

# Análisis de Crecimiento y Relación Fuente-Demanda de Cuatro Variedades de Papa (*Solanum tuberosum* L.) en el Municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia)

Growth Analysis and Source-Sink Relationship of Four Potato Cultivars (*Solanum tuberosum* L.) in the Zipaquirá Town (Cundinamarca, Colombia)

Marcela Santos Castellanos<sup>1</sup>; Mariela Segura Abril<sup>2</sup> y Carlos Eduardo Núñez López<sup>3</sup>

**Resumen.** La investigación se realizó en las variedades Pastusa Suprema, Betina, Esmeralda y Diacol, con el objetivo de comparar el crecimiento y la relación fuente-demanda de estos cultivares durante el ciclo de cultivo. Se evaluaron las variables área foliar y materia seca y se obtuvieron los índices de crecimiento y los potenciales de fuente - demanda. En los índices de crecimiento se encontraron similitudes entre las variedades Esmeralda y Betina, tanto en la ocurrencia de los valores mínimos como en la de los valores máximos durante el ciclo de cultivo. Las variedades Betina, Esmeralda y Diacol Capiro presentaron los valores más altos de relación de área foliar (RAF) en la cuarta semana después de emergencia y además registraron la menor duración de área foliar (DAF) durante el ciclo de cultivo, mientras que la variedad Pastusa Suprema mostró la mayor longevidad de hojas. Los IAF máximos ocurrieron en la etapa de plena floración y los IAF mínimos al final del ciclo de cultivo. La variedad Esmeralda alcanzó la mayor tasa de asimilación neta (TAN) al final del ciclo. La mayor fuerza o potencia de fuente fue alcanzada por Esmeralda y Pastusa Suprema, y la fuerza o potencia de demanda de tubérculos más alta se encontró en las variedades Betina y Esmeralda, lo que indica un llenado mayor de estos órganos.

**Palabras claves:** Índices de crecimiento, fuente, demanda, fisiología, spp. *andigena*.

**Abstract.** The research was carried out with the potato cultivars Pastusa Suprema, Betina, Esmeralda and Diacol Capiro. The aim was to compare growth and source-sink relationship of these cultivars during the growing season. Leaf area and dry matter variables were evaluated for each cultivar and obtained the growth rates and the source-sink strength. At the growth rates were found similarities between the Esmeralda and Betina cultivars, both in the occurrence of the minimum values as the maximum values of these rates during the crop cycle. Betina, Esmeralda and Diacol Capiro cultivars presented the highest values of leaf area ratio (LAR) in the fourth week after emergence and also had the lowest leaf area duration (LAD) during the crop cycle, while the Pastusa Suprema cultivar showed the greatest longevity of leaves. The maximum leaf area index (LAI) occurred in the full flowering stage and minimum LAI at the end of the growing cycle. The Esmeralda cultivar had the highest net assimilation rate (NAR) at the end of the cycle. The higher source strength was reached by Esmeralda and Pastusa Suprema, and the higher sink strength for tubers was found in Betina and Esmeralda cultivars, indicating a greater filling of tubers.

**Key words:** Growth index, source, sink, physiology, spp. *andigena*

El crecimiento se refiere a un incremento irreversible de materia seca o volumen, cambios en tamaño, masa, forma y/o número, como una función del genotipo y el complejo ambiental, dando como resultado un aumento cuantitativo del tamaño y peso de la planta (Kru, 1997). Es un proceso complejo que incluye muchos procesos como división celular, elongación, fotosíntesis, síntesis de otros compuestos, respiración, traslocación, absorción y transpiración (Gómez *et al.*, 1999).

**Análisis de crecimiento.** Es una aproximación cuantitativa para entender el crecimiento de una planta o de una población de plantas bajo condiciones ambientales naturales o controladas (Clavijo, 1989). El análisis de crecimiento ha sido usado ampliamente para el estudio de los

factores que influyen en el desarrollo de la planta y el rendimiento, a través del seguimiento de la acumulación de materia seca durante el tiempo (Gardner *et al.*, 1985). El análisis de crecimiento ha sido practicado de dos maneras distintas, la primera denominada análisis clásico, contempla medidas hechas a intervalos relativamente largos de tiempo usando un gran número de plantas; la segunda denominada análisis funcional, comprende medidas a intervalos de tiempo más frecuentes con un pequeño número de plantas y usa el método de regresión (Hunt, 1978).

El análisis matemático de crecimiento usa medidas directas, tales como Peso Seco (W), Área Foliar Total (AF) y Tiempo (T), mientras que las medidas derivadas Tasa Relativa de Crecimiento (TRC), Tasa de

<sup>1</sup> Ingeniera Agrónoma. Empresa SYNGENTA. Carrera 7ª No. 113 – 43 Of. 1106, Bogotá, Colombia. <msantosc@gmail.com>

<sup>2</sup> Profesional de Apoyo. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Facultad de Agronomía. A.A. 14490, Bogotá, Colombia. <seguraabril@gmail.com>

<sup>3</sup> Profesor Asociado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Bogotá. Facultad de Agronomía. A.A. 14490, Bogotá, Colombia. <cenuztezl@unal.edu.co>

Recibido: Mayo 2 de 2009; Aceptado: Febrero 19 de 2010

Rev. Fac. Nac. Agron. Medellín 63(1): 5253-5266. 2010

Crecimiento del Cultivo (TCC), Relación de Área Foliar (RAF), Tasa de Asimilación Neta (TAN), Área Foliar Específica (AFE), Índice de Área Foliar (IAF) y

Duración de Área Foliar (DAF) son calculadas a partir de las medidas directas (Hunt, 1978) (Tabla 1).

**Tabla 1.** Sinopsis de fórmulas y unidades para Índices de Crecimiento en Vegetales. Tomado de Plant Growth Analysis (Hunt, 1978).

Índices de Crecimiento	Nombre	Fórmulas Valor Instantáneo	Fórmulas para Valor Medio	Unidades
Tasa Relativa de Crecimiento	TRC	$\frac{d(LN W)}{dT}$	$\frac{LNW_2 - LN W_1}{T_2 - T_1}$	Peso*Peso <sup>-1</sup> *Tiempo <sup>-1</sup>
Tasa de Asimilación Neta	TAN	$\frac{1}{AF} * \frac{dW}{dT}$	$\frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1} * \frac{LN AF_2 - LN AF_1}{AF_2 - AF_1}$	Peso*Área <sup>-1</sup> *Tiempo <sup>-1</sup>
Índice de Área Foliar	IAF	$\frac{AF}{As}$	$\frac{AF_2 - AF_1}{As}$	Adimensional
Relación de Área Foliar	RAF	$\frac{AF}{W}$	$\frac{(AF_1 / W_1) + (AF_2 / W_2)}{2}$	Área*Peso <sup>-1</sup>
Tasa de Crecimiento del Cultivo	TCC	$\frac{1}{As} * \frac{dW}{dT}$	$\frac{1}{As} * \frac{W_2 - W_1}{T_2 - T_1}$	Peso*Área <sup>-1</sup> *Tiempo <sup>-1</sup>
Duración de Área Foliar	DAF	No existe	$\frac{(IAF_1 + IAF_2)(T_2 - T_1)}{2}$	Tiempo

Símbolos Utilizados: W = Peso Seco Total; T = Tiempo; AF = Área Foliar; As = Área de Suelo; WF = Peso Seco Foliar; LN = Logaritmo Natural.

