

PONTIFICIA UNIVERSIDAD JAVERIANA

**FACULTAD DE CIENCIAS
CARRERA DE BIOLOGIA**



**CRECIMIENTO, DESARROLLO Y PRODUCCIÓN DE UN CULTIVO DE PAPA
(*Solanum tuberosum ssp. andígena*) VARIEDAD DIACOL CAPIRO (R12), EN
LOS MUNICIPIOS DE BOJACÁ Y SOPÓ (CUNDINAMARCA)**

LUIS FERNANDO MENDEZ DUPONT

DIRECTOR

Luis Lago Castro Ph D.
Decano de la Facultad de Ciencias
Agropecuarias Universidad de
Cundinamarca

CODIRECTOR

Claudia Ramirez M Sc.
Docente Pontificia Universidad
Javeriana.

TRABAJO DE GRADO
Presentado como requisito parcial
para optar al título de
Biólogo

CARRERA DE BIOLOGÍA
Diciembre de 2006
Bogotá, D. C.

NOTA DE ADVERTENCIA

“La Universidad no se hace responsable por los conceptos emitidos por sus alumnos en sus trabajos de tesis. Solo velará porque no se publique nada contrario al dogma y la moral católica y porque las tesis no contengan ataques personales contra persona alguna, antes bien se vea en ellas el anhelo por buscar la verdad y la justicia”.
Artículo 23 de la resolución N° 13, de Julio de 1946.

**CRECIMIENTO, DESARROLLO Y PRODUCCIÓN DE UN CULTIVO DE PAPA
(*Solanum tuberosum ssp. andígena*) VARIEDAD DIACOL CAPIRO (R12), EN
LOS MUNICIPIOS DE BOJACÁ Y SOPÓ (CUNDINAMARCA)**

APROBADO

DIRECTOR

Luis Lago Castro Ph D.
Decano de la Facultad de Ciencias
Agropecuarias Universidad de Cundinamarca

CODIRECTOR

Claudia Ramirez M Sc.
Docente Pontificia Universidad
Javeriana

JURADO

Julián Mateus

JURADO

William Escobar

**CRECIMIENTO, DESARROLLO Y PRODUCCIÓN DE UN CULTIVO DE PAPA
(*Solanum tuberosum* ssp. *andígena*) VARIEDAD DIACOL CAPIRO (R12), EN
LOS MUNICIPIOS DE BOJACÁ Y SOPÓ (CUNDINAMARCA)**

LUIS FERNANDO MÉNDEZ DUPONT

Decana Académica
Ángela Umaña Muñoz, MPhil

Directora de Carrera
Andrea Forero Ruíz

Agradecimientos

A mis padres y mi hermana, por su apoyo, comprensión y guía en cada etapa del proceso de elaboración de este trabajo. A Margarita O por su colaboración e incansable apoyo. A todos mis amigos que de una u otra forma me colaboraron para terminar este trabajo (Iván R, Carlos G, Chame, Iván A). Al doctor Luis Lago y a Claudia Ramirez, por sus comentarios y sugerencias. A CONGELAGRO S.A. por su financiación y el préstamo de sus instalaciones. A Luis Caicedo por su compañía y colaboración.

ÍNDICE GENERAL

RESUMEN	1
ABSTRACT	2
1. INTRODUCCIÓN	3
2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA.....	7
2.1 El análisis funcional del crecimiento	7
2.2 La Producción de Papa en Colombia y su Análisis	8
2.3 Ciclo vegetativo de la planta de papa <i>Solanum tuberosum ssp andígena</i>	9
2.3.1 Brotación, germinación en campo y expansión de las primeras hojas	9
2.3.2 Ramificación y crecimiento de órganos aéreos y subterráneos	10
2.3.3 La tuberización.....	10
2.4 Translocación y Relación Fuente - Demanda.....	13
2.5 Requerimientos ambientales del cultivo de papa	14
2.6 Características de la variedad Diacol Capiro	18
3. OBJETIVOS	20
3.1 OBJETIVO GENERAL	20
3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS	20
4. HIPÓTESIS.....	20
5. MATERIALES Y MÉTODOS	21
5.1 Área de Estudio.....	21
5.2 Preparación y análisis de Suelos en las Parcelas	22
5.3 Control de Plagas y Enfermedades	24
5.4 Diseño Experimental	25
5.4.1 Establecimiento de parcelas y siembra	25
5.4.2 Medición de Variables en el laboratorio.....	27
5.5 Análisis de resultados.....	29
6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	32

