PARK, S. W.; JEON, J. H.; KIM, H. S.; HONG, S. J.; ASWATH, C.; JOUNG, H. 2009. The effect of size and quality of potato microtubers on quality of seed potatoes in the cultivar 'Superior'. *Scientia Horticulturae* 120: 127-129.
- PRITCHARD, M. K.; ADAM, L. R. 1992. Preconditioning and storage of chemically immature Russet Burbank and Shepody potatoes. *American Potato Journal* 69: 805-815.
- REES, T.; MORRELL, S. 1990. Carbohydrate metabolism in developing potatoes. *American Potato Journal* 67: 835-847.
- RODRÍGUEZ-SAONA, L. E.; WROLSTAD, R. E. 1997. Influence of potato composition on chip color quality. *American Potato Journal* 74: 87-106.
- SABBA, R. P.; BUSSAN, A. J.; MICHAELIS, B. A.; HUGHES, R.; DRILIAS, M. J.; GLYNN, M. T. 2007. Effect on planting and vine-kill timing on sugars, specific

gravity and skin set in processing potato cultivars. American Journal of Potato Research 84: 205-215.

SINHA, N. K.; CASH, J. N.; CHASE, R. W. 1992. Differences in sugars, chip color, specific gravity and yield of selected potato cultivars grown in Michigan. American Potato Journal 69: 385-389.

SOWOKINOS, J. R. 2001. Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes. American Journal of Potato Research 78: 221-236.

SUTTLE, J. 2004. Physiological regulation of potato tuber dormancy. American Journal of Potato Research 81: 253-262.

STARK, J. C.; LOVE, S. L. 2003. Tuber Quality, pp. 329-343. *in*: Potato Production Systems. STARK, J. C.; LOVE, S. L. (Eds.). Idaho Center of Potato Research and Education.

STRUIK, P. C.; HAVERKORT, A. J.; VREUGDENGIL, D.; BUS, C. B.; DANKERT, R. 1990. Manipulation of tuber-size distribution of a potato crop. Potato Research 33: 417-432.

THOMPSON, A. L.; LOVE, S. L.; SOWOKINOS, J. R.; THORNTON, M.K.; SHOCK, C. C. 2008. Review of the sugar end disorder in potato (*Solanum tuberosum* L.). American Journal of Potato Research 85: 375-386.

VAN ES, A.; HARTMANS, Y. 1981. Sugars and Starch During Tuberization, Storage and Sprouting, pp. 82-98. *In*: Storage of Potatoes. RASTOVSKI, A.; VAN ES, A. (eds.). Pudoc. Wageningen, The Netherlands.

VREUGDENHIL, D. 2004. Comparing potato tuberization and sprouting: Opposite phenomena ?. American Journal of Potato Research 81: 275-280.

WALWORTH, J. L.; CARLING, D. E. 2002. Tuber initiation and development in irrigated and non irrigated potatoes. American Journal of Potato Research 79: 387-395.

WIERSEMA, S.G. 1985. Desarrollo Fisiológico de Tubérculos-Semilla de Papa. Centro Internacional de la Papa. Lima, Perú. 16 p.

WOLF, S. 1993. Effect of leaf age on photosynthesis, carbon transport and carbon allocation in potato plants. Potato Research 36: 253-262.

III. DESARROLLO Y RENDIMIENTO DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.) EN RESPUESTA A LA SIEMBRA DE SEMILLA-TUBÉRCULO INMADURA

RESUMEN

El propósito de la presente investigación fue determinar, en condiciones de invernadero, el efecto que tiene la semilla-tubérculo inmadura sobre el desarrollo y rendimiento de papa. Se evaluaron cuatro grados de madurez (GM) de la semilla-tubérculo, que correspondieron a la cosecha realizada en un experimento previo a los 22 (GM 1), 37 (GM 2), 51 (GM 3) y 63 (GM 4) días después del inicio de la tuberización, en cuatro variedades. Cada grado de madurez se estableció bajo el diseño de bloques completos al azar y los cuatro se analizaron como serie de experimentos. La duración del ciclo biológico en grados día (GD) fue mayor en las plantas generadas por la semilla-tubérculo con GM 1 (1230) y en la variedad Alpha (1246), debido a un mayor requerimiento de GD en las etapas vegetativa en tubérculos con GM 1 (265), y vegetativa (268) y reproductiva final (825) en Alpha; además, produjeron mayor número total de tubérculos por planta. El peso total de tubérculos por planta fue similar en los tubérculos con GM 1, 2 y 4 (249 a 273 g); sin embargo, entre variedades, Mondial tuvo el mayor rendimiento de tubérculos (316 g). En términos generales, la inmadurez de la semilla-tubérculo incrementó la duración del ciclo biológico y producción de tubérculos por planta, y tuvo baja acumulación de biomasa en la parte aérea.

PALABRAS CLAVE: *Solanum tuberosum* L., grado de madurez, variedades, fenología, rendimiento, invernadero.

ABSTRACT

The objective of this research was to determine, under greenhouse conditions, the effect that has the immature tuber-seed on the development and yield of potato. Four maturity degrees (MD) of the tuber-seed were evaluated, which corresponded to the harvest carried out in a previous experiment at 22 (MD 1), 37 (MD 2), 51 (MD 3) and 63 (MD 4) days after tuber initiation, in four varieties. Each maturity degree was established in a completely randomized block design and the four were analyzed as series of experiments. The duration of growing season in degree days (DD) was higher in plants produced by tuber-seed with MD 1 (1230) and in Alpha variety (1246), due to higher requirement of DD on the vegetative stage in tuber-seed with MD 1 (265), and vegetative (268) and final reproductive (825) stages in Alpha. In addition, both the tuber-seed with MD 1 and Alpha variety had higher total number of tubers per plant. The total weight of tubers per plant was similar in tubers with MD 1, 2 and 4 (249 to 273 g); however, among varieties, Mondial had the highest tuber yield (316 g). Overall, the immature tuber-seed prolonged the growing season, increased the tubers number per plant and reduced the biomass in the air part.

KEY WORDS: *Solanum tuberosum* L., maturity degree, varieties, phenology, yield, greenhouse.

INTRODUCCIÓN

El inicio de la tuberización y llenado del tubérculo en el cultivo de papa (*Solanum tuberosum* L.) son procesos importantes y particularmente críticos en áreas con periodos de crecimiento reducidos. Las fitohormonas juegan un papel preponderante en esas etapas; entre las más importantes destacan las giberelinas, ya que un alto contenido de éstas en el ápice del estolón inhibe la tuberización, mientras que bajas cantidades la promueven (Hannapel *et al.*, 2004).

La falta de semilla-tubérculo con alguna categoría de registro, es uno de los principales problemas que tiene el cultivo de papa, sobre todo en los países en vías de desarrollo, como es el caso de México, en donde sólo 15 % de la superficie cultivada (63,893 ha) se siembra con semilla certificada (CONPAPA, 2010).

El uso de minitubérculos, en los programas de producción de semilla en condiciones controladas, mejora y optimiza el control de los factores bióticos y abióticos que inciden sobre el cultivo (Singh, 1998; Pruski *et al.*, 2003), al generar plantas más sanas y de mejor calidad, así como al reducir el número de multiplicaciones en campo (Lommen y Struik, 1992), lo que se traduce en mayor disponibilidad de semilla a corto plazo. Sin embargo, el costo de ésta técnica es elevado, ya que en promedio se requieren 55,000 minitubérculos para el establecimiento de una hectárea (Ahloowalia, 1999).

El empleo de semilla-tubérculo inmadura de papa, es decir, que se haya cosechado antes de alcanzar la madurez fisiológica, permite incrementar el número de ciclos de cultivo por año (Lommen y Struik, 1992). Sin embargo, su

uso implica, reducir el rendimiento debido a su peso, daños en la epidermis por inmadurez del peridermo y requerimiento de condiciones especiales durante el almacenamiento (Sabba *et al.*, 2007), características que mejoran al cosechar tubérculos en plena madurez (Martin, 1988).

Los resultados obtenidos al sembrar semilla-tubérculo inmadura son diversos, como es la disminución del rendimiento (Haverkort *et al.*, 1991) y del área foliar, además de mayor duración del ciclo biológico (Kawakami *et al.*, 2004); o bien la alta producción de tubérculos por planta mediante cosechas sucesivas realizadas en diferentes intervalos durante la tuberización, y con buen rendimiento en campo al utilizarse como semilla-tubérculo (Lommen y Struik, 1992). Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar el desarrollo y rendimiento de papa en respuesta a la siembra de semilla-tubérculo inmadura.

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se realizó en dos etapas, bajo condiciones de invernadero, en Chapingo, estado de México. La etapa inicial del estudio se realizó en el periodo de octubre a enero de 2008-2009, durante el cual se llevó a cabo un ciclo de cultivo para obtener semilla-tubérculo con diferente grado de madurez. Se utilizaron minitubérculos, en estado fisiológico de dominancia apical (variedades Alpha, Atlantic y Mondial) y en senectud (variedad Vivaldi), con diámetros promedio de 23, 23, 32 y 28 mm, respectivamente; dos minitubérculos de cada variedad se sembraron a 10 cm de profundidad, en bolsas de polietileno color negro con capacidad de 6 litros, llenas con sustrato compuesto por la mezcla de

turba - perlita (1:1 v/v). Al sustrato se le aplicó 1.2 g de la mezcla de N, P, K, Ca y Mg por bolsa; el riego se aplicó de manera manual, a capacidad de campo y de manera periódica en todas las variedades.