Estos índices permiten analizar el crecimiento de la planta a través de la acumulación de materia seca, la cual depende del tamaño del área foliar, de la tasa a la cual funcionan las hojas y el tiempo que el follaje persiste (Tekalign y Hammes, 2005). De esta forma se tienen índices relacionados con cada uno de estos aspectos, por un lado el índice de área foliar (IAF) representa la relación entre el área foliar o superficie fotosintetizadora y el área de suelo ocupada por el cultivo y la relación de área foliar (RAF) que es definida como la relación entre el área foliar total y el peso seco total. Otros índices permiten evaluar la eficiencia de la planta, como la tasa relativa de crecimiento (TRC) que es denominado el índice de eficiencia de producción de materia seca, la tasa de asimilación neta (TAN) que es un indicador de la eficiencia fotosintética promedio, ya que mide la ganancia neta de asimilados por unidad de área foliar y por unidad de tiempo, y la tasa de crecimiento del cultivo (TCC) que es considerado un índice de la productividad agrícola, mide la ganancia en peso de una comunidad de plantas por unidad de área de suelo y por unidad de tiempo y usualmente es similar para todas aquellas

variedades de alto rendimiento. En cuanto al tiempo que el follaje persiste, se tiene la duración de área foliar (DAF) como índice que representa la producción de hojas en el periodo de crecimiento del cultivo (Hunt, 1978; Gardner *et al.*, 1985; Clavijo, 1989).

**Asignación de fotoasimilados.** Las plantas a diferencia de los animales, constan de órganos autotróficos (fuente) que producen azúcares y aminoácidos a partir de los compuestos resultantes de la fotosíntesis, y órganos heterotróficos (vertedero/demanda) que consumen estos productos en crecimiento, almacenamiento y reproducción (Foyer y Paul, 2001).

**Fuente y vertedero.** La fuente se refiere a los tejidos de la planta que son productores netos de carbono, generalmente tejidos verdes fotosintéticos que son exportadores netos de asimilados. En la planta de papa son principalmente las hojas y los tallos (Dwelle, 1990). Los tejidos vertedero o demanda son importadores netos de asimilados, y consisten de órganos que crecen rápidamente

tales como los meristemos, hojas inmaduras y tejidos de almacenamiento como los tubérculos, semillas o raíces (Foyer y Paul, 2001). Un vertedero es un usuario neto de carbono, para los procesos de respiración, crecimiento y almacenamiento de compuestos de carbono. La potencia de demanda se refiere a la habilidad de los órganos vertedero para atraer o acumular compuestos de carbono. En una planta de papa, el órgano demanda de mayor interés es el tubérculo (Dwelle, 1990).

El metabolismo de la fuente y la demanda están estrechamente acoplados porque la información de disponibilidad de asimilados en cada órgano, es percibida y usada para orquestar la expresión de genes. Esta coordinación es necesaria para evitar amplias fluctuaciones y desbalances entre el abastecimiento y la demanda. Bajas demandas de fotosintatos pueden acumular asimilados en las hojas fuente, causando la represión de genes que codifican para componentes fotosintéticos y resulta en una disminución de la capacidad fotosintética, por consiguiente, la capacidad de la demanda puede regular la actividad de la fuente (Foyer y Paul, 2001).

**Flujo de carbono.** Este proceso se divide en cinco fases. La primera es la fijación de carbono en la fotosíntesis. La segunda es la partición del carbono fijado en la hoja en sacarosa y almidón. Si el carbono es repartido a sacarosa queda disponible para rápida exportación desde el tejido foliar, pero si se acumula almidón en la hoja, este se removiliza durante la noche. En la planta de papa, el almidón producido justo antes del periodo oscuro es el primero en ser movilizado (Dwelle, 1990). Oparka *et al.* citado por Dwelle (1990), han identificado un pool de almacenamiento de almidón a largo plazo en las hojas, que puede estar disponible tanto para tubérculos como hojas en un periodo de varias semanas.

La tercera fase del flujo de carbono es la carga floemática de sacarosa, que es un proceso activo en el cual se requiere energía (Turgeon y Medville, 2004). La cuarta fase es la translocación de larga distancia conducida por flujo de masa. La quinta fase es la descarga floemática y uso por los tejidos vertedero. Un órgano de demanda activo debe mantener bajas concentraciones de sacarosa en el sitio de descarga del floema, este proceso es activo y mediado por transportadores (Patrick y Offler, 1996; Patrick, 1997) y, el turgor celular parece influenciar la toma de sacarosa y la conversión de esta a almidón

(Dwelle, 1990). Se ha sugerido que la sacarosa sintasa juega un papel importante en la determinación del potencial relativo de demanda de los tubérculos de papa (Dwelle, 1990) y que se presenta un cambio de descarga apoplástica a simplástica cuando inicia la tuberización, que permite la obtención de asimilados con mayor velocidad (Viola *et al.*, 2001). En el flujo de carbono un gradiente de sacarosa entre la hoja fuente y el órgano demanda, determina la dirección y extensión del movimiento de sacarosa. Los órganos demanda influyen los patrones de distribución del carbono por la regulación de descarga, incrementando el gradiente de concentración de sacarosa entre fuente y vertedero (Wardlaw, 1990).

**Potencia de fuente y demanda.** A partir del trabajo de Wilson (1981) surgieron los conceptos de potencia de la fuente y potencia de la demanda, donde:

Potencia de la fuente = Tamaño de la fuente (AF)\*  
Actividad de la fuente (TAN), y

Potencia de la demanda = Tamaño de la demanda (PS)\*  
Actividad de la demanda (TRC).

**Interacciones fuente-demanda.** Se ha demostrado que incrementos en la demanda pueden incrementar la salida de fotosintatos de la fuente, mientras que decrementos en la demanda a su vez disminuyen las salidas de estos compuestos de la fuente, y una remoción parcial de las hojas fuente puede producir incrementos en las salidas de las hojas remanentes (Dwelle, 1990; Wardlaw, 1990; Roitsch, 1999). En papa se ha encontrado que después del inicio de tuberización la tasa fotosintética se incrementa, en dos o tres veces, al igual que la proporción de asimilados transportados desde las hojas, la mayoría hacia los tubérculos. Ha sido observado que las tasas fotosintéticas son mínimas en la etapa de inicio de tuberización, máximas durante el periodo de llenado lineal de los tubérculos y declinan cuando el cultivo ha alcanzado 60 – 70% del máximo rendimiento (Dwelle, 1990).

**Regulación de la partición de asimilados.** La distribución de asimilados dentro de la planta es principalmente regulada por la potencia de los órganos demanda (Ho *et al.*, 1989; Marcelis, 1996; Tekalign y Hammes, 2005). El estudio de la regulación de la partición de asimilados se ha enfocado en la descripción general del fenómeno, establecimiento de modelos descriptivos generales (Wilson, 1981) y posteriormente el establecimiento de las vías

metabólicas involucradas en la partición de asimilados, identificación de enzimas involucradas y caracterización de la regulación de las mismas (Corchuelo y Marquínez, 1998). A nivel enzimático se pueden encontrar puntos de control o regulación por medio de los cuales, se pueden originar cambios en la actividad de las enzimas y/o en el flujo de las vías metabólicas (Wardlaw, 1990; Rentsch y Frommer, 1996; Roitsch, 1999).