6.1 Evaluación y comparación del comportamiento de las temperatura promedio y mínima, humedad relativa y precipitación entre localidades (Bojacá vs. Sopó).....	32
6.2 Evaluación del crecimiento de la parte aérea de la planta en diferentes localidades (Bojacá y Sopó).	36
6.2.1 Comparación del crecimiento foliar en el tiempo (número de hojas, área foliar y peso seco de las hojas) entre las localidades de Bojacá y Sopó.....	43
6.2.2 Comparación del crecimiento caulinar en el tiempo (número, longitud y peso seco de los tallos) entre las localidades de Bojacá y Sopó.....	50
6.3 Evaluación del crecimiento de la parte subterránea de la planta en diferentes localidades (Bojacá y Sopó)	66
6.3.1 Comparación del peso seco de las raíces en el tiempo entre Bojacá y Sopó	66
6.3.2 Comparación del crecimiento de los tubérculos en el tiempo (número, peso seco y diámetro mayor) entre las localidades de Bojacá y Sopó.....	68
6.4 Comparación de los tubérculos obtenidos en la cosecha por categorías de tamaño en cada localidad (Bojacá o Sopó) y entre localidades (Bojacá vs Sopó).	72
7. CONCLUSIONES	81
8. RECOMENDACIONES.....	82
9. BIBLIOGRAFIA	83

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Etapas del desarrollo y fenología de la planta de papa <i>Solanum tuberosum</i>	13
Figura 2.	21
Figura 3. Diagrama del diseño muestral para cada una de las localidades (Sopó y Bojacá).	26
Figura 4. Temperatura promedio diaria para las localidades de Sopó y Bojacá.	32
Figura 5. Temperatura mínima diaria para las localidades de Sopó y Bojacá.	33
Figura 6. Humedad relativa diaria para las localidades de Sopó y Bojacá.	35
Figura 7. Precipitación diaria para las localidades de Sopó y Bojacá.	36
Figura 8. Etapas del desarrollo y fenología de la planta de papa <i>Solanum tuberosum</i> ssp. andigena variedad Diacol Capiro o R12, observadas en las localidades de Bojacá y Sopó.	39
Figura 9. Análisis de Componentes Principales (PCA) entre Número de Tallos, Hojas y Tubérculos, Pesos secos de Hojas, Tallos y Raíces, Longitud de los tallos, Peso y Diámetro de los tubérculos; y los muestreos entre localidades (Bojacá y Sopó).	42
Figura 10. Número de hojas promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	43
Figura 11. Área foliar promedio a través del tiempo (muestreos) entre las localidades de Bojacá y Sopó.	45

Figura 12. Índice de Área Foliar a través del tiempo (muestreos) en las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.	47
Figura 13. Relación de Área Foliar a través del tiempo (muestreos) en las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.	48
Figura 14. Peso seco promedio de las hojas a través del tiempo entre las localidades de Bojacá y Sopó.	49
Figura 15. Número de tallos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	51
Figura 16. Longitud de tallos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	52
Figura 17. Peso seco promedio de los tallos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	54
Figura 18. Peso seco promedio de las raíces a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	67
Figura 19. Número de tubérculos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	69
Figura 20. Diámetro mayor promedio de los tubérculos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	70
Figura 21. Peso seco promedio de los tubérculos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó.	71
Figura 22. Comparación del promedio de producción por tamaños de papa entre las localidades de Bojacá y Sopó.	73
Figura 23. Comparación del promedio de producción total de papa por tamaños en las localidades de Bojacá y Sopó.	74

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Plan de fertilización de la Finca “Casa Blanca”, Sopó.	23
Tabla 2. Plan de fertilización de la Finca “Ocho Ríos”, Bojacá.	24
Tabla 3. Número de Semillas total y por tamaños sembradas en cada localidad (fincas “Ocho Ríos”, Bojacá y “Casa Blanca”, Sopó).	25
Tabla 4. Diámetro mayor correspondiente a cada tamaño para los tubérculos de papa.	29

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Plano topográfico de la finca “Ocho Ríos”, Bojacá.