En plena etapa de tuberización se realizaron cuatro cosechas de tubérculos a intervalos de 13 ± 2 días, después de la primera; éstos se colocaron en bolsas de polietileno y se cubrieron con sustrato seco (turba - perlita), en el que permanecieron durante el periodo de diciembre a mayo de 2008-2009, almacenados en condiciones de invernadero y laboratorio, hasta que ocurrió la brotación. Las temperaturas y humedad relativa presentes en el almacenamiento se muestran en el Cuadro 3.1.

Cuadro 3.1. Temperatura del aire y humedad relativa registradas durante el almacenamiento de la semilla-tubérculo de papa después de la cosecha, en dos condiciones.

ELEMENTO	MESES					
	DICIEMBRE	ENERO	FEBRERO	MARZO	ABRIL	MAYO
	INVERNADERO				LABORATORIO	
TEMPERATURA (°C)						
Máxima	35	37	41	45	24	27
Mínima	4	5	7	9	18	20
Media	19	21	24	27	21	23
HUMEDAD RELATIVA (%)						
Máxima	78	70	31	30	32	35

La segunda etapa del estudio se llevó a cabo entre los meses de mayo y agosto de 2009; para evaluar el comportamiento del cultivo establecido con semilla-tubérculo inmadura. Las condiciones de este experimento fueron similares a las de la primera etapa; se utilizaron las mismas variedades, tipo de contenedor y sustrato, abastecimiento nutrimental y frecuencia de riegos, excepto en que la

semilla-tubérculo utilizada mostró el estado fisiológico de brotación múltiple (más de un brote) y varió en su peso por efecto de la oportunidad de la cosecha durante su desarrollo (Cuadro 3.2). En ese periodo se utilizó un termómetro de columna de mercurio de máxima y mínima marca Taylor® modelo 5458 para registrar la temperatura máxima y mínima del aire (°C), con las que se obtuvo la temperatura media, y un termo-higrómetro digital marca TFA para registrar la humedad relativa (%).

Cuadro 3.2. Peso de semilla-tubérculo en estado fisiológico de brotación múltiple como efecto de las cosechas a diferente grado de madurez en cuatro variedades de papa.

VARIEDAD	GRADO DE MADUREZ DE LA SEMILLA-TUBÉRCULO							
	1		2		3		4	
	DDT ^z	PESO ^y (g)	DDT	PESO (g)	DDT	PESO (g)	DDT	PESO (g)
Alpha	24	14	39	27	53	36	64	39
Atlantic	16	14	31	25	45	32	58	48
Mondial	25	21	40	34	54	49	65	51
Vivaldi	23	8	38	7	52	7	63	16
Media	22	14	37	23	51	31	63	39

^zDDT: días después del inicio de la tuberización; ^yvalor promedio de 10 tubérculos.

La siembra de la semilla-tubérculo de las cuatro variedades con el mismo grado de madurez, representó un experimento completo. Éste se estableció bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones; la unidad experimental consistió de dos contenedores (bolsas) separados entre sí a 15 cm.

Se establecieron cuatro experimentos independientes y en cada uno de éstos se calculó el número de grados día (GD) para cada fase y etapa de desarrollo del cultivo con el método residual clásico, que consiste en sumar la diferencia

de la temperatura media diaria y una temperatura base de 6 °C (Cao y Tibbits, 1995), a partir de la emergencia de cada variedad.

El número de GD en las fases de emergencia (E), se determinó en el momento en que 50 % de las plantas de cada unidad experimental emergieron; inicio de estoloneo (ES), considerada como el instante en que apareció el estolón en el tallo principal; inicio de tuberización (T), identificada como el momento en que ocurrió el engrosamiento del ápice del estolón; y madurez fisiológica del tubérculo (MT), momento en que sucedió la máxima acumulación de la materia seca y que puede identificarse visualmente por la pérdida del color verde del follaje o senescencia de éste. También se determinó el número de GD acumulados al momento de ocurrencia de las etapas vegetativa (EV) que considera el intervalo desde la emergencia hasta el inicio de estoloneo, durante el cual se observó crecimiento vegetativo en la parte aérea y establecimiento del sistema radical en la parte subterránea; etapa reproductiva inicial (ER 1) que incluye el intervalo desde inicio de estoloneo hasta inicio de tuberización, y se caracterizó por la producción y crecimiento de estolones; y etapa reproductiva final (ER 2) que va desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica del tubérculo, y en la que ocurrió el llenado del tubérculo.

Al momento de la cosecha se cuantificó el número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro (NTMCP), número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro (NTMECP) y número total de tubérculos por planta (NTTP), que se obtuvo al sumar NTMCP mas NTMECP; el peso total de tubérculos por planta (PTTP, g) fue la suma de los pesos del NTMCP y

NTMECP; el peso promedio de tubérculo por planta (PPTP) se obtuvo al dividir el PTTP entre el NTTP.

La materia seca de la parte aérea (hojas y tallos; MSA, g) y de la parte subterránea (raíz y parte del estolón; MSR, g), se determinó al momento de la cosecha en dos plantas por variedad, que fueron llevadas dentro de bolsas de papel a una estufa de secado marca Blue M[®] modelo POM-326F, donde estuvieron 72 h a 75 °C.

Los datos de los cuatro experimentos independientes, que representaron a los grados de madurez (GM) de la semilla-tubérculo, fueron analizados estadísticamente como una serie de experimentos, y consistieron en análisis de varianza y pruebas de comparación de medias de Tukey.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Temperatura y humedad relativa

La temperatura del aire y la humedad relativa durante el ciclo de cultivo fueron fluctuantes (Figura 3.1). La temperatura máxima varió entre 28 y 45 °C; sin embargo, en el periodo de tuberización (22 a 58 dde) fueron superiores a 36 °C.

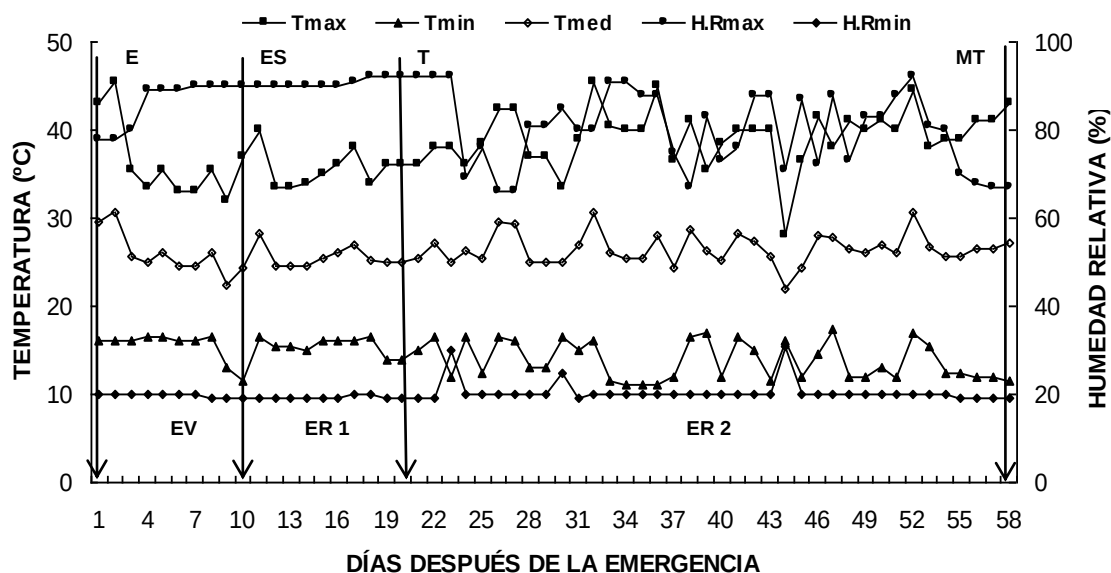


Figura 3.1. Temperatura del aire y humedad relativa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Las flechas indican las fases de emergencia (E), inicio de estoloneo (ES), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre estas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.

La temperatura mínima fue mayor a 11 °C, y la media fue de 26 °C; ésta fue 6 °C superior a la óptima para el cultivo de papa según Cao y Tibbits (1994), quienes encontraron que la mayor producción de biomasa y de tubérculo ocurre cuando las plantas crecen a 20 °C; aunque, fue similar a la reportada por Rousselle y Robert (1996) para el crecimiento vegetativo (24 a 28 °C). Otros estudios indican que la incidencia de temperaturas altas durante la etapa reproductiva inicial es benéfica, debido a que promueve el aumento de la ramificación del estolón (Struik *et al.*, 1990), condición importante para determinar el rendimiento, pues el número de tubérculos que se forman en la

planta está estrechamente relacionado con el número de estolones (Haverkort *et al.*, 1990). También se ha observado que las altas temperaturas incrementan la tasa de senescencia foliar y, por tanto, acortan el ciclo de cultivo (Menzel, 1985), lo cual afecta negativamente la producción de materia seca total, ya que ésta es determinada por la duración de su crecimiento (Spitters, 1987).