La producción de materia seca total es un resultado de la eficiencia del follaje del cultivo en la intercepción y utilización de la radiación solar disponible durante el ciclo de crecimiento. Sin embargo, esta eficiencia puede ser influenciada por la cantidad de radiación solar, la habilidad de las hojas para fotosintetizar, el IAF, la arquitectura de la planta, la respiración, entre otros, lo que se resume en factores internos de crecimiento relacionados con el genotipo y factores externos relacionados con el ambiente y las prácticas de manejo utilizadas durante el ciclo (Gardner *et al.*, 1985). Teniendo en cuenta que los nuevos genotipos obtenidos a través del mejoramiento vegetal ofrecen diferentes ventajas entre las que se encuentran mayores rendimientos, estos se convierten en un importante objeto de estudio para identificar sus ventajas y las estrategias de manejo que permiten obtener su máximo potencial, como ha sucedido con investigaciones realizadas en otros países con diferentes cultivares de papa, especialmente de la subespecie *tuberosum*

(Kooman *et al.*, 1996a; Kooman y Rabbinge, 1996; Lahlou *et al.*, 2003; Tekalign y Hammes, 2005).

En la presente investigación se evaluó el crecimiento y la relación fuente demanda de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*), con el objetivo de comparar el comportamiento fisiológico de tres cultivares nuevos, resistentes a *Phytophthora infestans*, que fueron desarrollados por el programa de mejoramiento de papa de la Universidad Nacional de Colombia, con la variedad Diacol Capiro, y analizar las implicaciones de estas características en el manejo agronómico de los mismos.

## MATERIALES Y MÉTODOS

**Localización.** El ensayo se localizó en el departamento de Cundinamarca (Colombia), municipio de Zipaquirá, Vereda Paso Ancho, Finca Los Cerritos, a una altura de 2.580 msnm, con Latitud Norte (N) 5°0.133' y Longitud Oeste (W) 73°59.529'. La temperatura promedio es de 14 °C y la precipitación promedio anual de 739,4 mm.

**Material vegetal.** Se incluyeron en esta investigación las variedades Betina y Pastusa Suprema, liberadas por el programa de mejoramiento genético de papa de la Universidad Nacional de Colombia en el año 2002, la variedad Esmeralda liberada por el mismo programa en el año 2005, y la variedad comercial Diacol Capiro. Las características de estas variedades se encuentran en la Tabla 2.

**Tabla 2.** Características de las variedades colombianas de papa utilizadas para estudios de análisis de crecimiento y relación fuente-demanda.

Variedad	Forma de tubérculo	Color Piel	Color Carne	Aptitud de consumo	Rendimiento (t*ha <sup>-1</sup> )	Respuesta a <i>P. infestans</i> *
<b>Pastusa Suprema</b>	Redondo Aplanado	Pardo-Rosado	Crema	Fresco e industrial	35-40	R
<b>Betina</b>	Redondo comprimido	Amarillo	Amarillo claro	Fresco	40-45	MR
<b>Esmeralda</b>	Comprimido ligeramente Aplanado	Rosada crema	Crema	Fresco e Industrial	30-35	MR
<b>Diacol Capiro</b>	Redondo Ligeramente Aplanado	Violeta Claro	Crema	Fresco e Industrial	30	S

\*R = Resistente, MR = Moderadamente Resistente, S = Susceptible.

Fuente: Del Valle *et al.* (1999) y Núñez (2010).

**Arreglo espacial.** El ensayo fue sembrado bajo un diseño de bloques completos al azar (BCA) con tres repeticiones, el tamaño de la unidad experimental (UE) fue de 40 m<sup>2</sup>, con 1 m de distancia entre surcos y 0,4 m entre plantas, para una densidad de 2,5 sitios de siembra / m<sup>2</sup>.

**Variables evaluadas.** Para el análisis de crecimiento se realizaron muestreos destructivos al azar cada 15 días por unidad experimental. En campo se tomaron las medidas de área de suelo ocupada por cada planta en cada muestreo y, en el laboratorio, se disectaron cada uno de los órganos de las plantas para cuantificar materia seca de hojas, tallos, flores, frutos, estolones y tubérculos, en una estufa Colser a 70 °C luego de permanecer 72 horas. El área foliar se determinó con un equipo medidor de área foliar LICOR LI3100.

Con la información de las variables de área foliar y materia seca se calcularon los siguientes índices de crecimiento: Índice de Área Foliar (IAF), Relación de Área Foliar (RAF), Duración de Área Foliar (DAF), Tasa de Asimilación Neta (TAN), las Tasas Relativas de Crecimiento total (TRC) y la Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC). También se determinó el IAF óptimo, que es aquel con el cual se consigue la máxima Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC), con una captación más efectiva de la Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA). Se utilizó el enfoque de análisis de crecimiento clásico. Adicionalmente, se determinó la fuerza o potencia de fuente y de demanda de cada variedad a lo largo del ciclo, utilizando las fórmulas Wilson (1981):

Potencia de la fuente = Tamaño de la fuente (Área Foliar)\*Actividad de la fuente (TAN), y

Potencia de la demanda = Tamaño de la demanda (Materia Seca Tubérculos)\*Actividad de la demanda (TRC Tubérculos).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

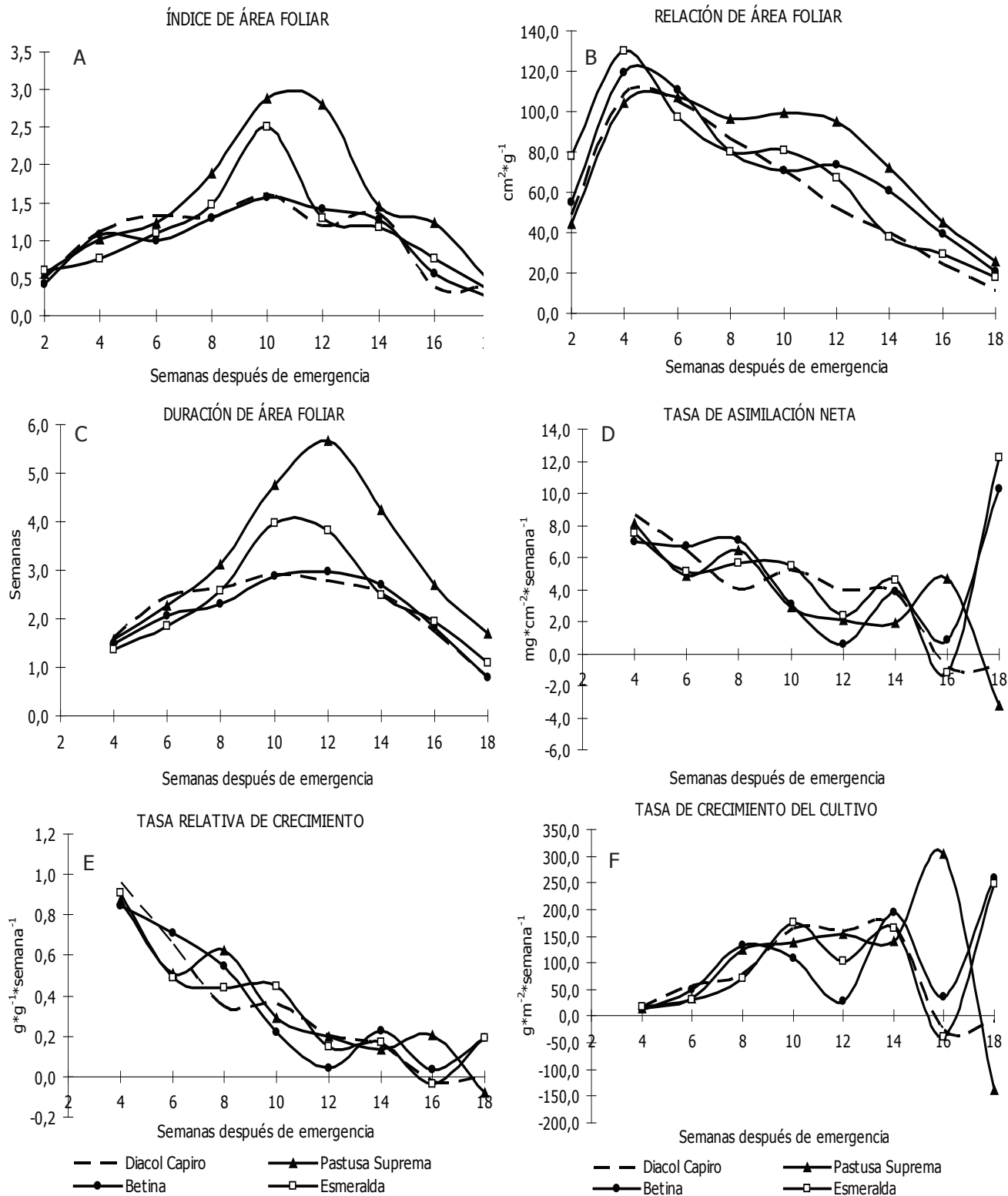
**Índice de área foliar (IAF).** La producción de materia seca está relacionada con el área foliar, por lo tanto cuando esta última es alta se espera una alta acumulación de materia seca; en el caso de esta investigación, el máximo IAF coincidió con las etapas fenológicas de plena floración e inicio de tuberización para todas las variedades, como lo realizado por Gómez *et al.* (1999). Después de esta