Anexo B. Plano topográfico de la finca “Casa Blanca”, Sopó.

Anexo Ca. Análisis químico del suelo de Bojacá.

Anexo Cb. Análisis químico del suelo de Sopó.

Anexo Cc. Análisis físico del suelo de Bojacá.

Anexo Cd. Análisis físico del suelo de Sopó.

Anexo D. Fotos.

RESUMEN

Por medio de un diseño aleatorizado de medidas repetidas en el tiempo (RMSANOVA), se evaluó el efecto de las temperaturas promedio y mínimas, humedad relativa y precipitación, en el crecimiento, desarrollo y la producción de la planta de papa *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* variedad Diacol Capiro (R12), comparando entre los municipios de Bojacá y Sopó (Cundinamarca, Colombia). En cada localidad se monitoreó un cuadrante de 400m² (20 surcos separados entre sí por 1m), hasta la cosecha (166 días). Se compararon las curvas de crecimiento para el número de hojas, área foliar, número de tallos, longitud del tallo, número de tubérculos, diámetro mayor del tubérculo y los pesos secos de hojas, tallos, raíces y tubérculos a lo largo del cultivo, así como el IAF y RAF. Para la producción (cosecha), comparó el peso fresco de los tubérculos, por tamaños en y entre localidades. La temperatura promedio, la humedad relativa y la precipitación no presentaron diferencias entre localidades. Por el contrario, la temperatura mínima si presentó diferencias entre Bojacá y Sopó. En la localidad de Sopó se registraron dos heladas (días 70 y 71 después de la siembra), en tanto que en Bojacá no se presentaron heladas, generando diferencias en la evaluación de los resultados. El efecto de las heladas en Sopó se evidenció por reducción del follaje de las plantas en el día 74 y un estancamiento en su crecimiento hasta el día 87, que incluyó los tallos; a diferencia del cultivo en Bojacá. La parte subterránea de las plantas (raíces y tubérculos) presentó un aumento progresivo en el tiempo en ambas localidades; diferenciándose un rápido incremento del número de tubérculos en Sopó el día 100. En la localidad sin heladas (Bojacá) se presentó el 39% de tubérculos en el tamaño cero y Sopó (localidad con heladas) presentó el 50%, 19% y 6% en los tamaños primera, segunda y tercera respectivamente. Las variaciones en el crecimiento y la secuencia de eventos fenológicos entre localidades también se vieron reflejadas en el Análisis de Componentes Principales (PCA).

ABSTRACT

Using a randomized repeated measures design (RMSANOVA), the effect of average and minimum temperature, relative humidity and precipitation over the vegetative growth and the production of potato's plant *Solanum tuberosum* ssp. *andígena* variety Diacol Capiro (R12) was evaluated; comparing between Bojacá and Sopó (Cundinamarca, Colombia). In each locality, a quadrant of 400m² was monitored (20 furrows, separated 100cm to each other) to sow (166 days). The growth curves for leaves number, foliate area, stems number, stem longitude, tubers number, tuber diameter and the dry weight of leaves, stems, roots and tubers; as well as the IAF and RAF, were compared between localities. Regarding the production at harvest, the tubers fresh weight was classified by sizes and compared between study areas. The average temperature, relative humidity and precipitation weren't different among localities. On the contrary, the minimum temperature showed statistical differences between Bojacá and Sopó. Two freeze events were registered in Sopó (70 and 71 day after sow); different from Bojacá where freezes didn't occur, marked differences in the results evaluation. The effect of the freeze in Sopó was evident by a great reduction of the plants foliage on the day 74; and a stagnation in its growth until the 87 day (including stems), contrary to the growth curves of Bojacá. The underground parts of the plants (roots and tubers) increased with time in both towns; and the tubers number increased rapidly in Sopó the day 100. The town without freeze events (Bojacá) produced a 39% of tubers in the zero size, while Sopó (town with freezes) produced a 50% of first size, 19% second size and 6% third size. The variation on the growth cinetics, and the fenologic secuencia of events between towns was also reflected by a PCA (Principal Componets Analysis).