La humedad relativa máxima varió entre 66 y 92 %, aunque fue mayor a 89 % entre los 7 y 23 días después de la emergencia, lo que coincidió con las fases de inicio de estoloneo y tuberización; en tanto que la humedad relativa mínima fue superior a 18 % en todo el ciclo de cultivo y mostró menor variación durante éste (Figura 3.1). Los altos valores de humedad registrados en las primeras fases fenológicas, no representaron problema para el desarrollo del cultivo.

Análisis de varianza

El análisis combinado, con excepción del grado de madurez (GM) en la etapa reproductiva final, mostró efectos significativos entre GM, variedades (VAR) y en la interacción GM x VAR en todas las variables estudiadas (Cuadro 3.3), lo que indica que el grado de madurez de la semilla-tubérculo empleada durante la siembra afectó el comportamiento de las variedades (De Jong *et al.*, 1981).

Cuadro 3.3. Cuadrados medios del análisis de varianza para las variables fenológicas, de rendimiento, sus componentes y de la materia seca del cultivo de papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.

VARIABLES	FUENTES DE VARIACIÓN					CV (%)
	GM	BLO(GM)	VAR	GM x VAR	ERROR	
ES	18376**	1139	11981**	2964**	595	11
T	8112*	1650	9492**	9015**	1924	10
MT	14099**	2794	36477**	5628**	1358	3
EV	18376**	1139	11981**	2964**	595	11
ER 1	8519**	922	6734**	3151*	1194	19
ER 2	2063 ^{NS}	1961	20472**	9866**	1574	5
NTMCP	25**	1	490**	32**	3	20
NTMECP	11**	1	46**	10**	2	58
NTTP	44**	4	672**	50**	5	20
PTTP	7402**	1256	39078**	3440**	521	9
PPTP	416**	42	5420**	236**	74	27
MSA	201**	31	2148**	120**	15	12
MSR	24**	2	220**	11**	2	28
GL	3	8	3	9	55	

^{NS}, *, **: No significativo y significativo a una $P \leq 0.05$ y 0.01 , respectivamente.

CV: coeficiente de variación.

GM: grado de madurez; BLO(GM): bloque anidado en grado de madurez; VAR: variedad; ES: inicio de estoloneo; T: inicio de tuberización; MT: madurez fisiológica del tubérculo; EV: etapa vegetativa; ER 1: etapa reproductiva inicial; ER 2: etapa reproductiva final; NTMCP: número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro; NTMECP: número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro; NTTP: número total de tubérculos por planta; PTTP: peso total de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta; MSA: materia seca de la parte aérea; MSR: materia seca de la parte subterránea; GL: grados de libertad.

Fenología del cultivo

El cultivo generado por semilla-tubérculo con GM 1 requirió mayor número de GD en las fases de tuberización (45) y madurez fisiológica del tubérculo (68), y su ciclo biológico fue significativamente más prolongado que en la de madurez completa (GM 4) (Cuadro 3.4); los tubérculos de menor madurez (GM 1 y 2) requirieron 72 GD más que los de madurez completa en la fase de inicio de estoloneo y en la etapa vegetativa, por lo que, al prolongarse la duración de ésta, el ciclo de cultivo también se hace más largo. La duración de la etapa

reproductiva final fue igual en todas las variedades ($\alpha = 0.05$), independientemente del grado de madurez de la semilla-tubérculo utilizada para la siembra.

Cuadro 3.4. Comportamiento fenológico entre semilla-tubérculo con diferente grado de madurez y variedades de papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Análisis combinado.

	FASES (GD)			ETAPAS (GD)		
	ES	T	MT	EV	ER 1	ER 2
GRADO DE MADUREZ						
1	265a ^z	452a	1230a	265a	187ab	778a
2	263a	413ab	1197ab	263a	150 b	785a
3	200 b	391 b	1156 b	200 b	191a	766a
4	192 b	407ab	1162ab	192 b	215a	755a
DMS	44	53	69	44	40	58
VARIEDAD						
Alpha	268a	421ab	1246a	268a	153 b	825a
Atlantic	215 bc	409ab	1187 b	215 bc	194a	779 b
Mondial	241ab	450a	1198 b	241ab	209a	749 bc
Vivaldi	195 c	382 b	1113 c	195 c	187ab	731 c
DMS	28	50	42	28	39	45

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

GD: grados día; ES: inicio de estoloneo; T: inicio de tuberización; MT: madurez fisiológica del tubérculo; EV: etapa vegetativa; ER 1: etapa reproductiva inicial; ER 2: etapa reproductiva final.

La variedad Alpha requirió mayor número de GD para alcanzar las fases de inicio de estoloneo (51) y de madurez fisiológica del tubérculo (81), y su ciclo fue significativamente más largo que en las otras variedades, mientras que Vivaldi alcanzó más pronto la madurez, ya que necesitó 11 % menor número de GD que Alpha. De manera general, las variedades Atlantic y Mondial tuvieron comportamiento intermedio con respecto a Vivaldi y Alpha, y alcanzaron la

madurez fisiológica del tubérculo, en promedio, a los 1192 GD. La duración de las etapas vegetativa y reproductiva final contribuyeron más en la duración del ciclo biológico de Alpha (10 %), a diferencia de lo que ocurrió en las otras variedades, en donde fue la etapa reproductiva inicial (Cuadro 3.4).

Conforme la semilla-tubérculo fue menos madura (GM 1), la duración del ciclo de cultivo se prolongó. Estos resultados concuerdan con los reportados por Kawakami *et al.* (2004), quienes al usar semilla-tubérculo inmadura, observaron que el periodo para alcanzar la madurez fisiológica fue más prolongado. Las plantas generadas por los tubérculos con GM 1 y la variedad Alpha tuvieron el ciclo biológico más largo debido a la mayor duración de la etapa vegetativa; al respecto, Ranalli *et al.* (1994), indican que la semilla-tubérculo de tamaño pequeño frecuentemente presenta una lenta emergencia, con lo que el ciclo de cultivo podría prolongarse, condición que sucedió en los tubérculos de menor madurez (GM 1), que tuvieron menor tamaño.

La interacción entre variedad y grado de madurez de la semilla-tubérculo en las distintas fases y etapas fenológicas, indicó que la duración de la etapa reproductiva inicial fue similar ($\alpha = 0.05$) en todas las variedades, independientemente de la madurez de la semilla-tubérculo utilizada durante la siembra. Este comportamiento también se observó en las fases de inicio de estoloneo, de tuberización y en la etapa vegetativa en Atlantic, en la madurez fisiológica del tubérculo y la etapa reproductiva final en Mondial, en el inicio de la tuberización en Vivaldi y en la madurez fisiológica en Alpha (Cuadro 3.5). Sin embargo, al comparar la variación total entre variedades en los cuatro grados

de madurez, de manera general se observó que Alpha con GM 1 requirió mayor número de GD en el inicio de estoloneo, etapa vegetativa y al igual que Atlantic con GM 1 en la madurez fisiológica (53, 53 y 18 %) y también con GM 3 en la etapa reproductiva final (29 %), y Mondial con GM 2 en el inicio de la tuberización (36 %) y con GM 4 en la etapa reproductiva inicial (55 %) con respecto a Vivaldi, que fue la variedad más precoz (Cuadro 3.5).

Cuadro 3.5. Efecto de la interacción variedad x grado de madurez de la semilla-tubérculo de papa sobre diferentes variables fenológicas, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.

VARIEDAD	GM	FASES (GD)			ETAPAS (GD)		
		ES	T	MT	EV	ER 1	ER 2
Alpha	1	343a ^z	509ab	1285a	343a	166abc	776 bcd
Alpha	2	283abc	404abcd	1222abc	283abc	121 c	819abc
Alpha	3	229 cdef	345 cd	1261ab	229 cdef	115 c	917a
Alpha	4	217 cdef	426abcd	1217abc	217 cdef	209abc	790 bc
Atlantic	1	230 cdef	433abcd	1277a	230 cdef	203abc	844ab
Atlantic	2	244 cde	396abcd	1176abcd	244 cde	153 bc	780 bc
Atlantic	3	210 cdef	438abcd	1155 bcde	210 cdef	228ab	718 cd
Atlantic	4	178 def	368 cd	1142 cde	178 def	190abc	774 bcd
Mondial	1	235 cdef	426abcd	1172abcd	235 cdef	190abc	747 bcd
Mondial	2	323ab	520a	1264ab	323ab	197abc	744 bcd
Mondial	3	193 def	379 bcd	1153 bcde	193 def	186abc	775 bcd
Mondial	4	213 cdef	475abc	1203abc	213 cdef	262a	729 bcd
Vivaldi	1	251 bcd	440abcd	1185abcd	251 bcd	189abc	745 bcd
Vivaldi	2	201 def	331 d	1127 cde	201 def	129 bc	797abc
Vivaldi	3	169 ef	401abcd	1054 e	169 ef	232ab	654 d
Vivaldi	4	160 f	357 cd	1085 de	160 f	197abc	729 bcd
DMS		76	136	114	76	107	123

^zValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo con la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

GD: grados día; GM: grado de madurez de la semilla-tubérculo; ES: inicio de estoloneo; T: inicio de tuberización; MT: madurez fisiológica del tubérculo; EV: etapa vegetativa; ER 1: etapa reproductiva inicial; ER 2: etapa reproductiva final.