etapa fenológica el IAF comenzó a decrecer hasta alcanzar los valores mínimos en las semanas 16 y 18 después de emergencia. La variedad Pastusa Suprema en forma consistente presentó el mayor IAF durante el ciclo del cultivo (2,875), seguida por la variedad Esmeralda con un valor de 2,510. Los menores IAF durante el ciclo de cultivo fueron obtenidos por las variedades Betina y Diacol Capiro (Figura 1A).

El IAF varía con la forma de la hoja y la distribución tanto vertical como horizontal del follaje. El índice de área foliar óptimo es aquel que soporta la máxima tasa de materia seca, y se consigue cuando el cultivo intercepta virtualmente toda la RFA disponible (Clavijo, 1989), y en consecuencia las capas más bajas de hojas aún son capaces de mantener un balance positivo de carbono (Hunt, 1978). En la variedad Esmeralda el IAF óptimo coincidió con el máximo IAF, mientras que en las variedades Diacol Capiro y Betina ocurrió en la semana 14 (1,344 y 1,282 respectivamente) y finalmente en la variedad Pastusa Suprema se presentó en la semana 16 con 1,228, seis semanas después de su IAF máximo, condición que puede relacionarse con la mayor partición de asimilados desde las hojas hacia los tubérculos; por otro lado, un índice de área foliar más bajo puede garantizar la mayor exposición de las hojas remanentes a la RFA y por tanto una mayor eficiencia fotosintética (Figuras 1A y 1F).

El resultado observado en la variedad Esmeralda con el IAF óptimo, está relacionado con la arquitectura de esta variedad, la cual se caracteriza por presentar un follaje erecto, de forma que el ángulo de inserción de las hojas puede facilitar la exposición de las mismas a la RAF y así incrementar la eficiencia en la producción de biomasa. Este resultado tiene implicaciones en el manejo fitosanitario, ya que para esta variedad una disminución en el área foliar por daño de insectos o por *Phytophthora infestans* a esta densidad de plantas podría disminuir la TCC.

Las otras variedades evaluadas obtuvieron el IAF óptimo con valores de IAF menores al máximo, esta respuesta puede deberse al incremento del sombreado cuando se obtiene el IAF máximo, condición en la cual parte del área foliar no queda expuesta a la RAF, reduciendo la tasa fotosintética e incrementando la tasa respiratoria de mantenimiento.



**Figura 1.** Índices de crecimiento en cuatro variedades de papa: A) Índice de Área Foliar, B) Relación de Área Foliar, C) Duración de Área Foliar, D) Tasa de Asimilación Neta, E) Tasa Relativa de Crecimiento, F) Tasa de Crecimiento del Cultivo.

El IAF máximo observado en el trabajo de Quispe *et al.* (1997) en la variedad Waych'a de 4,5 a los 125 dds, en la etapa de floración, es mayor a los valores máximos encontrados para este índice de crecimiento en las diferentes variedades evaluadas (2,875). Este resultado se explica principalmente por la mayor densidad de siembra en condiciones de Bolivia, lo que implica una mayor área foliar por unidad de superficie de suelo. Similar situación se presentó con el IAF alcanzado por la variedad Aracy (*ssp. tuberosum*) en el trabajo de De Oliveira *et al.* (2000) en Brasil, que fue de 3. En el estudio realizado por Rodríguez *et al.* (2003) con la variedad Parda Pastusa, el IAF presentó un valor máximo de 2,1 en la localidad del Centro Agropecuario Marengo (CAM) y de 2,5 en el Centro de Investigación San Jorge, valores similares a los obtenidos por las variedades del presente estudio, resultado que puede estar relacionado con las condiciones de manejo del cultivo de papa de Colombia, y a que son variedades de la *ssp. andigena* reclasificadas por Huaman y Spooner (2002) como Grupo Andigenum.

**Relación de área foliar (RAF).** Para este índice los mayores valores fueron encontrados en la semana 4 después de emergencia para las variedades Esmeralda, Betina y Diacol Capiro, y en la semana 6 para la variedad Pastusa Suprema, esto quiere decir que hay una máxima capacidad fotosintética potencial y un bajo costo respiratorio potencial (Clavijo, 1989), ya que al comienzo del ciclo de cultivo casi todas las hojas están expuestas a la RAF.

Las semanas 4 y 6 corresponden a la etapa fenológica de desarrollo de hojas y formación de brotes laterales (Segura *et al.*, 2006), momento en el cual no se ha alcanzado la cobertura total del cultivo. Luego de estas semanas se produjo un decrecimiento moderado pero progresivo en la RAF en todas las variedades debido al incremento de la biomasa total y por ende del costo respiratorio, hasta alcanzar los valores mínimos en la semana 18 en todos los materiales (Figura 1B). Los materiales que alcanzaron de forma más rápida los mayores valores de RAF (Esmeralda, Betina y Diacol Capiro), en la semana 4 después de emergencia, evidenciaron ser materiales de ciclo más corto (136 días después de emergencia), ellos desarrollaron su aparato fotosintético en forma más rápida que la variedad Pastusa Suprema, que mostró un ciclo de cultivo más largo (144 días después de emergencia).

**Duración de área foliar (DAF).** La máxima DAF se presentó en la variedad Pastusa Suprema en la semana 12, seguida por la variedad Esmeralda en la semana 10. Estos valores de DAF disminuyeron hasta alcanzar los valores más bajos en la semana 18 debido al proceso de llenado de tubérculo y a la senescencia. Las variedades Betina y Diacol Capiro obtuvieron los valores más bajos de DAF durante el ciclo de cultivo. En la variedad Esmeralda la DAF disminuyó drásticamente a partir del punto máximo hasta alcanzar los mismos valores que las variedades Diacol Capiro y Betina en la semana 14 (Figura 1C). Este índice relaciona el IAF con el tiempo y representa la capacidad de producción de hojas en el periodo de crecimiento del cultivo (Hunt, 1978). La longevidad de las hojas depende de varios factores tales como: el tiempo de iniciación de tuberización, el ambiente y la potencia de la demanda. El tubérculo a medida que va creciendo y tomando mayor potencia como demanda de la fotoasimilados, hace disminuir el sistema radical en razón a que la toma de nutrientes como nitrógeno se reduce y los tubérculos comienzan a extraer rápidamente los elementos de las hojas, disminuyendo su longevidad (Kooman y Rabbinge, 1996).