1. INTRODUCCIÓN

La papa, *Solanum tuberosum*, se ubica en la familia Solanaceae, género Solanum y sección Petota (Luján, 1996; Rodríguez, 1997). Su origen se encuentra en la Cordillera Andina Suramericana (Burton, 1966; FEDEPAPA, 1996, 1997).

La papa es un producto de gran importancia para el hombre, ocupando el quinto lugar entre los principales cultivos alimenticios del mundo (Jackson, 1999; Fernie & Willmitzer, 2001; Martínez *et al.*, 2006). Se estima que este tubérculo es consumido por más de mil millones de personas a nivel mundial, formando parte de la dieta de 500 millones de consumidores en los países en vía de desarrollo (Scott & Basay, 1996; Rodríguez, 1997; Jackson, 1999; Peña, 1999). Además, el cultivo de papa en los países subdesarrollados es fundamental debido a su elevado contenido nutricional, su fácil propagación asexual y su bajo costo de producción (Lister & Monro, 2000; Herrera *et al.*, 2000; Fernie & Willmitzer, 2001). Por su parte, la variedad mejorada de *S. tuberosum* ssp. *andígena* variedad Diacol Capiro o R12, es una de las más apetecidas para el procesamiento de papa precocida, por sus características para la industrialización (Alvarado, 1988; Scott & Basay, 1996; López E. 1997; Rodríguez, 1997; López, 2001).

El cultivo de la papa en Colombia, según las cifras publicadas por Martínez *et al.*, 2006, el 79% de la producción se concentra en los departamentos de Cundinamarca (42%), Boyacá (23%) y Nariño (14%). De esta forma, la producción varía entre 2.281.000 y 2.938.631 toneladas/año y su rendimiento es bastante bajo teniendo en cuenta el número de consumidores (Herrera, 1992; Horton, 1992; Martínez *et al.*, 2006).

Los análisis de crecimiento permiten inferir los cambios fisiológicos en las plantas en un espacio temporal variable (Sivamukar & Shaw, 1978), y sus aplicaciones han sido abordadas por un gran número de autores (Radford, 1967; Nossa & Ramos, 2002). Es así como un análisis de crecimiento permite conocer tanto el tipo de manejo necesario en los cultivos como la relación entre el ambiente y las repuestas de crecimiento de las plantas (Wallace & Munger, 1955; Hunt *et al.*, 2002; Wrigth *et al.* 2004).

En el país se cuenta con dos épocas principales de siembra, la primera entre febrero y marzo y la segunda entre julio y agosto; ambas planeadas con el objeto de neutralizar, mitigar y prevenir tanto heladas como déficit de agua (FEDEPAPA, 1996, 1997; Martinez *et al.*, 2006). De esta forma, la producción y la calidad es el resultado de la interacción de la planta con los factores agroecológicos durante el período de cultivo (Burton, 1966; Smith, 1968; Harris, 1978; Beukema & van der Zaag 1979); tales como el clima y el tipo de suelo (Zaag, 1992; Del valle *et al.*, 2002; Lago *com. pers.*, 2006).

La dependencia de los seres vivos con respecto al clima se denomina bioclimatología, (Fernandez-Garcia, 1995). El clima se encuentra categorizado espacialmente en: clima zonal (> 2000km), regional (200 – 2000km) y local (< 200km). En esta investigación, las áreas de estudio (Sopó y Bojacá) se encuentran sometidas a un mismo régimen climático local (Bernal, 1997).

Sin embargo, en áreas de montaña como la región andina colombiana, se presenta una gran variación de microclimas a distancias relativamente cortas debido a la complejidad del terreno y a las diferencias en altitud. Algunas de las variables climáticas que pueden presentar este tipo de heterogeneidad incluyen las temperaturas máximas y mínimas, la humedad relativa y la intensidad lumínica (Baigorria & Bowen, 2000; Karmokolias, 2000). Entre estas se encuentra la disminución de la temperatura cerca de 0.6°C por cada 100m de

altitud, la formación de vientos locales por calentamiento de los valles y enfriamiento de las crestas y la inversión térmica que reduce la temperatura en los valles (heladas). El relieve también puede influenciar la precipitación, de tal forma que la zona que choca contra las masas de aire es más lluviosa que la zona resguardada en sotavento (Bernal, 1997; IDEAM, 2003).

