ANÁLISIS DE CRECIMIENTO Y DE RELACIONES FUENTE–DEMANDA EN DOS VARIEDADES DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.)

GROWTH ANALYSIS AND SINK-SOURCE RELATIONSHIPS IN TWO POTATO (*Solanum tuberosum* L.) VARIETIES

Ma. Guadalupe Aguilar León [1], José Alfredo Carrillo Salazar[1*], Antonio Rivera Peña[2] y Víctor A. González Hernández[1]

[1] Instituto de Recursos Genéticos y Productividad, Colegio de Postgraduados. Km 36.5 Carr. México-Texcoco. 56230, Montecillo, Edo. de México. Tel: 01 (595) 952-0200 Ext. 1593. Correo electrónico: asalazar@colpos.mx [2] Programa de Papa, Campo Experimental Valle de Toluca, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. 52140, Metepec, Edo. de México.
** Autor para correspondencia*

RESUMEN

Se hizo un análisis de crecimiento y de las relaciones fuente-demanda para explicar las diferencias en acumulación de biomasa y rendimiento de dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) con características contrastantes. El experimento se estableció durante el verano del 2002 en Metepec, Estado de México, en un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. Las plantas se manejaron a un solo tallo principal. Mediante análisis de crecimiento se determinó el peso seco de cada órgano de la planta y el área foliar. Estos datos se ajustaron mediante modelos polinomiales, y con los datos predichos se calcularon los índices: tasa absoluta de crecimiento ($\overline{TAC}$), como estimador de la fuerza de la demanda (FD); tasa relativa de crecimiento ($\overline{TRC}$), como estimador de la actividad de la demanda (AD); tasa de asimilación neta ($\overline{TAN}$) y fuerza de la fuente (FF), como indicadores de las relaciones fuente-demanda. La variedad 'Alpha' superó a 'Milagros' en biomasa total (45 %). Al inicio de la tuberización, la biomasa aérea en ambas variedades representó 80 % del peso total; esta proporción disminuyó a 28 % en 'Alpha' y a 52 % en 'Milagros' a los 73 días después de la emergencia (dde). La fuerza de la demanda máxima durante el ciclo del cultivo (58 dde) fue mayor en 'Alpha' (7.3 g d^{-1}) que en 'Milagros' (3 g d^{-1}). Las hojas y los tallos fueron los órganos con mayor fuerza de demanda hasta los 22 y 51 dde en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente; después fueron superados por los tubérculos en ambas variedades. La fuerza de la fuente fue 56 % mayor en 'Alpha' que en 'Milagros'. 'Alpha' produjo más tubérculos y superó a 'Milagros' en 58 y 40 % del rendimiento total y comercial, respectivamente.

Palabras clave: *Solanum tuberosum* L., biomasa, fuente, demanda, rendimiento.

SUMMARY

The growth analyses and the sink-source relationships of two potato cultivars were studied to explain the level of biomass accumulation and tuber yield. The experiment was carried out in Metepec, Estado de México during the Summer of 2002, in a complete randomized block design with four replications. Stem, leaf and tuber dry weight and leaf area of cv. 'Alpha' and 'Milagros' grown at one main stem were measured according to the plant growth analysis technique. Polinomial models fitted to these data were used to calculate the mean absolute growth rate or sink strength ($\overline{TAC}$), as estimator of the sink strength (FD); the mean relative growth rate ($\overline{TRC}$), as estimator of the sink activity; the mean net assimilation rate ($\overline{TAN}$), and the strength of the source (FF) as estimators of the sink-source relationships. 'Alpha' had 45 % more biomass than 'Milagros' through all the growth period. The shoot biomass at the beginning of tuberization represented 80 % of the total biomass in both cultivars; however, this percentage declined to 28 % in 'Alpha' and 52 % in 'Milagros' at the final sampling date. The sink strength ($\overline{TAC}$) was bigger in 'Alpha' (7.3 g d^{-1}) than in 'Milagros' (3 g d^{-1}). Leaves and stems had the largest sink strength until 22 and 51 d after emergency (dde) in 'Alpha' and 'Milagros'; afterwards, tubers became the main organ in sink strength. The source strength was 56 % bigger in 'Alpha' than in 'Milagros'. 'Alpha' produced more tubers and higher total (58 %) and commercial (40 %) yield than 'Milagros'.

Index words: *Solanum tuberosum* L., biomass, source, sink, yield.

INTRODUCCIÓN

La formación de tubérculos en papa (*Solanum tuberosum* L.) depende, entre otras cosas, de la disponibilidad de asimilados y de la habilidad de los tubérculos para acumularlos. Durante la tuberización, otros órganos como tallo, hoja, raíz y estolones también crecen y acumulan biomasa, de manera que compiten por fotoasimilados con los tubérculos. Antes de la tuberización, los fotoasimilados se destinan principalmente para desarrollar hojas, tallos y raíces, y la fuerza de la demanda de las hojas es mayor que la de cualquier otro órgano. Con el inicio de la tuberización, esta tendencia cambia ya que a medida que

Recibido: 20 de Agosto del 2004.
Aceptado: 18 de Febrero del 2006.

los tubérculos crecen, su demanda de asimilados aumenta (Moorby, 1970; Wolf, 1993).

Para estudiar los procesos de acumulación y distribución de biomasa, se dispone del análisis de crecimiento vegetal mediante índices de eficiencia fisiológica, como: tasa de asimilación neta (TAN), tasa absoluta del crecimiento (TAC), tasa relativa de crecimiento (TRC) e índice de área foliar (IAF), entre otros. Este análisis se ha empleado en papa para entender el efecto de diferentes niveles de riego (Aguiar *et al*., 2000), de salinidad (Marconi *et al*., 2001), de fructificación (Tekalign y Hammes, 2005), y de densidad de plantas y fertilización (KeLi *et al*., 2004) en la fisiología y rendimiento de genotipos; permite explicar el comportamiento diferencial de la producción y rendimiento entre variedades que crecen en las mismas condiciones (Reta, 1986; Com. personal)[1]; y analizar las relaciones fuente-demanda entre los órganos de la planta.

En el Programa de Mejoramiento Genético de Papa del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP), en Metepec, Estado de México, se han hecho esfuerzos para obtener variedades resistentes al tizón tardío causado por el hongo *Phytophtora infestans* Mont. De Bary. Estas variedades deben ser comparadas con la variedad 'Alpha' porque reúne las características aceptadas ampliamente en el mercado nacional, pero es muy susceptible al tizón tardío. En este Programa se han generado variedades resistentes al tizón tardío, como la denominada 'Milagros', que no se han comparado con 'Alpha' en cuanto a rendimiento, calidad y crecimiento.

Con base en lo anterior, en esta investigación se comparó mediante análisis de crecimiento y de relaciones fuente-demanda a la variedad comercial 'Alpha' con la nueva variedad 'Milagros' resistente a tizón tardío.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio se realizó en el Campo Experimental del INIFAP, ubicado en Metepec, Estado de México (19° 17' LN , 99° 41' LO y 2680 msnm). De acuerdo con García (1981), el clima de la región se clasifica como C(w_2)(w)b (i) g, que corresponde a un clima templado, el más lluvioso de los subhúmedos con verano largo, lluvia invernal inferior a 5 %, es isotermal y la temperatura más elevada se presenta antes del solsticio de verano.