Este índice tiene correlación con la precocidad, ya que la longevidad de hojas en los cultivos precoces es menor, mientras que en los cultivos tardíos es mayor (Kooman y Rabbinge, 1996), de esta forma el resultado observado da indicios de una mayor precocidad, aunque poca, de las variedades Diacol Capiro, Betina y Esmeralda con respecto a la variedad Pastusa Suprema.

**Tasa de asimilación neta (TAN).** La TAN como indicador de la eficiencia fotosintética promedio, presentó los mayores valores al comienzo del ciclo de cultivo en todas las variedades debido a que las plantas se encontraban en el inicio de la etapa fenológica de desarrollo de hojas (Segura *et al.*, 2006), donde la mayoría de estas hojas se encontraban expuestas a la RAF (Figura 1D).

Después de la semana 4 la TAN disminuyó progresivamente, sin embargo se observaron algunas fluctuaciones. Las variedades Esmeralda y Betina presentaron un incremento entre la semana 12 y 14 después de emergencia, relacionado con la máxima acumulación de materia seca de hojas y tallos en este intervalo de tiempo, con una eficiencia fotosintética alta (Figura 1D).

En la semana 16 los valores fueron mínimos para las variedades Diacol Capiro, Betina y Esmeralda. Betina y Esmeralda disminuyeron su TAN drásticamente entre las semanas 14 y 16, ya que en este intervalo de tiempo el incremento de materia seca total y de tubérculos fue el menor del ciclo de cultivo; en esta etapa el follaje inició el proceso de senescencia (Segura *et al.*, 2006) condición que pudo ocasionar la disminución de la eficiencia fotosintética (Figura 1D). Sin embargo, entre la semana 16 y 18 se presentó un nuevo incremento en la TAN a pesar de la senescencia avanzada de las hojas; este comportamiento refleja la mayor acumulación de materia seca en los tubérculos durante el ciclo de cultivo para estas dos variedades.

De acuerdo con De Oliveira *et al.* (2000), el comportamiento de la TAN en la papa, resulta diferente al observado en otras especies vegetales, debido a que la acumulación de reservas ocurre en los tubérculos y no en la parte aérea de la planta, razón por la cual la TAN en plantas de papa, puede incrementar al final del ciclo de cultivo, debido a una alta actividad de la demanda (tubérculos).

Una característica de varias plantas es su habilidad para almacenar temporalmente metabolitos fotosintéticos y nutrientes en tejidos a lo largo de la vía de transporte entre la fuente y el vertedero, quedando disponible para un uso posterior en la planta ya sea porque la demanda se incrementa o porque la disponibilidad de fotoasimilados se reduce en un momento dado (Wardlaw, 1990). Sin embargo, estos mecanismos no se conocen por completo en todas las especies vegetales, y particularmente en papa no se cuenta con trabajos de investigación donde se haya analizado esta condición, por lo que la respuesta observada para las variedades Betina y Esmeralda, del incremento de la TAN en las últimas semanas del ciclo de cultivo debido al rápido incremento de la materia seca de los tubérculos, debe revisarse con mayor detalle en próximas investigaciones con la medición de otras variables y un mayor número de muestras para identificar si se atribuye a una mayor actividad de las hojas remanentes (mayor eficiencia fotosintética) resultante del incremento de la potencia de la demanda o a un almacenamiento temporal de fotoasimilados en la vía de transporte.

Las variedades Pastusa Suprema y Diacol Capiro presentaron los menores valores de TAN en la semana 18, debido a la disminución de materia seca de hojas y tallos y a la baja acumulación de materia seca

de tubérculos en la etapa final del ciclo de cultivo, por lo cual la TAN de estas variedades no presentó incrementos en las últimas semanas del ciclo, como lo mencionado por De Oliveira *et al.* (2000) (Figura 1D).

De acuerdo a los resultados obtenidos, la TAN presenta diferencias entre variedades, que pueden relacionarse con la dinámica de acumulación de materia seca en los tubérculos y, específicamente, con la capacidad de estos para demandar asimilados a las fuentes (potencia de la demanda) generando dos patrones de comportamiento: el primero de alta demanda de los tubérculos en las etapas finales de desarrollo del cultivo (semana 18 después de emergencia), como se observó en las variedades Betina y Esmeralda; y un segundo comportamiento de mayor demanda en la parte media del ciclo cuando el área foliar de la planta es mayor y los tubérculos se encuentran en la fase lineal de incremento en materia seca, para las variedades Diacol Capiro y Pastusa Suprema (semanas 10 a 16 después de emergencia).

La TAN de la variedad Aracy en el estudio de De Oliveira *et al.* (2000) se redujo a medida que transcurrió el ciclo de cultivo; sin embargo, algunos tratamientos presentaron incrementos en este índice hacia el final del ciclo de cultivo, a pesar del proceso de senescencia, debido a la mayor acumulación de materia seca en los tubérculos en este punto del ciclo, similar a lo ocurrido en las variedades Betina y Esmeralda. Los valores máximos de TAN de la variedad Aracy estuvieron entre 4,2 y 4,9  $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$ , valores más bajos que los máximos obtenidos por las variedades utilizadas en el presente estudio que estuvieron entre los 8 y 12  $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$ . Estos resultados implican mayor producción de materia seca por unidad de área foliar y por unidad de tiempo, lo que se traduce en una mayor eficiencia fotosintética en estas variedades de la ssp *andigena* utilizadas en el estudio, en comparación con la variedad Aracy de la subespecie *tuberosum*.

En comparación con los valores máximos de TAN observados por Gaitán y González (1999) que estuvieron entre 12,4 y 18,4  $\text{mg}\cdot\text{cm}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$  para las variedades ICA Zipa e ICA Morita, respectivamente, los valores alcanzados por las variedades del presente estudio fueron menores, sólo la variedad Esmeralda presenta un valor máximo similar al obtenido para la variedad ICA Zipa, lo que indica eficiencia fotosintética similar en estas variedades; se confirma también que las variedades de papa



de la ssp. *andigena* presentan valores superiores de TAN con respecto a las de la ssp. *tuberosum*.

**Tasa relativa de crecimiento (TRC).** Todas las variedades presentaron los valores más altos de TRC durante la semana 4 después de emergencia, al iniciar la formación de brotes laterales (Segura *et al.*, 2006), esto significa que en la etapa inicial de desarrollo del cultivo, estas variedades fueron más eficientes en la elaboración de nuevo material (Clavijo, 1989). En general las variedades presentaron un comportamiento muy similar en la TRC durante el ciclo, con valores altos al inicio del ciclo que fueron disminuyendo progresivamente hasta alcanzar los menores valores en la semana 16 después de emergencia para las variedades Esmeralda, Diacol Capiro y Betina, y en la semana 18 para la variedad Pastusa Suprema, debido a que durante estas semanas se inició la etapa de senescencia, presentando una disminución en la materia seca total de la planta (Figura 1E).

Los valores máximos de TRC en el trabajo de Oliveira *et al.* (2000) estuvieron entre 1,05 y 1,75  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ , superando los valores máximos obtenidos por las variedades de la ssp. *andigena* incluidas en el presente estudio, ya que el valor más alto alcanzado fue de 0,98  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ . Estos resultados permiten deducir que la variedad Aracy presenta mayor incremento de materia seca por unidad de tiempo, lo que se explica por la precocidad de las variedades de la ssp. *tuberosum* (ciclo de 90 a 100 días) frente a las variedades de la ssp. *andigena* evaluadas en esta investigación (ciclo de 137 a 144 días). Gaitán y González (1999) encontraron valores máximos de TRC en las variedades ICA Zipa, ICA Única, ICA Morita y Diacol Monserrate entre 0,45 y 0,7  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$ , inferiores a los obtenidos para las variedades evaluadas en este estudio que oscilaron entre 0,8 y 0,9  $\text{g}\cdot\text{g}^{-1}\cdot\text{semana}^{-1}$  presentando una mayor acumulación de materia seca por unidad de tiempo en relación al peso inicial.