La variación en el momento de ocurrencia de las fases y duración de las etapas fenológicas entre variedades y grado de madurez de la semilla-tubérculo, muestra las diferencias genotípicas en el crecimiento (Collins, 1977); y a pesar de que su duración está controlada genéticamente, el factor ambiental puede afectar su comportamiento (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997). La alta estabilidad que presentaron las variedades Alpha y Mondial al no mostrar diferencias en el número de GD para alcanzar la madurez fisiológica entre grados de madurez, permitiría utilizar semilla-tubérculo menos madura y de esta forma, dado el ciclo más corto para obtenerla, disponer de mayor cantidad al llevar a cabo varios ciclos de producción (Lommen y Struik, 1992), sobre todo en zonas donde la insuficiencia de semilla es el principal factor limitante del cultivo.

La mayor duración del ciclo biológico en las variedades Atlantic y Vivaldi con GM 1 (tubérculos de menor madurez), concuerda con lo reportado por Kawakami *et al.* (2004), quienes indican que al usar semilla-tubérculo inmadura, la madurez fisiológica fue más prolongada; lo que limitaría su uso en aquellos ambientes de corta estación de crecimiento, pero que a través de la selección de genotipos con un rápido inicio de la tuberización (Vivaldi con GM 2) permitiría el llenado del tubérculo en menor tiempo, sobre todo donde la cosecha se realiza antes de alcanzar la madurez fisiológica (Walworth y Carling, 2002).

Rendimiento de tubérculo y de la materia seca

El rendimiento de papa se puede definir como el producto del número tubérculos por planta y el peso de éstos (Lynch *et al.*, 2001), y está determinado por el genotipo, el ambiente y su interacción (Milton y Allen, 1995). El número total de tubérculos por planta fue 27 % mayor ($\alpha = 0.05$) en las plantas generadas por semilla-tubérculo con GM 1 que con los otros grados de madurez (Cuadro 3.6); el rendimiento expresado en peso total de tubérculos por planta fue similar al utilizar semilla-tubérculo con GM 1, 2 y 4, y fue 12 % mayor que las de GM 3. Los componentes que más contribuyeron en el rendimiento al emplear semilla-tubérculo con GM 1 fue el número total de tubérculos por planta, mientras que en aquellas con GM 2 y 4 lo fue el peso promedio de tubérculo por planta. La materia seca de la parte aérea fue 17 % mayor cuando se utilizó semilla-tubérculo madura (GM 4) que con los demás grados de madurez; mientras que al usar semilla-tubérculo con GM 1, 3 y 4 se tuvo 29 % mayor contenido de materia seca en la parte subterránea que con los de GM 2. El hecho de que las plantas producidas por semilla-tubérculo de menor madurez no hayan mostrado menor rendimiento con respecto a las generadas con mayor grado de madurez, podría deberse a que su ciclo biológico tendió a ser más largo (Kawakami *et al.*, 2004), y ésta condición permitió a los tubérculos mayor acumulación de fotosintatos producidos por el follaje aún activo, aunque esta situación depende del genotipo y el ambiente (Kleinkopf, 1983). La baja producción de materia seca en la parte aérea de las plantas generadas por semilla-tubérculo con menor madurez concuerda con lo obtenido

por Kawakami *et al.* (2004), quienes indican que el uso de semilla inmadura y de menor tamaño, produce baja contenido de biomasa.

Cuadro 3.6. Comportamiento del rendimiento de tubérculo, sus componentes y de la materia seca entre semilla-tubérculo con diferente grado de madurez y variedades de papa, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. Análisis combinado.

	NTMCP	NTMECP	NTTP	PTTP (g)	PPTP (g)	MSA (g)	MSR (g)
GRADO DE MADUREZ							
1	11a ^z	4a	15a	249ab	28 b	30 b	5ab
2	9 b	3ab	12 b	273a	32ab	31ab	4 b
3	9 b	2 bc	11 b	229 b	28 b	29 b	6a
4	9 b	1 c	10 b	261ab	38a	36a	6a
DMS	1	2	3	36	7	6	2
VARIEDAD							
Alpha	16a	3a	19a	246 b	17 c	41a	10a
Atlantic	4 c	1 b	5 d	215 c	56a	25 b	5 b
Mondial	9 b	3a	12 b	316a	28 b	40a	5 b
Vivaldi	9 b	1 b	10 c	234 b c	25 b	21 c	2 c
DMS	2	1	2	19	7	3	2

^aValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

NTMCP: número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro; NTMECP: número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro; NTTP: número total de tubérculos por planta; PTTP: peso total de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta; MSA: materia seca de la parte aérea; MSR: materia seca de la parte subterránea.

En general la variedad Alpha tuvo significativamente mayor número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro (54 %), mayor número total de tubérculos por planta (53 %) y mayor cantidad de materia seca en la parte subterránea de la planta (10 g) que las otras variedades, y junto con Mondial alcanzó mayor número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro (67 %) y mayor cantidad de materia seca de la parte aérea de la planta (40 g) que Atlantic y Vivaldi; Las variedades Mondial y Atlantic tuvieron

27 y 58 % mayor peso total de tubérculos por planta y peso promedio de tubérculos por planta, respectivamente, entre todas las variedades (Cuadro 3.6).

La variedad Alpha, no obstante haber tenido mayor número total de tubérculos por planta ($\alpha = 0.05$), tuvo menor rendimiento que Mondial, debido a menor peso promedio de tubérculos por planta, ya que según Zvomuya y Rosen (2002), el número de tubérculos y su tamaño son las características que definen el rendimiento final; aunque por otra parte un mayor número de tubérculos en la planta podría representar mayor competencia entre éstos por la acumulación de fotoasimilados, lo que resultaría en una disminución del tamaño (Walworth y Carling, 2002), y en consecuencia, reducción del rendimiento.

La interacción entre variedad y grado de madurez de la semilla-tubérculo en los diferentes caracteres del rendimiento y de materia seca indicó que, con excepción del peso total de tubérculos por planta en donde fue Vivaldi, la variedad Alpha presentó significativamente mayor variación en el número de tubérculos por planta con diámetro mayor y menor a un centímetro, y en el número total de tubérculos por planta, al pasar de un grado de madurez a otro; a diferencia de Atlantic que no mostró diferencias en éstos caracteres, independientemente de la madurez de la semilla-tubérculo utilizada durante la siembra (Figura 3.2). No obstante, al comparar todas las variedades en los cuatro grados de madurez, se observó que la variedad Mondial, en promedio de los cuatro GM, tuvo 46 % mayor peso total de tubérculos por planta que Vivaldi con GM 3; en tanto que la variedad Alpha con GM 1 registró 82 % mayor

número total de tubérculos por planta y 82 % mayor número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro que Atlantic con GM 1, 2, 3 y 4; las variedades Alpha con GM 1 y Mondial con GM 2 tuvieron 83 % mayor número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro que Atlantic y Vivaldi con GM 1, 2, 3 y 4 (Cuadro 3.7).