Las variedades de papa 'Alpha' y 'Milagros' (Cuadro 1), se sembraron el 20 de junio del 2002 en condiciones de temporal o secano, en un terreno previamente preparado mediante barbecho profundo y rastreo; se utilizó semilla-tubérculo con brotes desarrollados y sanos que se produjo en el campo experimental en 2001; la semilla se depositó en el fondo del surco, una cada 30 cm, para obtener una densidad de 37 000 plantas por hectárea, manejadas a un tallo principal el cual se seleccionó después de la emergencia. En campo, las variedades se distribuyeron en un diseño experimental de bloques completos al azar con cuatro repeticiones; la unidad experimental estuvo constituida de nueve surcos de 4.5 m de largo y 0.90 m de anchura. Durante la siembra se surcó y se fertilizó con la fórmula 170N-210P-170K ; 60 % del nitrógeno y 100 % del fósforo y del potasio se aplicaron en la siembra, y el nitrógeno restante se aplicó 35 días después de la emergencia (dde). Las fuentes de N, P y K fueron: urea (46 % de N), superfosfato triple de calcio (46 % de P_2O_5) y cloruro de potasio (KCl; 60 % de K_2O), respectivamente. Después de sembrar y fertilizar se aplicó una mezcla de fungicidas (Tecto®-Zineb®-Rizolex®, 0.5, 2 y 5 kg ha^{-1}, respectivamente). Durante el periodo de preemergencia se aplicó el herbicida Rencor® (1 kg ha^{-1}) para controlar malezas; posteriormente se realizaron deshierbes manuales. También se continuó con las aplicaciones semanales de fungicidas para controlar tizón tardío, como Acrobat® (2 kg ha^{-1}), Curzate® (2 kg ha^{-1}), Manzate® (3 kg ha^{-1}) y Tatoo C® (2 L ha^{-1}).

Análisis de crecimiento

Consistió en nueve muestreos destructivos de 12 plantas con competencia completa tomadas de los surcos de centrales de cada repetición, a partir de la emergencia; los primeros cinco muestreos se hicieron a intervalos de 2 a 3 d, con la finalidad de identificar el inicio de la formación de los estolones y tubérculos, y el resto se hizo cada 14 d. Cada planta colectada se separó en sus órganos: hojas, tallos, raíces, estolones y tubérculos, para obtener la biomasa seca de cada parte; el secado se hizo en bolsas de papel previamente identificadas que se metieron a una estufa con circulación de aire a 70 °C durante 72 h, hasta peso constante.

Los datos de peso de la biomasa seca total (g) y de cada uno de los órganos de la planta, así como del área foliar (m^2) que se midió con un integrador de área foliar LI-3100 (LI-COR; Lincoln, Nebraska), se ajustaron mediante funciones polinomiales para obtener las ecuaciones y las curvas de crecimiento respectivas. El modelo de mejor ajuste se seleccionó con base en los coeficientes de determinación (R^2) y el error estándar de los valores observados.

[1] Reta S, David G (1996) Crecimiento y aprovechamiento de la energía solar del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) en asociación con maíz (*Zea mays* L.). Tesis de MC Botánica. Colegio de Postgraduados. Chapingo, Méx. 206 p.

Cuadro 1. Características del material genético utilizado.

Variedad	Tipo de planta	Ciclo biológico	Resistencia a *P. infestans*	Origen taxonómico	Rendimiento económico
'Alpha'	Compacta baja	Intermedio	Susceptible	*S tuberosum*	Alto
'Milagros'	Compacta baja	Intermedio	Resistente	*S. tuberosum x S. demissum*	Alto

Índices de eficiencia fisiológica

Con los datos predichos por las funciones polinomiales indicadas para así eliminar el error experimental, del peso de la biomasa seca total de hojas, tallos, raíz, tubérculos y estolones, se calcularon la tasa absoluta promedio de crecimiento ($\overline{TAC}$) y la tasa relativa promedio de crecimiento ($\overline{TRC}$), según las ecuaciones propuestas por Hunt (1990):

Tasa absoluta promedio de crecimiento ($\overline{TAC}$, g d^{-1})

$$\overline{TAC} = FD = \frac{PS_2 - PS_1}{t_2 - t_1}$$

Tasa relativa promedio de crecimiento ($\overline{TRC}$, g g^{-1} d^{-1})

$$\overline{TRC} = AD = \frac{ln(PS_2) - ln(PS_1)}{t_2 - t_1}$$

De acuerdo con Ho *et al*. (1989), la fuerza de la demanda (FD) de un órgano o demanda se puede calcular mediante el producto: tamaño de la demanda (TD) x la actividad de la demanda (AD); entonces la FD corresponde a la TAC, el TD a la biomasa y la AD a la TRC. Es decir, estos índices de crecimiento sirven como estimadores de la fuerza de demanda y sus componentes. Para este estudio se consideró: TD = PS_2 - PS_1 = Tamaño de la demanda (biomasa acumulada), en g.

Además, con los datos predichos por los modelos de mejor ajuste de peso seco total y área foliar por planta promedio, se calculó la tasa promedio de asimilación neta ($\overline{TAN}$) como estimador de la actividad de la fuente (AFT), de acuerdo con la fórmula indicada por Hunt (1990):

Tasa promedio de asimilación neta ($\overline{TAN}$, g m^{-2} d^{-1})

$$TAN = \frac{PS_2 - PS_1}{AF_2 - AF_1} X \frac{ln(AF_2) - ln(AF_1)}{t_2 - t_1}$$

Donde PS_2 y PS_1 son los pesos de la biomasa total de la planta al final y al inicio de un periodo determinado; AF_2 y AF_1 son el área foliar promedio por planta, al final y al inicio del mismo periodo; t_2 - t_1 es el tiempo transcurrido entre dos muestreos, y ln es el logaritmo natural.

Al aplicar el mismo razonamiento hecho para fuerza de la demanda, con los datos del área foliar promedio por planta y de $\overline{TAN}$, se estimaron la fuerza y la actividad de la fuente con base en la siguiente ecuación:

$$FF = TF \times AFT$$

Donde: FF = Fuerza de la fuente, en g d^{-1}; TF = Tamaño de la fuente (área foliar), en m^2; y AFT = Actividad de la fuente ($\overline{TAN}$), en g m^{-2} d^{-1}.

Componentes de rendimiento

Los tubérculos producidos por cada planta se clasificaron de acuerdo con las siguientes categorías de calidad: número de tubérculos comerciales (NTC), integrado por los tubérculos de tamaño chico (20-35 mm de diámetro), mediano (36-50 mm) y grande (> 50 mm); y número de tubérculos no comerciales (NTNC), integrado por tubérculos muy pequeños (< 20 mm de diámetro), deformes, rajados y manchados. El peso fresco de tubérculos (g/planta) se obtuvo para cada categoría de calidad entre 1 a 7 d después de la cosecha.

Datos meteorológicos

De la Estación Meteorológica de la Comisión Nacional del Agua en la localidad de estudio, se obtuvieron los datos diarios de temperatura máxima, media y mínima de aire (°C) y de precipitación (mm). Con los datos de temperatura media y una temperatura base de 6 °C (Cao y Tibbitts, 1995) se calcularon los grados día de desarrollo del cultivo para cada etapa fenológica con el método residual clásico. En campo se determinó el contenido de agua en el suelo con el método gravimétrico.

Análisis estadístico

Con el programa SAS (SAS, 1998; Versión 8) se hicieron análisis de varianza y se hicieron las comparaciones de medias (Prueba de Tukey) de los resultados de rendimiento. También con este programa se ajustaron los modelos polinomiales a los comportamientos de crecimiento de área foliar, y peso de biomasa seca.