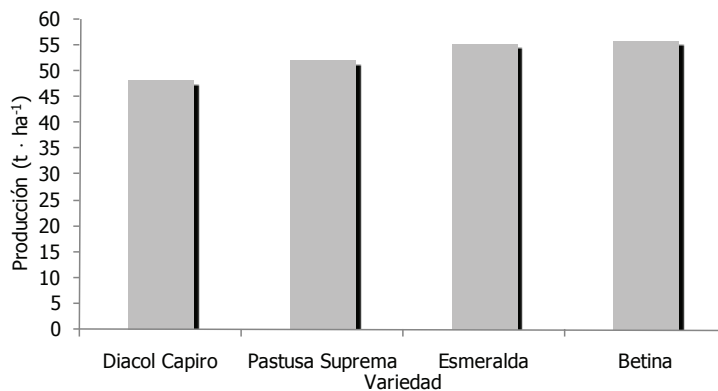
**Tasa de crecimiento del cultivo (TCC).** La TCC presentó fluctuaciones en las variedades Betina y Esmeralda, mostrando tres puntos de incremento durante el ciclo de cultivo, en las semanas 10, 14 y 18 para la variedad Esmeralda y en las semanas 14 y 18 para la variedad Betina, siendo este último (semana 18 después de emergencia) el momento en el que se observó el valor más alto de TCC. Estos puntos de incremento donde se registraron los

valores altos de TCC, coinciden con los momentos en que se presentó un alto potencial de demanda, lo que permite corroborar la influencia de este factor en la eficiencia para la producción de materia seca de la planta. En el caso de la variedad Diacol Capiro, el valor máximo de TCC se presentó en la semana 14 con 170,5  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$ ; sin embargo, fue inferior a los valores máximos obtenidos por las otras variedades evaluadas, que fueron superiores a los 250  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$ . La variedad Pastusa Suprema presentó la máxima TCC en la semana 18 con 305,2  $\text{g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{semana}^{-1}$ , superando los valores alcanzados por las otras variedades (Figura 1F).

Como índice que representa la productividad del cultivo, la TCC indica la eficiencia productiva de biomasa por unidad de superficie de suelo y por unidad de tiempo (Hunt, 1978). Las variedades con mayor eficiencia productiva de biomasa durante el ciclo de cultivo fueron Pastusa Suprema y Betina, ya que obtuvieron los máximos valores de TCC (Figura 1F). Los incrementos observados en TCC durante el ciclo de cultivo para todas las variedades estuvieron relacionados con altos incrementos en la acumulación de materia seca en los tubérculos, condición relevante si se tiene en cuenta que son los órganos de interés comercial de esta especie, por lo que la respuesta observada en este índice de crecimiento está relacionada con el rendimiento obtenido por cada uno de los materiales estudiados, siendo las variedades Pastusa Suprema, Betina y Esmeralda, las que presentaron valores más altos de TCC y a su vez rendimientos superiores a la variedad Diacol Capiro (Figura 2).

#### **Relación fuente – demanda.**

**Diacol Capiro.** Con la determinación de los potenciales de fuente y demanda, de las hojas y los tubérculos respectivamente, se observó que esta variedad presentó el máximo potencial de sus hojas como tejido fuente en la semana 10 con un valor de 79,64  $\text{g}\cdot\text{semana}^{-1}$ , mientras que el mayor potencial de demanda de tubérculos fue obtenido en la semana 14 con 94,55  $\text{g}\cdot\text{semana}^{-1}$  (Figura 3A). Estos resultados de potencia de fuente se pueden interpretar como el momento en el cual la maquinaria fotosintética fue más eficiente en este proceso metabólico y las redes vasculares fueron más eficientes en la carga floemática de azúcares como lo explica Wardlaw (1990) para el caso de las diferencias en relación fuente demanda entre especies.



**Figura 2.** Rendimiento de variedades de papa en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca, Colombia).

Por otro lado, la potencia de demanda o habilidad de los tubérculos para obtener asimilados puede estar relacionada con la rápida división y expansión celular de los tubérculos en este periodo del ciclo de cultivo, que se refleja en una fase lineal de acumulación de materia seca de estos órganos de la planta (Kooman *et al.*, 1996b). Este proceso implica una mayor descarga floemática de fotoasimilados en este tejido vertedero (Patrick, 1997) y por ende una mayor fuerza como tejidos "demandantes" de carbohidratos y otras sustancias orgánicas cuya acumulación tiene lugar en los tubérculos de la planta de papa.

Varios autores sugieren que las altas tasas de translocación son un importante factor en el mantenimiento de altas tasas fotosintéticas en muchas plantas (Wardlaw, 1990; Dwelle, 1990; Roitsch, 1999), de igual forma una inadecuada utilización de fotoasimilados y bajas tasas de translocación pueden resultar en una reducción de la fotosíntesis (Wardlaw, 1990), manifestando una estrecha relación entre la potencia de fuente y la potencia de demanda.

Por lo anterior, es de esperar que las variedades evaluadas presenten periodos en los cuales los valores de potencia de fuente y potencia del vertedero sean muy similares, indicando habilidades equivalentes para producir asimilados en las hojas y para obtenerlos en los tubérculos. En el caso de la variedad Diacol Capiro este periodo se presentó entre las semanas 10 y 14, en donde se observaron los mayores potenciales de fuente y de demanda (Figura 3A), fenómeno que tiene implicaciones a nivel agronómico si se tiene en cuenta que una disminución en el área foliar ocasionada por problemas fitosanitarios, puede resultar en baja