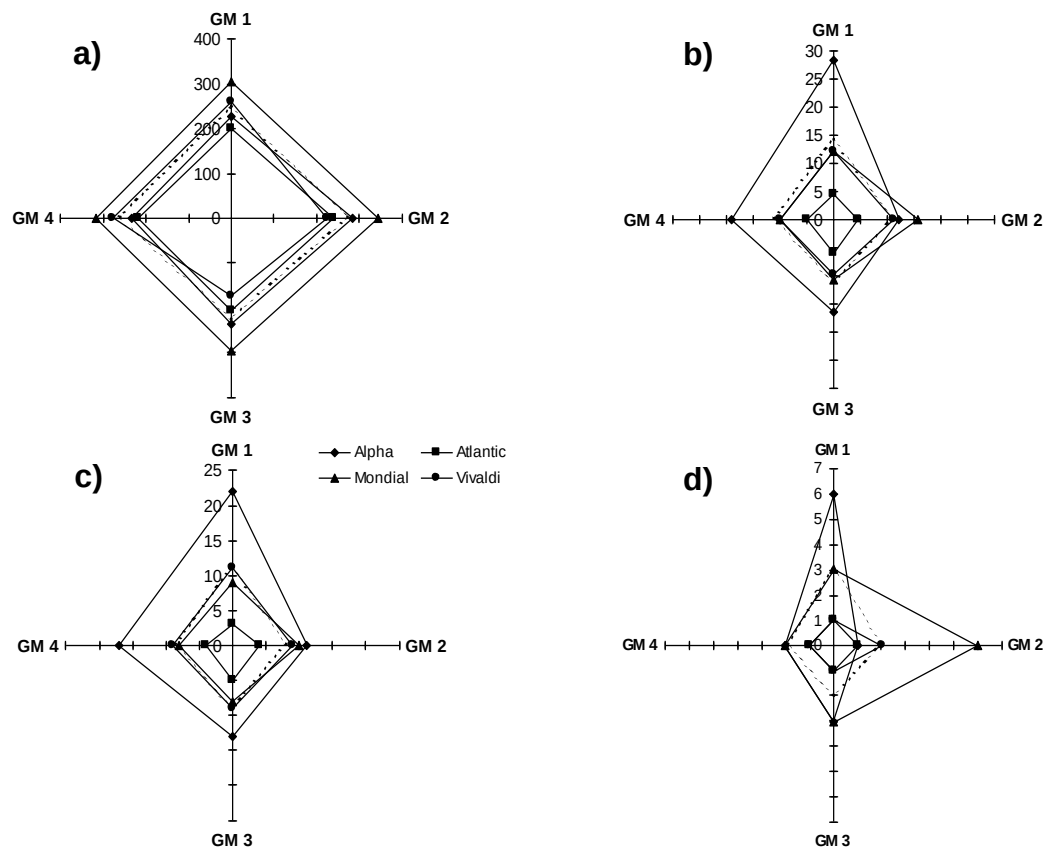


Figura 3.2. Comportamiento del peso total (g) de tubérculos por planta (a), número total de tubérculos (b), con diámetro mayor (c) y menor (d) a un centímetro por planta, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009. El área de cada polígono, representa la distribución de la variable que toman las variedades, en los cuatro GM de la semilla-tubérculo. La barra dentro de cada figura representa al valor de la DMS a una $P \leq 0.05$, y el polígono punteado a la media.

La superioridad de Mondial con GM 2 en el rendimiento ($\alpha = 0.05$), se debió a la presencia de mayor número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro, al número total de tubérculos por planta y al alto contenido de materia seca de la parte aérea; no obstante, se observó gran variación en dicho rendimiento al usar semilla-tubérculo con diferente grado de madurez, lo que indica que la condición de inmadurez influyó en el comportamiento de las variedades (De Jong *et al.*, 1981). La variedad Alpha, a pesar de que tuvo mayor número de tubérculos por planta con GM 1, no tuvo igual rendimiento que Mondial, debido a que el mayor número de tubérculos por planta generó más competencia entre éstos, lo que resultó en menor peso promedio de tubérculos por planta y, por lo tanto, disminución en el rendimiento. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Walworth y Carling (2002), quienes indican que un mayor número de tubérculos por planta podría resultar en una disminución en el tamaño, aún en condiciones no limitantes. Atlantic fue la variedad que registró el mayor peso promedio de tubérculos por planta; sin embargo, su bajo rendimiento se debió a un menor número de tubérculos por planta, ya que éste último carácter al igual que su tamaño son los componentes que definen el rendimiento final (Zvomuya y Rosen, 2002).

El peso promedio de tubérculos por planta fue similar entre variedades ($\alpha = 0.05$) en los diferentes grados de madurez de la semilla-tubérculo usada; comportamiento que también se observó en la producción de materia seca de la parte aérea en las variedades Atlantic y Vivaldi, y en la producción de materia seca de la parte subterránea en Atlantic, Mondial y Vivaldi (Cuadro 3.7).

Cuadro 3.7. Efecto de la interacción variedad x grado de madurez de la semilla-tubérculo de papa sobre el rendimiento, sus componentes y la materia seca, en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo Primavera-Verano, 2009.

VARIEDAD	GM	NTMCP	NTMECP	NTTP	PTTP (g)	PPTP (g)	MSA (g)	MSR (g)
Alpha	1	22a ^z	6a	28a	228 defg	9 e	35 bcd	10a
Alpha	2	11 cd	1 b	12 cd	285abcd	28 cde	36 bc	6 b
Alpha	3	13 bc	3ab	16 bc	237 cdefg	15 de	43ab	13a
Alpha	4	17 b	2 b	19 b	234 cdefg	14 de	49a	11a
Atlantic	1	3 g	1 b	4 f	200 fg	55ab	25 cdef	5 bc
Atlantic	2	4 fg	1 b	5 ef	238 cdefg	56ab	29 cde	3 bc
Atlantic	3	5 efg	1 b	6 def	207 fg	48abc	22 ef	3 bc
Atlantic	4	4 fg	1 b	5 ef	217 efg	66a	23 ef	6 b
Mondial	1	9 cde	3ab	12 cd	305ab	23 de	36 bc	4 bc
Mondial	2	10 cd	6a	16 bc	344a	22 de	41ab	4 bc
Mondial	3	8 def	3ab	11 cde	297abc	30 cde	35 bcd	6 b
Mondial	4	8 def	2 b	10 cdef	317ab	35 bcd	48a	5 bc
Vivaldi	1	11 cd	1 b	12 cd	261 bcdef	26 cde	25 cdef	2 c
Vivaldi	2	9 cde	2 b	11 cde	225 defg	21 de	19 ef	2 c
Vivaldi	3	9 cde	1 b	10 cdef	172 g	18 de	14 f	2 c
Vivaldi	4	9 cde	1 b	10 cdef	277 bcde	36 bcd	24 def	3 bc
DMS		5	4	7	67	25	12	4

^aValores con la misma letra dentro de columnas, son iguales de acuerdo a la prueba de Tukey a una $P \leq 0.05$.

DMS: diferencia mínima significativa.

GM: grado de madurez de la semilla-tubérculo; NTMCP: número de tubérculos por planta con diámetro mayor a un centímetro; NTMECP: número de tubérculos por planta con diámetro menor a un centímetro; NTTP: número total de tubérculos por planta; PTTP: peso total de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta; MSA: materia seca de la parte aérea; MSR: materia seca de la parte subterránea.

Al estudiar el efecto conjunto de variedades y grados de madurez, se detectó que la variedad Atlantic en promedio de los cuatro GM presentó significativamente el mayor peso promedio de tubérculos por planta, y tuvo 84 % más que Alpha con GM 1; las variedades Alpha con GM 3 y 4, y Mondial con GM 2 y 4 tuvieron 57 % mayor contenido de materia seca de la parte aérea que Atlantic (GM 3 y 4) y Vivaldi (GM 2 y 3); en tanto que Alpha con GM 1, 3 y 4

superó en 82 % a Vivaldi con GM 1, 2 y 3 en el contenido de materia seca de la parte subterránea (Cuadro 3.7).

La presencia de mayor contenido de materia seca en la parte aérea en Mondial con GM 2 y 4 ($\alpha = 0.05$), estuvo también asociada con su mayor rendimiento, lo cual es indicativo de la importancia que ese carácter tiene sobre el rendimiento (Kleinkopf, 1983); sin embargo, Alpha con GM 3 y 4, que tuvo altos valores de materia seca en la parte aérea y subterránea, no mostró el mismo comportamiento que Mondial, lo que pudo ser debido a la competencia generada entre el crecimiento de la parte aérea y a su alto número de tubérculos por planta, toda vez que éste carácter podría afectar su tamaño (Walworth y Carling, 2002) y, por lo tanto, el rendimiento.

CONCLUSIONES

Con base en las condiciones en las que se llevó a cabo la presente investigación, se concluye que la utilización de semilla-tubérculo con grado de madurez dos, no repercute en mayor duración de su ciclo biológico y en reducción del rendimiento de tubérculo.

La mayor duración en el ciclo biológico de Alpha, no resultó en mayor peso de tubérculos por planta, ya que éste carácter fue mayor en la variedad Mondial de ciclo intermedio; el número total y peso promedio de tubérculos por planta fueron los componentes que más contribuyeron al rendimiento.

LITERATURA CITADA

- AHLOOWALIA B., S. 1999. Production of mini-seed tubers using a modular system of plant micropropagation. *Potato Research* 42: 569-575.
- CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1994. Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 119: 775-778.
- CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1995. Leaf emergence on potato stems in relation to thermal time. *Agron. J.* 87: 474-477.
- COLLINS W., B. 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. *Can. J. Plant Sci.* 57: 797-801.
- CONPAPA. 2010. Comité Nacional Sistema Producto Papa (Confederación Nacional de Productores de Papa). *In*: <http://conpapa.org.mx>.
- DE JONG, H.; TAI, G. C. C.; RUSELL, W. A.; JOHNSTON, G. R.; PROUDFOOD, K. G. 1981. Yield potential and genotype environment interactions of tetraploid-diploid (4x-2x) potato hybrids. *American Potato Journal* 58: 191-199.
- HANNAPEL D., J.; CHEN, H.; ROSIN, F. M.; BANERJEE, K. A.; DAVIES, J. P. 2004. Molecular controls of tuberization. *American Journal of Potato Research* 81: 363-274.
- HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; BODLAENDER, K. B. A. 1990. The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field studies. *Potato Research* 33: 89-96.
- HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; MARINUS, J. 1991. Field performance of potato microtubers as propagation material. *Potato Research* 34: 353-364.