RESULTADOS

Condiciones ambientales

Durante el ciclo de cultivo, la temperatura media fluctuó entre 13 y 18 °C con un promedio de 16 °C. Esta temperatura fue inferior en 2 °C a la óptima (20 °C) para la emergencia de brotes y crecimiento de estolones (Rousselle y Robert, 1996). También fue inferior al rango de temperatura apropiado (18 a 22 °C) para la formación y desarrollo de tubérculos (Manrique, 1993) y a la óptima (24 a 28 °C) para el crecimiento vegetativo (Rousselle y Robert, 1996). Sin embargo, las temperaturas durante el experimento son similares a las registradas por Haynes *et al*. (1988), quienes consideran que el rendimiento máximo de tubérculo se obtiene cuando el cultivo crece entre 15 y 18 °C, aunque Cao y Tibbitts (1994) encontraron mayor producción de biomasa total y de tubérculo cuando las plantas crecieron a 20 °C. Las temperaturas mínimas (6 a 12 °C) no afectaron el rendimiento ya que el cultivo de papa es considerado como resistente a temperaturas subóptimas (temperatura base de 6 °C). Durante el ciclo de crecimiento, las temperaturas máximas registradas variaron entre 20 y 28 °C, las cuales son menores a la máxima para el crecimiento reportada por Sands *et al*. (1979).

Puesto que el cultivo se estableció en condiciones de temporal o secano, la humedad del suelo dependió de la precipitación. Durante la estación de crecimiento, la humedad del suelo varió de 12 a 17 %, tanto a 20 como a 40 cm de profundidad, y alcanzó los niveles superiores en los periodos más lluviosos. Es importante hacer notar que los periodos sin precipitación (1-9, 35-42, y 46-52 dds) no causaron que el suelo del sitio experimental, el cual es un migajón arcillo-arenoso, alcanzara niveles inferiores al punto de marchitez permanente que es de 7 %. Con base en estos resultados se considera que el contenido de humedad en el suelo no fue restrictivo para el crecimiento y desarrollo de la papa, aún en los periodos en que la precipitación fue nula o escasa.

Etapas fenológicas

El ciclo biológico de las variedades 'Alpha' y 'Milagros' fue de 86 d (778 grados día de desarrollo acumulados). El ciclo biológico de papa se divide en tres etapas de desarrollo a partir de la emergencia (20 días después de la siembra), como se muestra en el Cuadro 2.

Área foliar

El área foliar creció de una forma exponencial hasta los 58 dde (Figura 1). La fase de crecimiento lento duró dos semanas y su final coincidió con el inicio de formación de estolones y de tuberización. La etapa de crecimiento rápido duró entre 35 y 40 d, en la que 'Alpha' superó en 43 % a 'Milagros' a los 58 dde, cuando alcanzaron su máxima AF. A partir del máximo valor, el área foliar de 'Alpha' disminuyó 70 % al pasar de 1.26 m^2 a los 58 dde, a 0.39 m^2 a los 73 dde. En forma diferente, en 'Milagros' el área foliar se mantuvo constante en el mismo periodo (0.72 m^2), por lo cual ésta tuvo un crecimiento típico sigmoidal, mientras que en la variedad 'Alpha' fue exponencial y luego disminuyó linealmente debido al daño foliar causado por el tizón tardío, no obstante que se hicieron aplicaciones semanales de fungicidas para su control, lo cual evidencia las ventajas de 'Milagros' sobre 'Alpha', debido a su origen de selección por tolerancia a esta enfermedad.

Acumulación de biomasa total en la parte aérea y subterránea

En los primeros 21 dde, la acumulación de biomasa total (Figuras 2A y 2B) fue lenta en las dos variedades; la fase exponencial inició a los 23 y terminó a los 58 dde.

Cuadro 2. Días después de la emergencia y grados días de desarrollo acumulados para alcanzar las principales fases fenológicas de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México.

		ED1	ED2			ED3			
Variedad		EM[z1]	IFE	ATS	IT	IF	PF	FC	MCT
'Alpha'	DDE	0	14	18	21	30	44	58	86
	GDD		136	170	196	266	391	516	778
'Milagros'	DDE	0	14	18	18	23	37	51	86
	GDD		136	170	170	213	332	446	778

EM= Emergencia; IFE= Inicio de formación de estolones; ATS= Aparición de tallos secundarios; IT= Inicio de tuberización; IF= Inicio de floración; PF= Plena floración; FC= Fruto tamaño canica; MCT= Madurez comercial de tubérculos; DDE= Días después de la emergencia; GGD= Grados días de desarrollo; ED= Etapa de desarrollo.

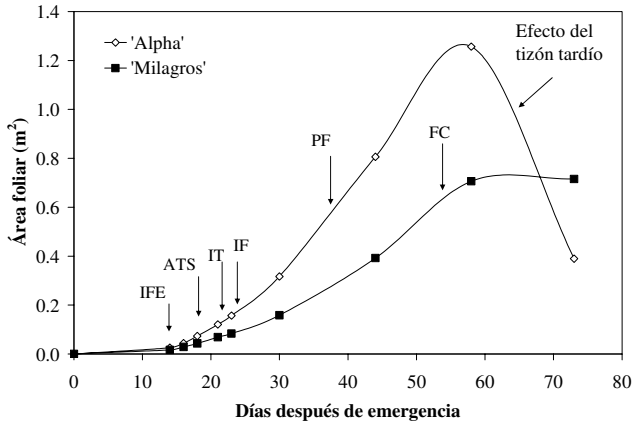


Figura 1. Área foliar de dos variedades de papa cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002. IFE= Inicio de formación de estolones; ATS= Aparición de tallos secundarios; IT= Inicio de tuberización; IF= Inicio de floración; PF= Plena floración; FC= Fruto de tamaño canica. Modelos polinomiales del área foliar: 'Alpha'; $y=-6.69e-09x^5+7.47e-07x^4-3.01e-05x^3+0.0010683x^2-00911098x+4.20e-06$ ($n = 10$, $P<0.01$, $R^2=0.99$) 'Milagros'; $y = -8.50e-09x^5+1.21e-06x^4 -6.07e-05x^3+0.00150583x^2-0.01118516x+0.00047382$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$). "x" es días después de la emergencia; "y" es área foliar (m^2).

'Alpha' alcanzó su máxima biomasa a los 58 dde (203 g por planta, en promedio) y superó a 'Milagros' en más de 100 g, en tanto que esta última continuó acumulando biomasa hasta los 73 dde (111 g por planta). Al final del ciclo, 'Alpha' superó a 'Milagros' en biomasa total. La diferencia en la producción de biomasa entre las dos variedades puede deberse a la menor área foliar de 'Milagros', ya que la magnitud del área foliar es el principal factor que determina la producción de biomasa en los cultivos agrícolas (Milford y Riley, 1980), al asociarse directamente con la cantidad de radiación interceptada y la producción de fotoasimilados (Jefferies y Mackerron, 1989).

La biomasa aérea en 'Alpha' fue mayor que la subterránea hasta los 44 dde; después ocurrió lo contrario como consecuencia del crecimiento de los tubérculos (Figura 2A). En contraste, la biomasa aérea de 'Milagros' (Figura 2B) siempre fue mayor que la subterránea durante todo el ciclo del cultivo, lo que puede atribuirse a que produjo un escaso número de tubérculos. Al inicio de la tuberización (14 dde), la biomasa aérea de ambas variedades representó 80 % del peso total; a los 73 dde cuando se realizó el último muestreo, esta proporción disminuyó a 28 % en 'Alpha' y a 58 % en 'Milagros'.

Distribución de biomasa

La biomasa máxima de las hojas fue de 43 y 35 g por planta en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente, a los 58 dde (Figura 3A). En esta fecha, los tubérculos de 'Alpha' representaron 92 % del peso seco final mientras que los de 'Milagros' sólo representaban 39 %. A partir de entonces y hasta los 73 dde, la biomasa de hojas disminuyó por senescencia, 56 % en 'Alpha' y 34 % en 'Milagros', posiblemente asociada con removilización de reservas hacia otros órganos en crecimiento. La máxima acumulación de biomasa en los tallos también ocurrió al final del ciclo (73 dde) con 42 y 34 g por planta, para 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente (Figura 3B).