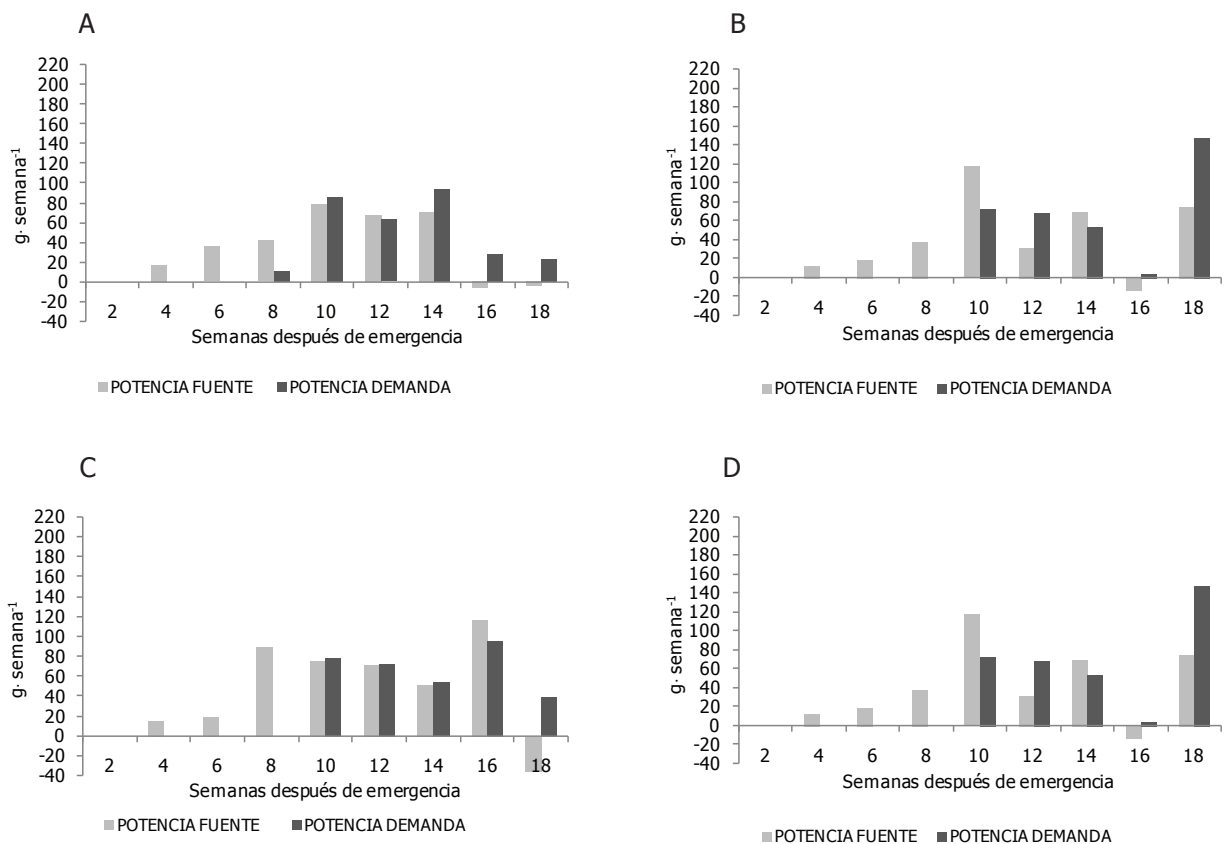
potencia de fuente y así disminuir el llenado de los tubérculos; de igual forma disminuciones en la tasa de crecimiento de los tubérculos por deficiencias nutricionales ocasionaría más bajas potencias de demanda que pueden conducir a bajos rendimientos. En las semanas posteriores a la semana 14 la potencia de la fuente disminuyó hasta alcanzar el valor más bajo en la semana 16 ( $-5,86 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$ ), relacionados con el proceso de senescencia del follaje. El potencial de demanda disminuyó luego de la semana 14 hasta alcanzar un valor de 11,13 en la semana 18, correspondiente a la etapa fenológica de maduración del tubérculo (Segura *et al.*, 2006), manifestando una relación entre la interacción fuente – demanda y las etapas de desarrollo fenológico.

**Betina.** El mayor potencial de fuente se observó en la semana 8 ( $77,44 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$ ) y el mayor potencial de demanda de tubérculos se presentó en la semana 18 ( $221,30 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$ ). En la semana 14 se presentaron valores de potencial de fuente de  $76,77 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$  y un potencial de demanda de  $77,83 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$  siendo el punto del ciclo de cultivo con mayor coordinación entre la fuente y la demanda de la planta en esta variedad (Figura 3B). Entre las semanas 16 y 18 se observó un incremento considerable de la potencia de demanda, lo cual significa que la mayor traslocación y descarga de fotoasimilados en los tubérculos se está llevando a cabo en este periodo de tiempo (Figura 3B); sin embargo, la potencia de la fuente en este intervalo de tiempo es más baja en comparación con la potencia de demanda, incluso el follaje se encuentra en etapa de senescencia en este periodo del ciclo de cultivo (Segura *et al.*, 2006), por lo que se presume la posibilidad de un almacenamiento temporal en los

tallos antes de la acumulación final de asimilados en los tubérculos, en la etapa final del ciclo de cultivo.

Esta habilidad para almacenar metabolitos y nutrientes temporalmente a lo largo de la vía de transporte entre fuente y vertedero ha sido comprobada en muchas plantas, en las cuales el material almacenado en forma temporal

subsecuentemente queda disponible para removilización y uso posterior en desarrollo cuando la demanda se incrementa (Wardlaw, 1990). Se recomienda entonces analizar a mayor profundidad el proceso de transporte de asimilados desde las hojas hasta los tubérculos, en estas variedades cuyo potencial de demanda supera considerablemente la potencia de las hojas fuente.



**Figura 3.** Potenciales Fuente –Demanda en variedades de papa. A. Diacol Capiro, B. Betina, C. Pastusa Suprema, D. Esmeralda.

**Pastusa suprema.** Los mayores potenciales de fuente y demanda se presentaron en la semana 16 con valores de 116,34 y de 95,51 g·semana<sup>-1</sup>, respectivamente (Figura 3C). Entre las semanas 10 y 16 los potenciales de fuente y demanda presentaron valores similares entre sí, indicando un equilibrio entre la habilidad de las hojas para producir asimilados y la fuerza de los tubérculos como vertederos, esta coordinación puede ser una de las principales explicaciones del alto potencial de rendimiento de esta variedad de papa con respecto a otras variedades cultivadas como Parda Pastusa. En la semana 18 se encontraron los menores valores de

potencia de fuente (-34,99 g·semana<sup>-1</sup>) y de potencia de demanda (39,27).

**Esmeralda.** En la semana 10 se presentó el mayor valor de potencia de fuente (117,52 g·semana<sup>-1</sup>) y el mayor valor de potencial de demanda en la semana 18 (147,10 g·semana<sup>-1</sup>); en la semana 14 se presentaron los valores más similares entre el potencial de fuente y el potencial de demanda, 69,13 g·semana<sup>-1</sup> para la fuente y 53,46 g·semana<sup>-1</sup> para los órganos de demanda (tubérculos) (Figura 3D). En forma similar a la variedad Betina (Figura 3B), se observó un incremento en la potencia de la demanda para el

final del ciclo de cultivo superando a la fuente por más de  $60 \text{ g}\cdot\text{semana}^{-1}$ , por lo que el almacenamiento temporal se constituye en una posible hipótesis que explicaría el llenado eficiente de los tubérculos en la etapa final del ciclo de cultivo de esta variedad, sin embargo para corroborar esto se debe estudiar la relación entre fuente y demanda incluyendo las vías de transporte entre hojas y tubérculos.

La implicación práctica de este comportamiento fisiológico está relacionada con la realización del agobio al final del cultivo, que es hecha usualmente por los agricultores para acelerar la maduración del tubérculo, esta práctica en variedades como Esmeralda y Betina que presentan alta potencia de la demanda en esa etapa de desarrollo fenológico, sería desfavorable para el rendimiento final expresado en producción total en  $\text{t}\cdot\text{ha}^{-1}$  y en la calidad del tubérculo obtenido, en términos de proporción del rendimiento que se encuentra en las categorías cero y primera, que son las de mayor tamaño y de alto valor comercial.

**Comparación entre materiales.** Como en el caso de la tasa de asimilación neta (TAN) las variedades presentaron dos comportamientos diferentes en cuanto a la potencia de demanda, por un lado las variedades Pastusa Suprema y Diacol Capiro presentaron los valores más altos de este potencial entre la semanas 10 y 14, condición que tiene implicaciones agronómicas en especial para la segunda variedad ya que se trata de una variedad susceptible a *Phytophthora infestans*, de esta forma el control fitosanitario de esta enfermedad debe realizarse en forma apropiada y oportuna para evitar disminuciones en el rendimiento. El periodo de alto potencial de demanda es incluso mayor en la variedad Pastusa Suprema, ya que se extiende hasta la semana 16 (Figura 3C), en donde alcanza su mayor valor, característica que puede estar relacionada directamente con su alto rendimiento (Figura 2).