Concretamente, las heladas ocurren cuando la temperatura del aire, cerca de la superficie de la tierra, cae por debajo de los 0°C (Kalma *et al.*, 1992; Hijmans, 1998). En las plantas de papa, el daño ocasionado por las heladas parece ocurrir cuando la temperatura cae por debajo de los -2°C (Carrasco *et al.*, 1997). En Colombia, las heladas se presentan generalmente al final o al comienzo del período vegetativo de la papa. De aproximadamente 600.000ha de papa que se cultivan anualmente en los países andinos (150.000ha en Colombia), el 70% están expuestas a fuertes daños por este fenómeno abiótico (Carrasco, 1993; Robayo, 1996). Con pérdidas alrededor del 30 % de la producción (Estrada, 1987; Pearce, 2001; Pearce & Fuller 2001).

En este trabajo se comparó, a través del tiempo, el crecimiento y la producción *in situ* de *Solanum tuberosum* ssp. *andígena* variedad Diacol Capiro o R12, en dos zonas de producción importante: Sopó y Bojacá (Cundinamarca, Colombia). Con esta comparación, se pretende analizar cómo varía el crecimiento, desarrollo y la producción en función de disturbios climáticos ocasionales.

El efecto de la variación climática sobre los cultivos ha sido escasamente estudiado en el mundo y más aún en Colombia, ya que son pocas las investigaciones *in situ* sobre las consecuencias de diferentes fenómenos abióticos en el crecimiento de las plantas de papa (Martínez *et al.*, 2001). Además, varios aspectos del desarrollo de las plantas tuberosas no pueden ser estudiados en otros modelos vegetales (Jackson, 1999).

Según varios autores, para la zona andina existe un gran vacío en el conocimiento del efecto aislado de cada factor ecológico sobre el rendimiento y el crecimiento de la papa, así como del comportamiento de variedades comerciales (Luján, 1977; Rousselle *et al.*, 1999; Herrera *et al.*, 2000; Contreras, 2002). El conocimiento generado por este estudio proporciona una línea base sobre los límites fisiológicos de la variedad Diacol Capiro (R12) en zonas frías, bajo el efecto de las heladas. Esto es de gran importancia para la planificación de los cultivos según las predicciones climáticas, con el fin de optimizar el rendimiento y la calidad en las cosechas (Zaag, 1992; Rodríguez, 1997).

2. MARCO TEÓRICO Y REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 El análisis funcional del crecimiento

El crecimiento se define como el proceso de división y elongación celular que parte del proceso de diferenciación. De forma funcional, el crecimiento es el incremento en el tiempo de ciertos parámetros característicos (Hunt, 1990; Ballesteros, 1997; Valbuena, 2000). Según Taiz y Zeiger (1998), el crecimiento es el aumento irreversible en tamaño, que se mide a través del incremento en peso, generalmente seco de las plantas o sus partes.

Los factores que afectan el crecimiento pueden ser categorizados como externos (ambientales) e internos (genéticos). Entre los factores externos se encuentra el clima, los suelos y ciertos agentes biológicos. Entre los factores internos se encuentra la resistencia al estrés climático, biológico y edáfico, la carga genética, la translocación, la fotosíntesis y la respiración (Gardner, 1985; Valbuena, 2000). Así, la cantidad de biomasa o el aumento en las dimensiones de una planta, están relacionados con la capacidad de acumular reservas y de formar nuevas células y tejidos (Salisbury & Ross, 1992; Liu & Xie, 2001; Larcher, 2003).