Las raíces acumularon biomasa en forma lineal durante todo el ciclo biológico y alcanzaron la cantidad máxima a los 73 dde, con 2.5 g para 'Alpha' y 2.1 g para 'Milagros' (Figura 3C). Los estolones sólo crecieron los primeros 23 d y su máxima acumulación de biomasa fue de 0.20 y 0.11 g para 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente (Figura 3D); a partir de entonces la biomasa en estos órganos disminuyó debido a una menor producción de éstos. El crecimiento de los tubérculos fue el más importante en ambas variedades con relación a otras estructuras, y su peso seco al momento de la cosecha (86 dde) fue de 117 g por planta en 'Alpha' y de sólo 47 g en 'Milagros' (Figura 3E); a los 73 dde, los tubérculos ya habían alcanzado 70 y 40 % del peso seco total de la planta en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente, es decir, mostraron índices de cosecha de 0.7 y 0.4, respectivamente. En esta fecha, el área foliar de 'Alpha' fue 70 % menor que la máxima obtenido a los 58 dde, atribuible a la senescencia de las hojas, mientras que en 'Milagros' el área foliar se mantenía igual. A los 86 dde todas las hojas de 'Alpha' habían senescido, por lo que se decidió realizar la cosecha en ambas variedades aunque 'Milagros' aún mantenía follaje activo.

Bajo estas circunstancias, los tubérculos de 'Milagros' habrían podido alcanzar mayor peso al final del ciclo de cultivo si se hubiera pospuesto la cosecha, ya que se hubiera prolongado el tiempo de movilización de asimilados desde tallos y hojas hacia los tubérculos y por los fotosintatos producidos por el follaje aún activo hasta esta etapa, lo cual depende del genotipo y el ambiente (Kleinkopf, 1983). Durante la tuberización, el crecimiento continuo del dosel de la variedad 'Milagros' compitió con los tubérculos por carbohidratos, lo cual suele afectar negativamente el rendimiento (Wolf, 1993).

Fuerza y actividad de la demanda en la planta completa

La fuerza de la demanda ($\overline{TAC}$) aumentó exponencialmente desde el inicio del desarrollo del cultivo hasta los 50 dde (44 a 58 dde) cuando alcanzó valores máximos de 7.3 y 3.0 g d^{-1} en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente; después el descenso fue diferente para cada

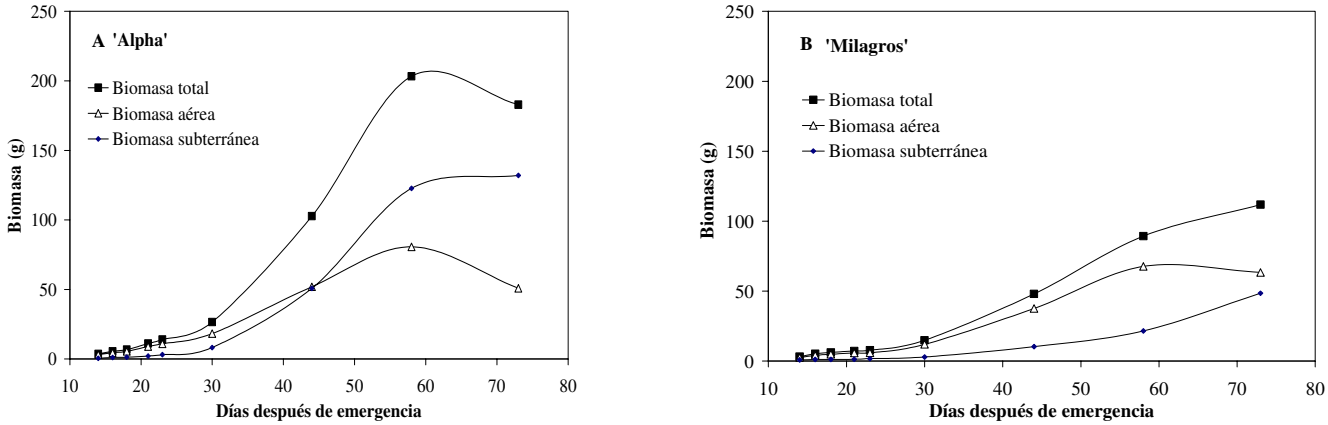


Figura 2. Acumulación y distribución de biomasa entre parte aérea y subterránea por planta (g) de dos variedades de papa, 'Alpha' A y 'Milagros' B, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.
Modelos polinomiales para 'Alpha': Biomasa total: $\mathbf{y} = -1.19e\text{-}06x^5+0.00012959x^4-0.00335917x^3+0.05433632x^2-0.14217203x-0.06632751$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa aérea: $\mathbf{y} = -1.46e\text{-}07X^5-3.68e\text{-}06x^4+0.00149189x^3-0.02828351x^2+0.38438397x-0.051761$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.98$); Biomasa subterránea: $\mathbf{y} = -8.90e\text{-}07x^5+0.00010279x^4-0.00272951x^3+0.02174035x^2+0.05491612x-0.03182245$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$). Para 'Milagros': Biomasa total: $\mathbf{y} = -1.81e\text{-}07x^5+1.33e\text{-}05x^4+0.00024919x^3+0.00031406x^2+0.12916287x-0.02580371$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa aérea: $\mathbf{y} = -1.16e\text{-}07x^5-4.32e\text{-}06x^4+0.00165997x^3-0.04990883x^2+0.63296115x-0.04215876$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa subterránea: $\mathbf{y} = 6.88e\text{-}08x^5-1.0e\text{-}05x^4+0.00061332x^3-0.01057145x^2+0.0737382x+0.02013653$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$). "x" es días después de la emergencia; "y " es biomasa (g).

variedad (Figura 4A). La superioridad en $\overline{TAC}$ de 'Alpha' se atribuye a su mayor área foliar.

La actividad de la demanda ($\overline{TRC}$) en ambas variedades decreció con la edad del cultivo, de manera que sus valores máximos se registraron al inicio del desarrollo (los primeros 14 dde), con 0.15 y 0.13 g g^{-1} d^{-1} para 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente, y fue disminuyendo a través del tiempo (Figura 4B). En este índice 'Alpha' superó a 'Milagros' hasta los 51 dde, lo que indica que es más eficiente en ese periodo. En los primeros 37 dde, la $\overline{TRC}$ disminuyó 43 y 44 % en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente; a los 51 dde ya había disminuido 68 % en 'Alpha' y 66 % en 'Milagros'; al final del ciclo 'Alpha' mostró valores muy pequeños e incluso negativos, lo que indica que sus hojas están en plena senescencia. Como la diferencia entre variedades es mayor en $\overline{TAC}$ (FD) que en $\overline{TRC}$ (AD) (Figuras 4A y B), se infiere que el tamaño de la demanda es la principal causa de la diferencia entre variedades, puesto que FD = TD x AD.

Fuerza y actividad de la demanda en los órganos de la planta

Los órganos con mayor fuerza de la demanda en los primeros 22 dde fueron las hojas (con máximos de 0.6 y 0.3 g d^{-1} para 'Alpha' y 'Milagros') y tallos (con máximos de 0.3 y 0.1 g d^{-1} para 'Alpha' y 'Milagros') (Figuras 5A y 5B); después fueron superados por los tubérculos. A los 37 dde, la $\overline{TAC}$ de las hojas y del tallo llegó a su máximo valor (1.2 y 1.1 g d^{-1}); sin embargo, entre los 51 y 66 dde disminuyó hasta -1.58 y 0.19 g d^{-1}, respectivamente, lo que sugiere senescencia foliar y removilización de reservas del tallo hacia los tubérculos en crecimiento. La fuerza de la demanda de los tubérculos (Figura 5E) se incrementó rápidamente a partir de la tuberización y alcanzó el máximo a los 51 dde (5.12 g d^{-1}), para superar hasta cinco veces a las hojas y tallos; luego decreció y se hizo negativa a los 80 dde.