- KAWAKAMI, J.; IWAMA, K.; JITSUYAMA, Y.; ZHENG, X. 2004. Effect of cultivar maturity period on the growth and yield of potato plants grown from microtubers and conventional seed tubers. *American Journal of Potato Research* 81: 327-333.
- KOLBE, H.; STEPHAN-BECKMANN, S. 1997. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). I. Leaf and stem. *Potato Research* 40: 111-129.
- KLEINKOPF G., E. 1983. Potato, pp. 287-305. *In: Crop Water Relations*. TEARE I., D.; PEET, M. M (eds.). John Wiley and Sons. New York, USA.
- LOMMEN W., J. M.; STRUIK, P. C. 1992. Production of potato minitubers by repeated harvesting: effects of crop husbandry on yield parameters. *Potato Research* 35: 419-432.
- LYNCH D., R.; KOZUB, G. C.; KAWCHUK, L. M. 2001. The relationship between yield, mainstem number, and tuber number in five maincrop and two early-maturing cultivars. *American Journal of Potato Research* 78: 83-90.
- MARTIN M., W. 1988. Use of sequential harvests in determining cultivar characteristics. *American Potato Journal* 65: 490-491.
- MENZEL C., M. 1985. Tuberization in potato at high temperatures: interaction between temperature and irradiance. *Ann. Bot.* 55: 35-39.
- MILTON P., J.; ALLEN, S. D. 1995. *Breeding Field Crops*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 494 p.
- PRUSKI, K.; ASTARKIE, T.; DUPLESSIS, P.; LEWIS, T.; NOWAK, J.; STRUIK, P. C. 2003. Use of jasmonate for conditioning of potato plantlets and

microtubers in greenhouse production of minitubers. American Journal of Potato Research 80: 183-193.

RANALLI, P.; BASSI, F.; RUARO, G.; DEL RE, P.; DI CANDILO, M.; MANDOLINO, G. 1994. Microtuber and minituber production and field performance compared with normal tuber. Potato Research 37: 383-391.

ROUSSELLE, P.; ROBERT, J. C. 1996. La Pomme de Terre. Instituto National de la Recherche Agronomique. Paris, France. 607 p.

SABBA, R. P.; BUSSAN, A. J.; MICHAELIS, B. A.; HUGHES, R.; DRILIAS, M. J.; GLYNN, M. T. 2007. Effect on planting and vine-kill timing on sugars, specific gravity and skin set in processing potato cultivars. American Journal of Potato Research 84: 205-215.

SINGH, S. 1998. Minituber production on stored potatoes: an innovation in seed production and its demensions. J. Indian Potato Assoc. 25: 66-72.

SPITTERS C., J. T. 1987. An analysis of variation in yield among potato cultivars in terms of light absorption, light utilization and dry mater partitioning. Acta Hortic. 214: 71-84.

STRUIK, P. C.; HAVERKORT, A. J.; VREUGDENGIL, D.; BUS, C. B.; DANKERT, R. 1990. Manipulation of tuber-size distribution of a potato crop. Potato Research 33: 417-432.

WALWORTH, J. L.; CARLING, D. E. 2002. Tuber initiation and development in irrigated and non irrigated potatoes. American Journal of Potato Research 79: 387-395.

ZVOMUYA, J.; ROSEN, C. J. 2002. Biomass partitioning and nitrogen use efficiency of 'Superior' potato following genetic transformation for resistance to Colorado potato beetle. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 127: 703-709.

DISCUSIÓN GENERAL

El crecimiento (Kolbe y Stephan-Beckmann, 1997a) y rendimiento (Milton y Allen, 1995) de papa esta influenciado por el genotipo, el ambiente y su interacción; mientras que el contenido de azúcares (Thompson *et al.*, 2008) en el tubérculo puede ser afectado además de los factores antes mencionados, por el estado fenológico, manejo del cultivo y condiciones de almacenamiento.

La variedad Alpha presentó el ciclo biológico más largo entre todas las variedades (Cuadros 1.2, 2.3 y 3.4), y su comportamiento lo debió a la mayor duración de la etapa vegetativa; similar conducta se observó al utilizar semilla-tubérculo inmadura (GM 1), ya que su uso implicó una estación de crecimiento más prolongada (1230 GD), en comparación con la de madurez completa (GM 4). Lo que concuerda con lo reportado por Kawakami *et al.* (2004) quienes al utilizar semilla-tubérculo inmadura, observaron que el periodo para alcanzar la madurez fisiológica fue más amplio; por otra parte, el uso de semilla-tubérculo de tamaño pequeño frecuentemente presenta una lenta emergencia, con lo que el ciclo de cultivo podría prolongarse, condición que sucedió en los tubérculos con GM 1, que fueron los de menor tamaño (Ranalli *et al.*, 1994).

El rendimiento mostró un comportamiento diferencial entre variedades (Cuadros 1.3, 2.4 y 3.6), y fue afectado por el ambiente de producción (Milton y Allen, 1995). Sin embargo, se observó que la variedad Mondial en dos ciclos de

cultivo fue la que más sobresalió en el peso de tubérculos por planta entre todas las variedades, debido a un mayor número de tubérculos menores a un centímetro por planta, peso promedio de tubérculos por planta y un alto contenido de materia seca de la parte aérea. Al respecto, Zvomuya y Rosen (2002) indican que además del número de tubérculos por planta, el tamaño de éstos, son los caracteres que definen el rendimiento; y que el alto contenido de materia seca de la parte aérea que ésta variedad presentó, ilustra la importancia que éste carácter tiene sobre el crecimiento del tubérculo y el rendimiento final (Kleinkopf, 1983).

El peso total de tubérculos por planta entre grados de madurez presentó un comportamiento similar al utilizar semilla-tubérculo con GM 1, 2 y 4 (Cuadro 3.6), y fue 12 % mayor que la de GM 3; el número total de tubérculos por planta al emplear semilla-tubérculo con GM 1 y el peso promedio de tubérculos por planta en aquellas con GM 2 y 4, fueron los componentes que más contribuyeron con el rendimiento.

El alto rendimiento en la semilla-tubérculo con GM 1 y que fue similar a la de GM 4 podría deberse a que su ciclo biológico tendió a ser más largo (Kawakami *et al.*, 2004), y ésta condición permitió a los tubérculos acumular mayor cantidad de fotosintatos producidos por el follaje aún activo, aunque esta situación depende del genotipo y el ambiente (Kleinkopf, 1983).

El contenido de azúcares varió de acuerdo con el estado de madurez (Cuadro 1.4) y fisiológico (Cuadro 2.5) del tubérculo. La concentración de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fue 63, 65, 38 y 63 % mayor en tubérculos con estado de madurez 1 que en 4. Estos resultados concuerdan con los

reportados por Sinha *et al.* (1992) y Kolbe y Stephan-Beckmann (1997b) quienes indican que los valores más altos de éstos azúcares, se presentan en tubérculos inmaduros. De manera general e independientemente del estado de madurez del tubérculo, Atlantic fue la variedad que presentó el menor contenido de azúcares; al respecto, Pritchard y Adam (1992) indican que existen variedades con el potencial genético de mantener e incluso disminuir el contenido de azúcares en el tubérculo, siempre y cuando, el ciclo de crecimiento del cultivo haya estado libre de condiciones ambientales desfavorables.

La sacarosa, azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales, mostraron una disminución a medida que el tubérculo aumentó su tamaño. Lo anterior coincide con lo reportado por Kolbe y Stephan-Beckmann (1997b) y Knowles *et al.* (2009) quienes indican, que el contenido de azúcares disminuye de manera directa en el momento que el tubérculo incrementa su tamaño o alcanza la madurez fisiológica y que el ambiente no sea un factor condicionante, y éste comportamiento puede ser debido a la disminución en la formación de carbohidratos a través de la fotosíntesis por la senescencia del follaje.

Los azúcares totales a excepción de los tubérculos que alcanzaron la madurez fisiológica a los 1093 GD, se incrementaron de manera proporcional a la duración del ciclo biológico de cultivo. Resultados que concuerdan con los obtenidos por Knowles *et al.* (2009) quienes obtuvieron un mayor contenido de azúcares en genotipos con amplia estación de crecimiento.

El contenido de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fue 35, 39, 37 y 37 % menor en tubérculos en reposo, y a partir de la dominancia apical y hasta

la senescencia del tubérculo, fue donde se presentó la mayor cantidad de azúcares. Estos Resultados concuerdan con lo reportado por Sinha *et al.* (1992) y Sabba *et al.* (2007) quienes indican que la menor cantidad de azúcares se presenta durante el reposo de los tubérculos; y cuando son almacenados por largos periodos, el incremento de azúcares en el tubérculo ocurre de manera natural, debido a la conversión de almidón a glucosa y fructosa, y el aumento en éstos es más evidente, cuando los tubérculos son sometidos a bajas temperaturas (Sowokinos, 2001).