Por otro lado se encuentran las variedades Betina y Esmeralda, que presentaron el mayor potencial de demanda en la semana 18 después de emergencia, hacia la parte final del ciclo de cultivo, constituyéndose en un periodo crítico en el llenado del tubérculo (Figuras 3B y 3D). Como se mencionó previamente la práctica de agobio, en donde la parte aérea de la planta se elimina mecánicamente o por aplicación de herbicidas de contacto para acelerar el proceso

de maduración de los tubérculos acortando el ciclo de cultivo, no es una práctica recomendable para las variedades Betina y Esmeralda, porque la mayor parte de llenado de tubérculos y la mayor tasa de crecimiento del cultivo (variables determinantes del rendimiento del cultivo) ocurren entre las semanas 16 y 18 después de emergencia.

Como en las investigaciones realizadas por Kooman *et al.* (1996a), Kooman y Rabbinge (1996), Lahlou *et al.* (2003) y Tekalign y Hammes (2005) en donde se comparó el crecimiento de diferentes genotipos de papa de la ssp. *tuberosum*, la presente investigación realizada con las variedades Betina, Esmeralda, Pastusa Suprema y Diacol Capiro, de la ssp. *andigena*, permitió observar las diferencias entre genotipos en cuanto a la eficiencia en acumulación de materia seca, eficiencia fotosintética, potencia de fuente y de demanda, entre otras variables, e identificar la necesidad de continuar con trabajos de investigación en donde se comparen las respuestas de estas variedades a condiciones ambientales como temperatura y radiación, así como las actividades de manejo agronómico que permitan alcanzar los máximos rendimientos potenciales de las mismas.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores del trabajo expresan sus agradecimientos a la División de Investigación de Bogotá (DIB) de la Universidad Nacional de Colombia por su apoyo en la financiación de esta investigación. Al Doctor Germán Corchuelo por su valiosa asesoría en el área de Fisiología Vegetal y a la Ingeniera Yohana Roza por su colaboración con el lugar donde se realizó la investigación.

## BIBLIOGRAFÍA

- Clavijo, J. 1989. Análisis de crecimiento en malezas. Revista Comalfi: 15: 12-16.
- Corchuelo, G. y X. Marquínez. 1998. Metabolismo y asimilación de fotoasimilados en los cultivos. Revista Comalfi 15(1-3): 59-80.
- De Oliveira, A., J.D. Rodrigues e S.Z. De Pinho. 2000. Análise de crescimento na cultura da batata submetida a diferentes lâminas de irrigação. Pesquisa Agropecuária Brasileira 35(5): 901-907.

- Del Valle, A., L. Luján y P.D. Porras. 1999. Variedades colombianas de papa. *Revista Papa* 19: 5-21.
- Dwelle, R. 1990. Source/Sink Relationships during tuber growth. *American Journal of Potato Research* 67(12): 829-833.
- Foyer, C. and M. Paul. 2001. Source-Sink Relationships. pp. 11. In: *Encyclopedia of Life Sciences*. Nature Publishing Group, United Kingdom
- Gaitán, A. y M. González. 1999. Análisis de crecimiento y desarrollo para cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum*) bajo condiciones de la Sabana de Bogotá. Trabajo de Grado Ingeniería Agronómica. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 82 p.
- Gardner, F.P., R.B. Pearce and R.L. Mitchell. 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press, USA. 325 p.
- Gómez, C., C. Buitrago, M. Cante y B. Huertas. 1999. Ecofisiología de papa (*Solanum tuberosum*) utilizada para cultivo fresco y para la industria. *Revista Comalfi* 26(1-3): 42-55.
- Ho, L.C., R.I. Grange and A.F. Shaw. 1989. Source/Sink Regulation. pp. 306-343. In: Baker, D.A. and J. Milburn (Eds.). *Transport of photoassimilate*. Longman Scientific and Technical, London.
- Huaman, Z. and D. Spooner. 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* SECT. *Petota*). *American Journal of Botany* 89(6): 947-965.
- Hunt, R. 1978. *Plant growth analysis*. Edward Arnold Publishers, London. 67 p.
- Kooman, P. and R. Rabbinge. 1996. An analysis of the relation between dry matter allocation to the tuber and earliness of a potato crop. *Annals of Botany* 77: 235-242.
- Kooman, P.L., M. Fahem, P. Tegera and A.J. Haverkort. 1996a. Effects of climate on different potato genotypes I. Radiation interception, total and tuber dry matter production. *European Journal of Agronomy* 5(3-4): 193-205.
- Kooman, P.L., M. Fahem, P. Tegera and A.J. Haverkort. 1996b. Effects of climate on different potato genotypes II. Dry matter allocation and duration of the growth cycle. *European Journal of Agronomy* 5(3-4): 207-217.
- Kru, G.H. 1997. Environmental Influences on Development Growth and Yield. pp. 101-180. In: Wien, H.C. (ed.) *The physiology of vegetable crops*. CABI Publishing, London.
- Lahlou, O., S. Ouattar and J.F. Ledent. 2003. The effect of drought and cultivar on growth parameters, yield and yield components of potato. *Agronomie* 23(3): 257-268.
- Marcelis, L.F.M. 1996. Sink strength as a determinant of dry matter partitioning in the whole plants. *Journal of Experimental Botany* 47: 1281-1291.
- Ñústez, C.E. 2010. Variedades colombianas de papa. En: Grupo de investigación en papa. <http://www.papaunc.com/catalogo.shtml>; consulta: febrero 2010.
- Patrick, J.W. 1997. Phloem unloading: sieve element unloading and post-sieve element transport. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 48: 191-222.
- Patrick, J.W. and C.E. Offler. 1996. Post-sieve element transport of photo assimilates in sink regions. *Journal of Experimental Botany* 47 (Special Issue): 1165-1177.
- Quispe, C., A. Devaux, S. Gonzales, C. Tourneux, y R. Hijmans. 1997. Evaluación comparativa del desarrollo y crecimiento de papa, oca e isaño en Cochabamba, Bolivia. *Revista Latinoamericana de la Papa* 9/10(1): 140-155.
- Rentsch, D. and W.B. Frommer. 1996. Molecular approaches towards an understanding of loading and unloading of assimilates in higher plants. *Journal of Experimental Botany* 47 (Special Issue): 1199-1204.
- Rodríguez, L., G. Corchuelo y C.E. Ñústez. 2003. Influencia del espaciamiento entre plantas sobre la morfología y el crecimiento de la papa (*Solanum tuberosum* L. cv. Parada pastusa) bajo dos ambientes contrastantes. *Agronomía Colombiana* 21(3): 210-219.
- Roitsch, T. 1999. Source-sink regulation by sugar and stress. *Current Opinion in Plant Biology* 2(3): 198-206.

- Segura, M., M. Santos y C.E. Núñez. 2006. Desarrollo fenológico de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) en el municipio de Zipaquirá (Cundinamarca). *Fitotecnia Colombiana* 6(2): 33-43.
- Tekalign, T. and P.S. Hammes. 2005. Growth and productivity of potato as influenced by cultivar and reproductive growth II. Growth analysis, tuber yield and quality. *Scientia Horticulturae* 105 (1): 29-44.
- Turgeon, R. and R. Medville. 2004. Phloem loading. A reevaluation of the relationship between plasmodesmatal frequencies and loading strategies. *Plant Physiology* 136: 3795-3803.
- Viola, R., A.G. Roberts, S. Haupt, S. Gazzani, R.D. Hancock, N. Marmioli, G.C. Machray and K.J. Oparka. 2001. Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *Plant Cell* 13: 385-398.
- Wardlaw, I.F. 1990. Tansley Review No. 27 The control of carbon partitioning in plants. *New Phytologist* 116(3): 341-381.
- Wilson, J.W. 1981. Analysis of growth, photosynthesis and light interception for single plants and stands. *Annals of Botany* 48: 507-512.