Las hojas y tallos fueron la principal demanda en 'Milagros' hasta los 51 dde (Figuras 5A y 5B), cuando alcanzaron el máximo valor (1.09 g d^{-1}); después, la demanda de los tubérculos fue la más importante, pero sólo alcanzó a ser de 1.7 g d^{-1}, que es un tercio de la obtenida por 'Alpha'. A partir de los 51 dde, la fuerza de la demanda de hojas y tallos disminuyó hasta alcanzar, a los 66 dde, valores negativos cuando ocurría la máxima tasa de crecimiento de los tubérculos (Figura 5E). Los valores negativos que se observaron en hojas y tallos en el último muestreo (66 dde), se debieron a la senescencia o a la removilización de biomasa hacia los tubérculos, por lo que los tallos funcionaron como fuente de asimilados. Ni la raíz ni el estolón representaron una competencia importante por asimilados con el resto de los órganos de la planta, porque su fuerza de la demanda fue menor a 0.08 g d^{-1} (Figuras 5C y 5D).

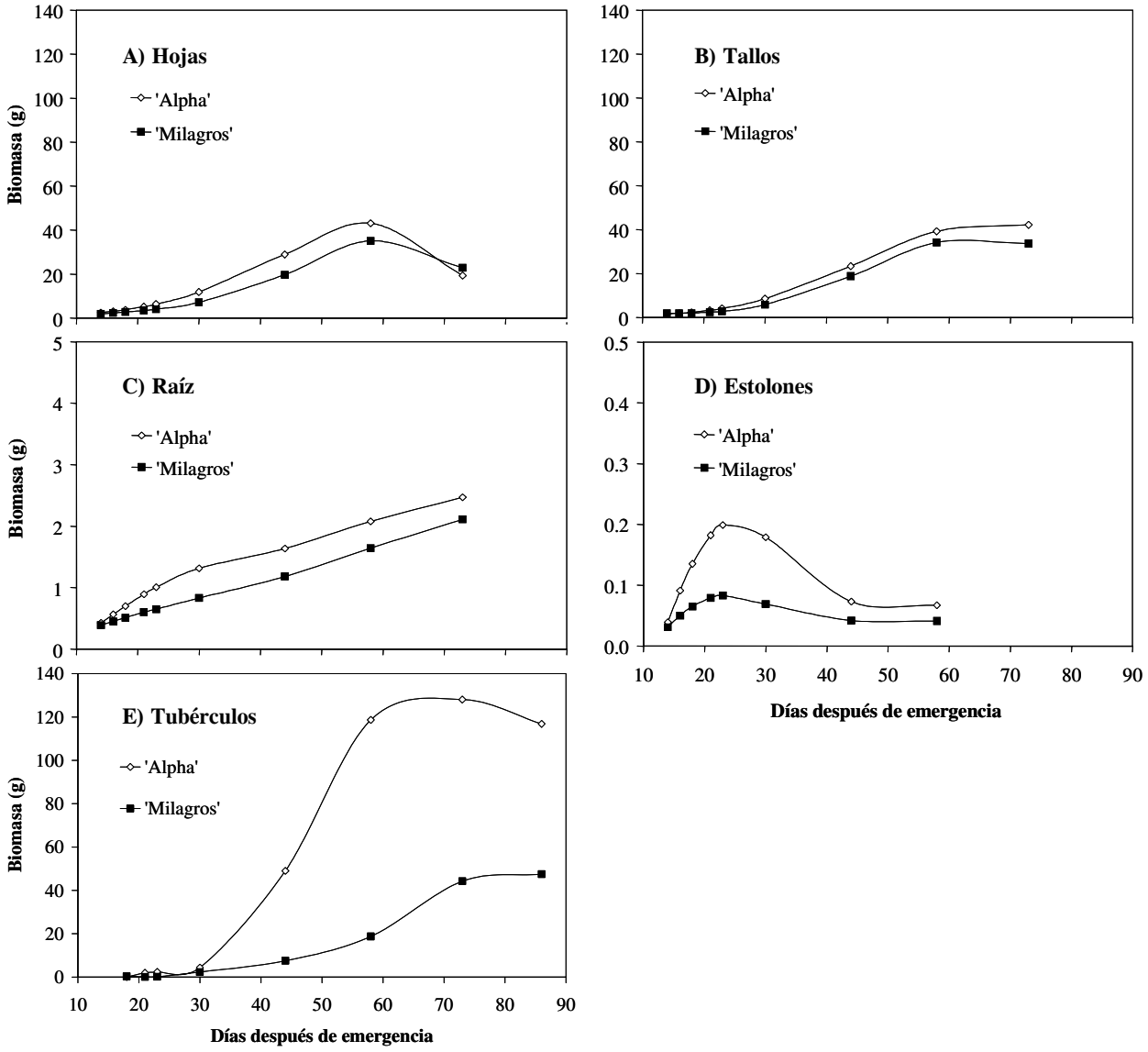


Figura 3. Acumulación de biomasa en los diferentes órganos de la planta de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.

Modelos polinomiales para 'Alpha': Biomasa de hoja $\mathbf{y} = -1.00e\text{-}07x^5+5.01e\text{-}07x^4+0.00066996x^3-0.1189828x^2+0.21734916x-0.02825923$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa de tallo $\mathbf{y} = 5.27e\text{-}08x^5-1.85e\text{-}05x^4+0.00156309x^3- 0.032311497x^2+0.30516607x-0.02859596$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$) ; Biomasa de raíz $\mathbf{y} = -2.81e.08x^5+5.40e\text{-}06x^4-0.00036796x^3+0.1018503x^2-0.05346563x-0.00653919$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.98$) ; Biomasa de estolón $\mathbf{y} = -4.76e\text{-}08x^5+7.56e\text{-}06x^4-0.00042522x^3+0.00974928x^2-0.06925158x-0.0001178$ ($n = 9$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.98$); Biomasa de tubérculo $\mathbf{y} = 2.95e\text{-}06x^5-0.00073026x^4+0.06561953x^3-2.6167694x^2+47.693069x-323.33672$ ($n = 8$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Para 'Milagros': Biomasa de hoja $\mathbf{y} = -2.04e\text{-}07x^5+2.03e\text{-}05x^4-0.00038877x^3+0.00227649x^2+0.14054519x-0.01410015$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa de tallo $\mathbf{y} = 2.89e\text{-}08x^5-1.79e\text{-}05x^4+0.00184094x^3-0.05141549x^2+0.53958652x-0.02817786$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$); Biomasa de raíz $\mathbf{y} = -5.98e\text{-}09x^5+1.05e\text{-}06x^4 -6.19e\text{-}05x^3+0.00140713x^2+0.01805458x- 0.00727174$ ($n = 10$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.98$); Biomasa de estolón $\mathbf{y} = -2.07e\text{-}08x^5+3.16e\text{-}06x^4-0.00017008x^3+0.00369385x^2-0.02405444x+0.00022054$ ($n = 9$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.76$); Biomasa de tubérculo $\mathbf{y} = -6.51e\text{-}07x^5+0.00014816x^4-0.01257671x^3+0.5084072x^2-9.5359382x+66.26792$ ($n = 8$, $P < 0.01$, $R^2 = 0.99$). "x" es días después de la emergencia; "y" es biomasa (g).