La variedad Vivaldi en los estados fisiológicos de dominancia apical, brotación múltiple y senescencia de los tubérculos, fue la que registró la mayor cantidad de glucosa, fructosa y azúcares totales, y al igual que Gigant en la dominancia apical y brotación múltiple del tubérculo, tuvieron 31 y 34 % mayor longitud, y 66 y 59 % mayor peso seco de brote que Atlantic y Alpha. Sin embargo, fue en la senescencia donde se registraron los valores más altos en estos dos caracteres, y las variedades Gigant, Vivaldi y Atlantic fueron 34 % superiores en longitud de brote a Alpha.

Lo anterior, indica la importancia que los azúcares tienen durante el proceso de brotación (Dogras *et al.*, 1989; Davies, 1990), y a pesar de que las variedades Gigant y Atlantic tuvieron menor contenido de azúcares que Vivaldi en la senescencia, la longitud del brote fue similar entre éstas; lo que muestra la habilidad que algunos genotipos tienen para hacer un uso eficiente de la energía y sustratos que proveen los carbohidratos en el proceso de brotación (Vreugdenhil, 2004).

En promedio, las variedades mostraron un incremento en la longitud y peso seco del brote, a medida que el contenido de azúcares reductores y totales aumentó; un comportamiento similar se observó en Alpha y Gigant, y Vivaldi con los azúcares totales y reductores, respectivamente. Estos resultados concuerdan con lo reportado por Dogras *et al.* (1989) y Davies (1990) quienes durante la brotación de los tubérculos registraron un aumento en el contenido de azúcares reductores y totales.

CONCLUSIONES GENERALES

El comportamiento de las variedades varió de acuerdo con el ambiente de producción. Alpha fue la que presentó el ciclo biológico más largo, mientras que Mondial fue la que más sobresalió en rendimiento entre todas las variedades.

La semilla-tubérculo con grado de madurez dos (37 días después del inicio de tuberización), mostró un comportamiento similar a la de madurez completa, por lo que su uso no repercute en mayor duración de su ciclo biológico y en reducción del rendimiento.

El contenido de azúcares fue afectado por el estado de madurez del tubérculo, y fue a los 21 días después del inicio de tuberización (EM 1) en donde se presentaron los valores más altos de sacarosa y azúcares reductores (glucosa y fructosa).

La variedad atlantic fue la que presentó los niveles más bajos de sacarosa, azúcares reductores y totales entre todas las variedades, independientemente del estado de madurez del tubérculo.

El estado fisiológico del tubérculo no afectó significativamente el contenido de azúcares, no obstante, éstos fueron más altos que en la condición de reposo.

La variedad Vivaldi fue la que tuvo el mayor contenido de azúcares reductores y totales entre todas las variedades, en los estados fisiológicos de dominancia apical, brotación múltiple y senescencia.

De acuerdo a las tendencias observadas, la longitud y peso seco del brote estuvieron positiva y significativamente asociadas con el contenido de azúcares reductores y totales.

LITERATURA CITADA

AHLOOWALIA B., S. 1999. Production of mini-seed tubers using a modular system of plant micropropagation. *Potato Research* 42: 569-575.

ALLEN, E. J.; O'BRIEN, P. J.; FIRMAN, D. 1992. An evaluation of small seed for ware-potato production. *J. Agric. Sci.* 118: 185-193.

ARSENAULT, W. J.; CRISTIE, B. R. 2004. Effect of whole seed tuber size and pre-plant storage conditions on yield and tuber size distribution of Russet Burbank. *American Journal of Potato Research* 81: 371-376

BATTS, G. R.; ELLIS, R. H.; MORRIS, J. I. L.; NKEMKA, P. N.; GREGORY, P. J.; JALEY, P. 1998. Yield and partitioning in crops of contrasting cultivars of winter wheat in response to CO₂ and temperature in field studies using temperature gradient tunnels. *Journal of Agricultural Science* 130: 17-27.

BETHKE, P. C.; BUSSE, J. C. 2008. Validation of a simple, colorimetric, microplate assay using amplex red for the determination of glucose and sucrose

in potato tubers and other vegetables. American Journal of Potato Research 85: 414-421.

BETHKE, P. C.; SABBA, R.; BUSSAN, A. J. 2009. Tuber water and pressure potentials and sucrose contents increase in response to moderate drought and heat stress. American Journal of Potato Research 86: 519-532.

BURTON, W.G. 1982. Post-Harvest Physiology of Food Crops. First edition. Longman Group Limited. London and New York. Pp 147-155.

BURTON, W.G. 1989. The Potato. Third edition. Longman Scientific and Technical. New York, USA. 476 p.

CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1994. Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119: 775-778.

CAO, W.; TIBBITS, T.W. 1995. Leaf emergence on potato stems in relation to thermal time. Agron. J. 87: 474-477.

COLLINS W., B. 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. Can. J. Plant Sci. 57: 797-801.

CONPAPA. 2006. Comité Nacional Sistema Producto Papa (Confederación Nacional de Productores de Papa). In: <http://conpapa.org.mx>.

CONPAPA. 2010. Comité Nacional Sistema Producto Papa (Confederación Nacional de Productores de Papa). In: <http://conpapa.org.mx>.

DAVIES, H. V. 1990. Carbohydrate metabolism during sprouting. American Potato Journal 67: 815-827.

DE JONG, H.; TAI, G. C. C.; RUSELL, W. A.; JOHNSTON, G. R.; PROUDFOOD, K. G. 1981. Yield potential and genotype environment

interactions of tetraploid-diploid (4x-2x) potato hybrids. American Potato Journal 58: 191-199.

DOGRAS, C.; SIOMOS, A.; PSOMAKELIS, C. 1989. Sugar content, dry matter and sprouting of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers stored at 6 °C and 10 °C in relation to cultivar and area of production. Acta Horticulturae 258: 547-554.

DWELLE, R. B. 2003. Potato Growth and Development, pp. 9-19. *in*: Potato Production Systems. STARK, J. C.; LOVE, S. L. (Eds.). Idaho Center of Potato Research and Education.

ELDREDGE, E. P.; HOLMES, Z. A.; MOSLEY, A. R.; SHOCK, C. C.; STIEBER, T. D. 1996. Effects of transitory water stress on potato tubers stem-end reducing sugars and fry color. American Potato Journal 73: 517-530.

FAOSTAT. 2008. Food and Agricultural Organization of United Nations, Rome, Italy. *In*: <http://faostat.fao.org>.

FERNIE A., R.; WILLMITZER, L. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. Plant Physiol. 127: 1459-1465.

FERNIE, A.; WILLMITZER, L.; TRETHEWAY, R. N. 2002. Sucrose to starch: A transition in molecular plant physiology. Trends Plant Sci. 7: 35-41.

GARCÍA, E. 1988. Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana. Instituto de Geografía. UNAM. México. 217 p.

HANNAPEL D., J.; CHEN, H.; ROSIN, F. M.; BANERJEE, K. A.; DAVIES, J. P. 2004. Molecular controls of tuberization. American Journal of Potato Research 81: 363-274.

HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; BODLAENDER, K. B. A. 1990. The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field studies. *Potato Research* 33: 89-96.

HAVERKORT, A. J.; VAN DE WAART, M.; MARINUS, J. 1991. Field performance of potato microtubers as propagation material. *Potato Research* 34: 353-364.

HAWKES, J. G. 1990. *The Potato: Evolution, Biodiversity and Genetic Resources*. Belhaven Press. London, UK. 259 p.

HAWKES, J. G. 1994. Origins of Cultivated Potatoes and Species Relationships, pp. 3-42. *In: Potato Genetics*. BRADSHAW J. E.; MACKAY, G. R (Eds.). CAB International, Wallingford.

HERTOG, M. L. A. T. M.; TIJSKENS, L. M. M.; HAK, P. S. 1997. The effect of temperature and senescence on the accumulation of reducing sugars during storage of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers: a mathematical model. *Postharvest Biol. Technol.* 10: 67-69.

ILIN, Z.; DUROVKA, M.; MARKOVIC, V. 1997. Effect of fertility and irrigation on sugar content in potato tubers. *Acta Hort.* 462: 303-309.

IRITANI, W. M.; WELLER, L. D.; KNOWLES, N. R. 1983. Relationships between stem number, tuber set and yield of Russet Burbank potatoes. *American Potato Journal* 60: 423-431.

JACKSON, S. D. 1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiology* 119: 1-8.

KAWAKAMI, J.; IWAMA, K.; JITSUYAMA, Y.; ZHENG, X. 2004. Effect of cultivar maturity period on the growth and yield of potato plants grown from microtubers

and conventional seed tubers. American Journal of Potato Research 81: 327-333.

KLEINKOPF G., E. 1983. Potato, pp. 287-305. *in*: Crop Water Relations. TEARE I., D.; PEET, M. M (eds.). John Wiley and Sons. New York, USA.

KNOWLES, N. R.; DRISKILL, E. P.; KNOWLES, L. O. 2009. Sweetening responses of potato tubers of different maturity to conventional and non-conventional storage temperature regimes. Postharvest Biology and Technology 52: 49-61.