Al medir la productividad de un ecosistema natural o un cultivo, el componente de interés inmediato es la producción primaria neta o el rendimiento total (Cotes, 1998; Toca, 1998). De esta forma, el crecimiento puede medirse determinando el peso y cuantificando la expansión en una o más direcciones, tales como la longitud, el diámetro o el área (Salisbury & Ross, 1992, Hunt, 1990; Hunt *et. al.*, 2002). Además, existen índices que ponderan las variables de crecimiento para analizar la productividad de los cultivos (Hunt, 1990).

Se conoce colectivamente como análisis de crecimiento a las técnicas utilizadas para cuantificar sus componentes. Estos se refieren al análisis matemático que permite estudiar la variación en tamaño o peso del material acumulado por las plantas y sus partes, así como de parámetros en órganos de asimilación como el área foliar. Lo anterior permite obtener un indicativo de los cambios fisiológicos en las plantas (Sivamukar & Shaw, 1978; Valbuena, 2000). El análisis de crecimiento se puede representar gráficamente, generando una curva de crecimiento con la interpolación y extrapolación de los datos medidos que se caracteriza por su forma sigmoide aunque la escala temporal es variable (Ascencio & Fargas, 1973, Gardner, 1985; Hunt *et. al.*, 2002).

La aproximación más común al análisis del crecimiento involucra medidas tomadas en intervalos largos (1-2 semanas), en un número de plantas determinado. La segunda aproximación involucra medidas con intervalos más frecuentes (2-3 días), en un pequeño número de plantas. Ambas aproximaciones proporcionan el mismo valor en los cambios cuantitativos que ocurren sobre un espacio de tiempo en particular (Hunt, 1978; 1990; Hunt *et. al.*, 2002).

2.2 La Producción de Papa en Colombia y su Análisis

El cultivo de la papa juega un papel importante en el sistema de alimentación global, ya que contribuye a los requerimientos energéticos y nutricionales de más de dos mil millones de personas en los países en desarrollo (IFPRI. 2002). En Cundinamarca, el 7% de la producción total de papa se destina para autoconsumo, un 4% para semilla y un 89% para el mercado, lo cual refuerza aún más la importancia social del cultivo (Espinal y Martínez 2003).

Así, el análisis de la productividad de los cultivos de papa se basa en los intereses industriales y en la importancia de este cultivo para el hombre (Scott y Basay, 1996; Valbuena, 2000; Martínez *et al.*, 2006).

Existen varios factores que afectan la tuberización, y por consiguiente la productividad de los cultivos. Entre estos se encuentra el número de tubérculos sembrados, el número de brotes, la longitud del período vegetativo, el tamaño del tubérculo semilla, la variedad y las condiciones ambientales durante el cultivo, entre otros (Zaag, 1992, Del valle *et al.*, 2002). La productividad en los cultivos de papa se mide en términos del número, peso y diámetro de los tubérculos obtenidos en la cosecha (Del valle *et al.*, 2002; Moreno, 2002 Martínez *et al.*, 2006).

2.3 Ciclo vegetativo de la planta de papa *Solanum tuberosum ssp andígena*

2.3.1 Brotación, germinación en campo y expansión de las primeras hojas

El estado de brotación inicia con la finalización del reposo vegetativo del tubérculo. En esta fase, a partir de las yemas del tubérculo se originan brotes que se alargan hasta alcanzar el nivel del suelo (Luján, 1994; Herrera *et al.*, 2000). El brote contiene en estado potencial todos los órganos que van a constituir luego el sistema vegetativo de la planta. Simultáneamente, las raíces comienzan a elongarse y ramificarse (Ballesteros ,1997; Gaitán & González, 1999; Muñoz & Herrera, 2000); durante este período la planta depende de las reservas del tubérculo madre y luego se independiza (Rousselle *et al.*, 1999).

2.3.2 Ramificación y crecimiento de órganos aéreos y subterráneos

El crecimiento aéreo de los brotes da lugar a tallos frondosos, que permiten el inicio del comportamiento autotrófico de las plantas cuando la superficie foliar alcanza 300-400 cm² (Luján, 1994; Ballesteros, 1997; Herrera *et al.*, 2000). Las yemas aéreas de los tallos generan ramas, mientras las subterráneas originan estolones o ramificaciones que llevan a estolones (Gaitán & González, 1999; Rousselle *et al.*, 1999; Muñoz & Herrera, 2000).