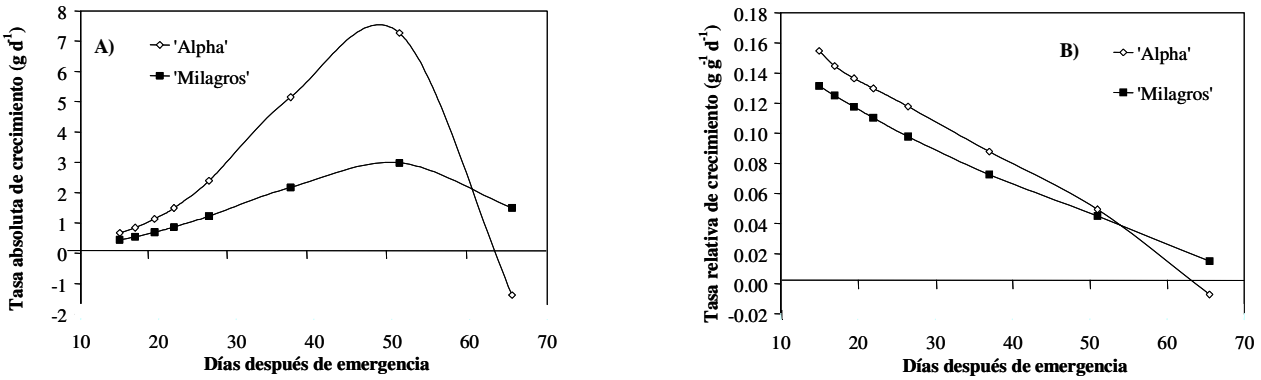


Figura 4. Tasa absoluta de crecimiento promedio (A) y tasa relativa de crecimiento promedio (B) de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.

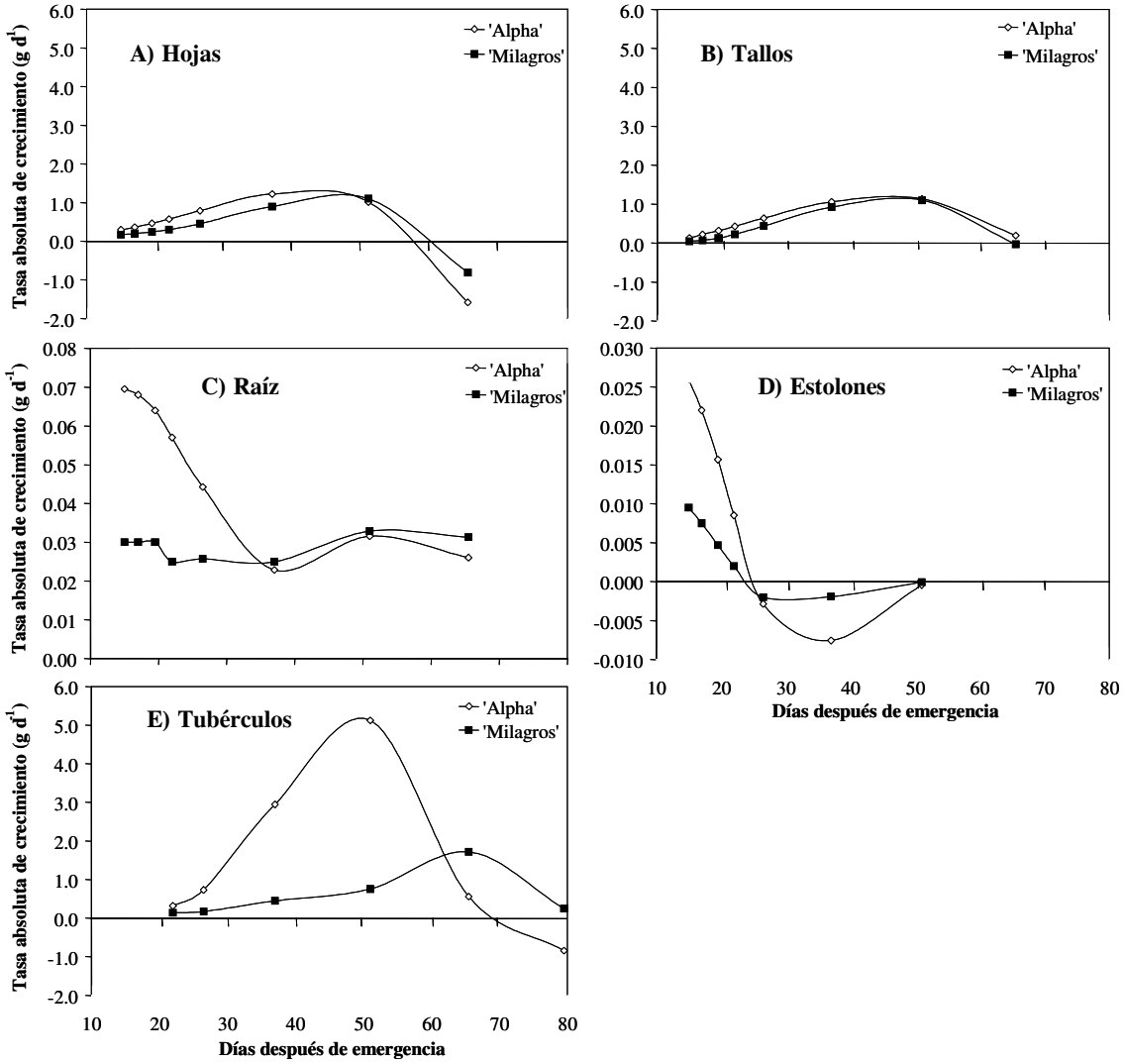


Figura 5. Tasa absoluta de crecimiento promedio en los órganos de la planta de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.

En los primeros 20 dde los estolones destacaron sobre los demás órganos por tener mayor actividad de la demanda ($\overline{TRC}$), con valores máximos de 0.42 y 0.24 g g^{-1} d^{-1} para 'Alpha' y 'Milagros' (Figura 6D), mientras que los otros órganos tuvieron valores inferiores a 0.14 g g^{-1} d^{-1}; después fueron superados por hojas, tallos y tubérculos. A partir de los 22 dde, tanto la raíz como los estolones tuvieron la menor actividad de demanda en comparación con el resto de los órganos; en cambio, los tubérculos fueron los órganos con mayor actividad (0.32 g g^{-1} d^{-1} en 'Alpha' y 0.39 g g^{-1} d^{-1} en 'Milagros'), la cual fue disminuyendo con la edad (Figura 6E). La actividad de la demanda en las hojas se mantuvo casi constante entre los 15 a 22 dde en 'Alpha' y 17 a 37 dde en 'Milagros' (Figura 6A). Luego su actividad disminuyó hasta alcanzar valores negativos en el último muestreo. La actividad de los tallos aumentó de los 15 a 22 dde en 'Alpha' y de los 15 a 27 dde en 'Milagros', y tendió a disminuir rápidamente a partir de estas fechas (Figura 6 B).