KOLBE, H.; STEPHAN-BECKMANN, S. 1997a. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). I. Leaf and stem. Potato Research 40: 111-129.

KOLBE, H.; STEPHAN-BECKMANN, S. 1997b. Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). II. Tuber and whole plant. Potato Research 40: 135-153.

KOOMAN P., L.; FAHEM, M.; TEGERA, P.; HAVERKORT, A. J. 1996. Effects of climate of different potato genotypes 2. Dry matter allocation and duration of growth cycle. European Journal of Agronomy 5: 207-217.

LAWSON, T.; CRAIGON, J.; BLACK, C. R.; COLLS, J. J.; LANDON, G.; WEYERS, D. B. 2002. Impact of elevated CO₂ and O₃ on gas exchange parameters and epidermal characteristics in potato (*Solanum tuberosum* L.). Journal of Experimental Botany 53: 737-746.

LOMMEN W., J. M.; STRUIK, P. C. 1992. Production of potato minitubers by repeated harvesting: effects of crop husbandry on yield parameters. Potato Research 35: 419-432.

- LULAI, E. C. 2004. Proceedings from the symposium: recent advances in the physiology of tuberization and dormancy. *American Journal of Potato Research* 81: 251-252.
- LYNCH, D. R.; TAI, G. C. C. 1985. Yield and yield component response of eight potato genotypes to water stress. *Crop Sci.* 29: 1207-1211.
- LYNCH D., R.; KOZUB, G. C.; KAWCHUK, L. M. 2001. The relationship between yield, mainstem number, and tuber number in five maincrop and two early-maturing cultivars. *American Journal of Potato Research* 78: 83-90.
- MANRIQUE, L. A. 1993. Constraints for potato production in the tropics. *J. Plant Nutr.* 16: 2075-2120.
- MARTIN M., W. 1988. Use of sequential harvests in determining cultivar characteristics. *American Potato Journal* 65: 490-491.
- MENZEL C., M. 1985. Tuberization in potato at high temperatures: interaction between temperature and irradiance. *Ann. Bot.* 55: 35-39.
- MILTON P., J.; ALLEN, S. D. 1995. *Breeding Field Crops*. Iowa State University Press, Ames, Iowa, USA. 494 p.
- PARK, S. W.; JEON, J. H.; KIM, H. S.; HONG, S. J.; ASWATH, C.; JOUNG, H. 2009. The effect of size and quality of potato microtubers on quality of seed potatoes in the cultivar 'Superior'. *Scientia Horticulturae* 120: 127-129.
- PRITCHARD, M. K.; ADAM, L. R. 1992. Preconditioning and storage of chemically immature Russet Burbank and Shepody potatoes. *American Potato Journal* 69: 805-815.
- PRUSKI, K.; ASTARKIE, T.; DUPLESSIS, P.; LEWIS, T.; NOWAK, J.; STRUIK, P. C. 2003. Use of jasmonate for conditioning of potato plantlets and

microtubers in greenhouse production of minitubers. American Journal of Potato Research 80: 183-193.

RANALLI, P.; BASSI, F.; RUARO, G.; DEL RE, P.; DI CANDILO, M.; MANDOLINO, G. 1994. Microtuber and minituber production and field performance compared with normal tuber. Potato Research 37: 383-391.

REES, T.; MORRELL, S. 1990. Carbohydrate metabolism in developing potatoes. American Potato Journal 67: 835-847.

RICHARDS, R. A. 2002. Current and emerging environmental challenges in Australian agriculture-the role of plant breeding. Australian Journal of Agricultural Research 53: 881-892.

RODRÍGUEZ-SAONA, L. E.; WROLSTAD, R. E. 1997. Influence of potato composition on chip color quality. American Potato Journal 74: 87-106.

ROSS, H. A.; DAVIES, H. V. 1992. Sucrose metabolism in tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.). Plant Physiology 98: 287-293.

ROUSSELLE, P.; ROBERT, J. C. 1996. La Pomme de Terre. Instituto National de la Recherche Agronomique. Paris, France. 607 p.

SABBA, R. P.; BUSSAN, A. J.; MICHAELIS, B. A.; HUGHES, R.; DRILIAS, M. J.; GLYNN, M. T. 2007. Effect on planting and vine-kill timing on sugars, specific gravity and skin set in processing potato cultivars. American Journal of Potato Research 84: 205-215.

SANTERRE, C. R.; CASH, J. N.; CHASE, R. W. 1986. Influence of cultivar, harvest-date and soil nitrogen on sucrose, specific gravity and storage stability of potatoes grown in Michigan. American Potato Journal 63: 99-110.

SARQUÍS J., I.; GONZÁLEZ, H.; BERNAL-LUGO, I. 1996. Response of two potato clones (*Solanum Tuberosum* L.) to contrasting temperature regimes in the field. *American Potato Journal* 73: 285-300.

SINGH, S. 1998. Minituber production on stored potatoes: an innovation in seed production and its demensions. *J. Indian Potato Assoc.* 25: 66-72.

SINHA, N. K.; CASH, J. N.; CHASE, R. W. 1992. Differences in sugars, chip color, specific gravity and yield of selected potato cultivars grown in Michigan. *American Potato Journal* 69: 385-389.

SOWOKINOS, J. R. 2001. Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes. *American Journal of Potato Research* 78: 221-236.

SPITTERS C., J. T. 1987. An analysis of variation in yield among potato cultivars in terms of light absorption, light utilization and dry mater partitioning. *Acta Hortic.* 214: 71-84.

SPOONER, D. M.; VAN DEN BERG, R. G.; RODRIGUEZ, A.; BAMBERG, J.; HIJMANS, R. H.; LARA-CABRERA, S. I. 2004. Wild potatoes (*Solanum* section Petota) of North and Central America. *Syst. Bot. Monographs* 68:1-209.

SPOONER, D. M.; MCLEAN, K.; RAMSAY, G.; WAUGH, R.; BRYAN, G. J. 2005. A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *Procedings of the National Academy os Sciences of the United States of America* 126: 14694-14696.

STARK, J. C.; LOVE, S. L. 2003. Tuber Quality, pp. 329-343. *in: Potato Production Systems.* STARK, J. C.; LOVE, S. L. (Eds.). Idaho Center of Potato Research and Education.

- STRUIK, P. C.; HAVERKORT, A. J.; VREUGDENGIL, D.; BUS, C. B.; DANKERT, R. 1990. Manipulation of tuber-size distribution of a potato crop. *Potato Research* 33: 417-432.
- STRUIK, P. C.; WIERSEMA, G. S. 1999. Seed Potato Technology. Wageningen Pers, Wageningen, Netherlands. 383 p.
- SUTTLE, J. 2004. Physiological regulation of potato tuber dormancy. *American Journal of Potato Research* 81: 253-262.
- SUTTLE, J. 2008. Symposium introduction: enhancing the nutritional value of potato tubers. *American Journal of Potato Research* 85: 266.
- THOMPSON, A. L.; LOVE, S. L.; SOWOKINOS, J. R.; THORNTON, M.K.; SHOCK, C. C. 2008. Review of the sugar end disorder in potato (*Solanum tuberosum* L.). *American Journal of Potato Research* 85: 375-386.
- VAN ES, A.; HARTMANS, Y. 1981. Sugars and Starch During Tuberization, Storage and Sprouting, pp. 82-98. *In: Storage of Potatoes*. RASTOVSKI, A.; VAN ES, A. (eds.). Pudoc. Wageningen, The Netherlands.
- VILLA-VÁZQUEZ, J. L.; RODRÍGUEZ, A. 2010. Hallazgo de papas silvestres [*Solanum cardiophyllum* Lindl., *S. Ehrenbergii* (Bitter) Rydb. y *S. stoloniferum* Schltdl.] cultivadas en Jalisco, México. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31(1): 85-88.
- VREUGDENHIL, D.; SERGEEVA, I. L. 1999. Gibberellins and tuberization in potato. *Potato Research* 42: 471-481.
- VREUGDENHIL, D. 2004. Comparing potato tuberization and sprouting: opposite phenomena ?. *American Journal of Potato Research* 81: 275-280.

- WALWORTH, J. L.; CARLING, D. E. 2002. Tuber initiation and development in irrigated and non irrigated potatoes. *American Journal of Potato Research* 79: 387-395.
- WIERSEMA, S.G. 1985. Desarrollo Fisiológico de Tubérculos-Semilla de Papa. Centro Internacional de la Papa. Lima, Perú. 16 p.
- WOLF, S.; MARANI, A.; RUDICH, J. 1991. Effect of temperature on carbohydrate metabolism in potato plants. *Journal of Experimental Botany* 42: 619-625.
- WOLF, S. 1993. Effect of leaf age on photosynthesis, carbon transport and carbon allocation in potato plants. *Potato Research* 36: 253-262.
- ZVOMUYA, J.; ROSEN, C. J. 2002. Biomass partitioning and nitrogen use efficiency of 'Superior' potato following genetic transformation for resistance to Colorado potato beetle. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 127: 703-709.