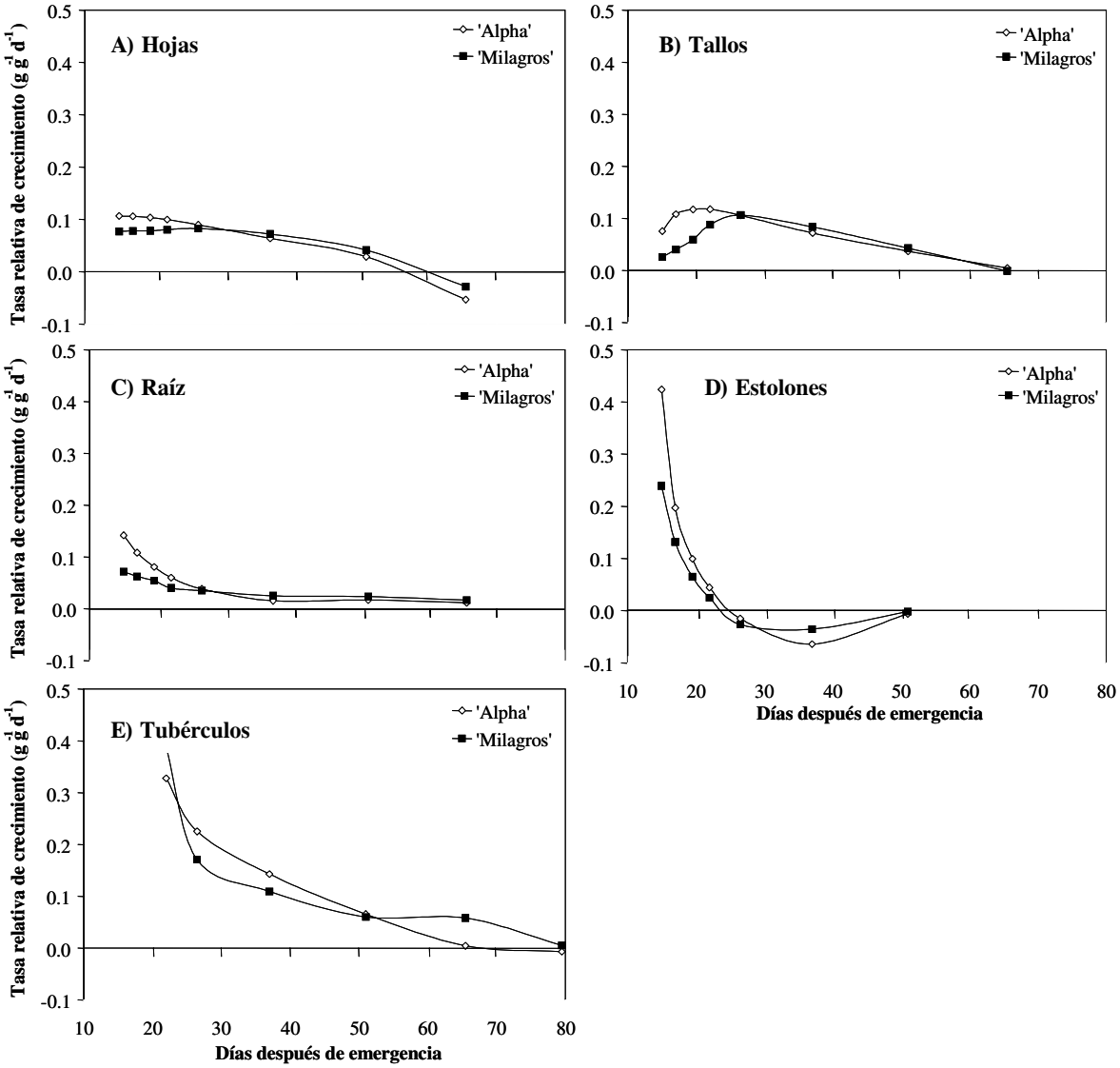


Figura 6. Tasa relativa de crecimiento promedio en los órganos de la planta de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.

La $\overline{TAC}$ promedio de 'Alpha' (2.19 g d^{-1}) fue 68 % superior que en 'Milagros' (1.3 g d^{-1}), mientras que la $\overline{TRC}$ promedio de 'Alpha' (0.102 g g^{-1} d^{-1}) fue 14 % superior que la de 'Milagros' (0.089 g g^{-1} d^{-1}), por lo que las variedades estudiadas difieren más en la fuerza de la demanda ($\overline{TAC}$) que en su actividad ($\overline{TRC}$); es decir, el tamaño de la demanda ($\overline{TAC}$) es más importante para diferenciarlas que la actividad meristemática ($\overline{TRC}$).

Fuerza y actividad de la fuente

Desde el inicio del desarrollo del cultivo, la fuerza de la fuente (follaje) aumentó en ambas variedades hasta alcanzar valores máximos de 8.99 y 3.94 g d^{-1} en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente. Después, entre los 51 y 66 dde la fuerza de la fuente disminuyó debido a la senescencia foliar y a la removilización de fotosintatos, hasta alcanzar a los 66 dde, valores de -0.73 g d^{-1} en 'Alpha' y 1.5 g d^{-1} en 'Milagros' (Figura 7A). El valor negativo de la fuerza de la fuente de 'Alpha' indica una reducción absoluta en la superficie foliar o bien de la tasa de fotosíntesis neta.

A diferencia de la $\overline{TAC}$, la actividad de la fuente ($\overline{TAN}$) en ambas variedades disminuyó con la edad del cultivo (Figura 7B); este comportamiento es similar al encontrado en los estudios de MacCollum (1978). Los valores máximos se registraron al inicio del desarrollo (19 g m^{-2} d^{-1}) en ambas variedades. En los primeros 20 dde la $\overline{TAN}$ disminuyó 45 y 55 % en 'Alpha' y 'Milagros'; después disminuyó lentamente hasta los 51 dde y luego con mayor rapidez hasta -1.8 g m^{-2} d^{-1} en 'Alpha' y 2.0 g m^{-2} d^{-1} en 'Milagros', debido posiblemente a la disminución de la fotosíntesis neta por aumento de respiración o reducción del área fotosintética (Moorby, 1970).

En la actividad del área foliar ($\overline{TAN}$) 'Milagros' (13.2 g m^{-2} d^{-1}) es 10 % superior a 'Alpha' (11.9 g m^{-2} d^{-1}), mientras que en la fuerza de la fuente 'Alpha' (2.8 g d^{-1}) es 80 % superior a 'Milagros' (1.5 g d^{-1}). Entonces, las diferencias varietales en el tamaño del área foliar explican las diferencias en la acumulación de biomasa entre ambas variedades (Figura 7A y B).

Rendimiento

El número total de tubérculos cosechados por planta fue 44 % mayor en 'Alpha' que en 'Milagros' (Cuadro 3), lo cual se refleja en diferencias en el rendimiento entre ambas variedades; 'Alpha' produjo 779 g por planta mientras que 'Milagros' sólo alcanzó 330 g por planta. Sin embargo, la producción comercial fue de 92 % en 'Milagros' y sólo de 65 % en 'Alpha' (Cuadro 3), ya que el número total de tubérculos por planta y su tamaño son las características que definen el rendimiento final (Zvomuya y Rosen, 2002).

No se detectaron diferencias estadísticas en el número y rendimiento de tubérculos comerciales entre las dos variedades (Cuadros 3 y 4). Los tubérculos comerciales de tamaño chico fueron más frecuentes en ambas variedades (52 % para 'Alpha' y 44 % en 'Milagros'); sin embargo, sólo contribuyeron con 8.6 % en 'Alpha' y 10.4 % en 'Milagros' para el rendimiento total comercial. Se encontraron diferencias en el número de tubérculos de tamaño grande que representaron 38 % en 'Alpha' y 30 % en 'Milagros' del número total de tubérculos comerciales que contribuyeron con 84 y 67 % al rendimiento total comercial en 'Alpha' y 'Milagros', respectivamente, variable también con diferencias significativas entre variedades.

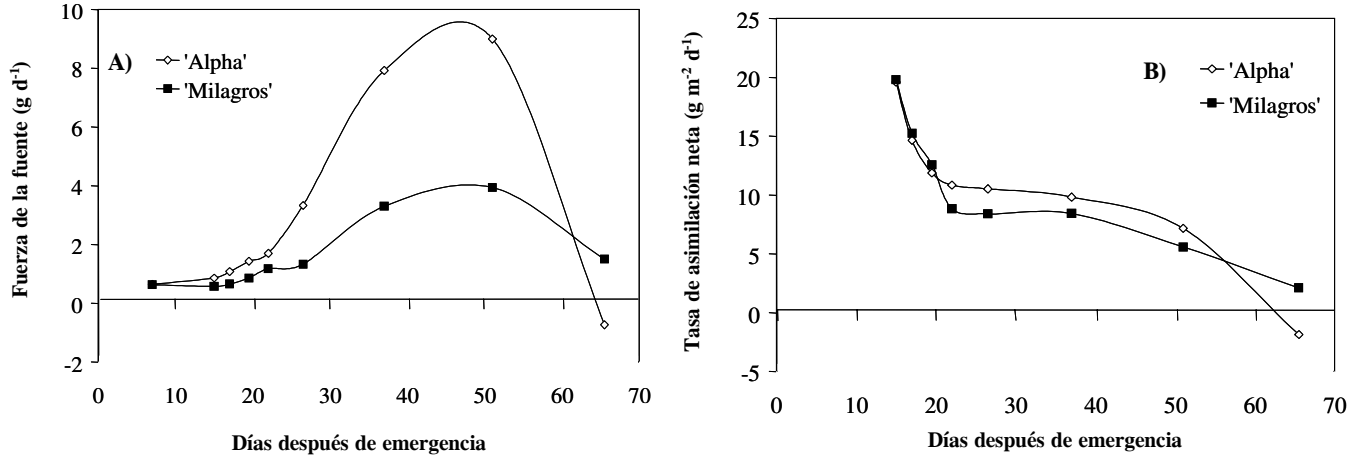


Figura 7. Fuerza de la fuente promedio (A) y tasa de asimilación neta promedio (B) de dos variedades de papa, cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Edo. de México, 2002.

Cuadro 3. Número de tubérculos por planta de dos variedades de papa cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México, 2002.

Variedad	NTC	Tubérculos comerciales			NTNC	NTT
		Chico (20-35 mm)	Mediano (35-50 mm)	Grande (>50 mm)		
'Alpha'	6.9 a†	3.8 a	0.7 a	2.4 a	3.6 a	10.5 a
'Milagros'	5.1 a	2.3 a	1.3 a	1.5 b	0.7 b	5.9 b
DMS	2.6	1.9	0.7	0.9	1.2	2.6
CV (%)	43.5	64.6	66.9	44.8	55.1	38.4

†Medias con la misma letra en una columna no presentan diferencias significativas (Tukey, 0.05).
NTC= Número de tubérculos comerciales; NTNC= Número de tubérculos no comerciales; NTT= Número total de tubérculos.

Cuadro 4. Rendimiento de tubérculos por planta, peso fresco, de dos variedades de papa cultivadas en condiciones de temporal. Metepec, Estado de México.

Variedad	Rendimiento comercial					RTT
	RTC (g)	Chico (20-35 mm)	Mediano (35-50 mm)	Grande (>50 mm)	RTNC (g)	
'Alpha'	505.7 a†	36.9 a	32.2 a	436.6 a	273.9 a	779.4 a
'Milagros'	302.6 a	27.5 b	69.9 a	205.2 b	27.6 b	330.1 b
DMS	223.0	6.7	40.4	200.5	57.8	246.2
CV (%)	55.2	20.8	79.3	62.5	38.4	44.4

†Medias con la misma letra en una columna no presentan diferencias significativas (Tukey, 0.05).
RTC= Rendimiento de tubérculos comerciales; RTNC= Rendimiento de tubérculos no comerciales; RTT= Rendimiento total de tubérculos.

CONCLUSIONES

El rendimiento de tubérculos en papa está determinado por el tamaño del área foliar, por lo que variedades como 'Alpha' que tienen mayores tasas absolutas de crecimiento en etapa iniciales, producen mayor área foliar y logran mayor producción de biomasa. El mayor rendimiento de 'Alpha' con respecto al de 'Milagros', se debe a que asigna más asimilados hacia los tubérculos ya que aquélla tuvo un índice de cosecha de 0.7 mientras que el de 'Milagros' fue 0.4. Así, 'Alpha' superó a 'Milagros' en 58 y 40 % en el rendimiento total y comercial respectivamente, al producir más tubérculos por planta.

Las variedades difieren en su capacidad para producir biomasa a lo largo del ciclo de cultivo. 'Alpha' tuvo mayor fuerza de fuente y fuerza de demanda que 'Milagros', debido al tamaño del área foliar y al mayor número de tubérculos producidos. Las hojas y los tallos fueron los órganos con mayor demanda de asimilados solamente hasta el inicio del crecimiento de los tubérculos, pues a partir de este momento estos órganos se convirtieron en la principal demanda de la planta.

AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen el financiamiento otorgado para la realización de esta investigación a través del proyecto CONACYT J37216-B.

BIBLIOGRAFÍA

Aguiar N A de O, R J Domingos, S Zambelo de P (2000) Growth analysis in the potato crop under differente irrigation levels. Pesq. Agrop. Bras. 35:901-907.

Cao W, T W Tibbitts (1994) Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 119:775-778.

Cao W, T W Tibbitts (1995) Leaf emergence on potato stems in relations to thermal time. Agron. J. 87:474-477.

García E (1981) Modificaciones al Sistema de Clasificación Climática de Köppen. Tercera edición. Instituto de Geografía. Universidad Nacional Autónoma de México. México. 217 p

Haynes K G, F L Haynes, W H Swallow (1988) Temperature and photoperiod effects on tuber production and specific gravity in diploid potatoes. HortScience 23:562-565.

Ho L C, R I Grange, A F Shaw (1989) Source/sink regulation. *In:* Transport of Photoassimilates. D A. Baker (ed). Longman Group UK Limited. Essex, England. pp:306-343.

Hunt R (1990) Basic Growth Analysis. Plant Growth Analysis. Unwing Hyman. London. 112 p.

Jefferies R A, D K L Mackerron (1989) Radiation interception and growth of irrigated and droughted potato (*Solanum tuberosum* L.). Field Crops Res. 22:101-112.

KeLi L, G JuLin, S HuiZhong, S JinHua (2004) Correlation between source supply and sink volume of potato. Chinese Potato J. 18:4-8.

Kleinkopf G E (1983) Potato. *In*: Crop-Water Relations. I D Teare, M M Peet (eds). John Wiley and Sons. New York. pp:287-305.

MacCollum R E (1978) Analysis of potato growth under differeng P regimes. II. Time by P-status interactions for growth and leaf efficiency. Agron. J. 70:58-67.

Manrique L A (1993) Contraints for potato production in the tropics. J. Plant Nutr. 16:2075-2120.

Marconi P, M Benavides, O H Caso (2001) Growth and physiological characterization of regenerated potato (*Solanum tuberosum*) plants affected by NaCl stress. New Zeal. J. Crop Hort. Sci. 29:45-50.

Milford G F J, J Riley (1980) The effects of temperature on leaf growth of sugar beet varieties. Ann. Appl. Biol. 94:431-443.

Moorby J (1970) The production, storage, and translocation of carbohydrates in developing potato plants. Ann. Bot. 34:297-308.

Rousselle P, J C Robert (1996) La Pomme de Terre. Instituto National de la Recherche Agronomique. Paris, France. pp:25-154.

SAS (Statistical Analysis System) (1998) User's Guide. SAS Institute Inc. Cary, N.C. USA. 550 p.

Sands P J, C Hackett, H A Nix (1979) A model of the development and bulking of potatoes (*Solanum tuberosum* L.). I. Derivation from well-managed field crops. Field Crops Res. 2:309-331.

Tekalign T, P S Hammes (2005) Growth and productivity of potato as influenced by cultivars and reproductive growth. II. Growth analysis, tuber yield and quality. Sci. Hort. 105: 29-44.

Wolf S (1993) Effect of leaf age on photosynthesis, carbon transport and carbon allocation in potato plants. Potato Res. 36:253-262.

Zvomuya F, C J Rosen (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.