La papa es una planta con fotosíntesis tipo C3 y se caracteriza por una baja fijación de dióxido de carbono. Los estomas de la papa se encuentran abiertos continuamente, excepto en el amanecer y en casos de marchitez (Fuentealba, 2001).

2.3.3 La tuberización

Los estolones son tallos laterales modificados que crecen horizontalmente dentro del suelo y se originan de meristemas en los tallos principales subterráneos (Alvarado, 1980; Fernie & Willmitzer, 2001; Viola *et al.*, 2001). El engrosamiento del extremo apical de los estolones (rápida división y desarrollo celular) da origen a un tubérculo (proceso de tuberización; Ewing & Struik, 1992; Xu *et al.*, 1998a; Jackson, 1999; Al Soboh *et al.*, 2000).

La tuberización está influenciada tanto por factores ambientales (fotoperíodo y temperatura), como por el tubérculo madre y estímulos de las hojas (Gregory, 1956; Peña, 1999; Alisdair & Fernie 2001; Fernie & Willmitzer, 2001). Los procesos de tuberización se desarrollan en dos etapas sucesivas que son: inducción y crecimiento radial de los tubérculos (Xu *et al.*, 1998b; Jackson, 1999; Al Saboh *et al.*, 2000). La inducción ocurre por la detención en la elongación de los estolones y la síntesis de un factor de tuberización de

naturaleza hormonal, producido por el follaje y el tubérculo madre. Más adelante se forman los esbozos de los tubérculos, por crecimiento radial del primer entrenudo situado bajo la yema apical del estolón.

Así, la tuberización puede ser promovida por la acumulación de fotosintatos y nutrientes en el ápice de estolón (teoría nutritiva) o por la inducción hormonal (teoría hormonal; Peña, 1999). El antagonismo entre el crecimiento aéreo y la tuberización han sugerido la intervención de sustancias estimuladoras e inhibidoras del crecimiento. Las giberelinas parecen ser inhibidoras de la tuberización (Jackson *et al.*, 1998; Peña, 1999; Carrera *et al.*, 2000; Yanofsky *et al.*, 2000), en tanto sus antagonistas parecen promoverla. Entre las sustancias inhibidoras del crecimiento de las yemas, con efectos antagonistas a las giberelinas, se han citado: el ácido ascórbico y el ácido abscísico (presentes en el tubérculo), el ácido jasmónico, el ácido cucúrbico y el ácido tuberónico (Galis *et al.*, 1995; Koda *et al.*, 1991; Xu *et al.*, 1998b; Jackson 1999; Fernie & Willmitzer, 2001).

Las células de los tubérculos aumentan en volumen por acumulación de agua y reservas sintetizadas por las hojas a través del proceso denominado translocación (Xu *et al.*, 1998a; Sonnewald *et al.*, 1997; Rousselle *et al.*, 1999; Herrera *et al.*, 2000). Así, gran parte de los azúcares producidos en la fotosíntesis se convierten en sacarosa (el principal azúcar translocable de la planta), que es transportada a los tubérculos por las vías simplásticas (estolones) y apoplásticas (tubérculos; Jackson, 1999; Fernie & Willmitzer, 2001; Viola *et al.*, 2001).

Durante el engrosamiento, los tubérculos de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* se encuentran en reposo vegetativo y sus yemas son incapaces de originar brotes (Peña, 1999). El período de dormancia termina al iniciarse el crecimiento del primer brote y es el punto de partida de un nuevo ciclo vegetativo (Peña,

1999; Fernie & Willmitzer, 2001). Los factores que influyen la inducción del tubérculo también inciden en la dormancia y la brotación de los tubérculos (Claassens & Vreugdenhil, 2000). Por ejemplo, al aumentar los niveles de giberelinas y citoquininas se rompe la dormancia del tubérculo (Galis *et al.*, 1995; Carrera *et al.*, 2000); mientras que el ácido abscísico y el etileno son importantes para mantener la dormancia, ya que sus niveles descienden en los períodos finales de la dormancia (Claassens & Vreugdenhil, 2000).

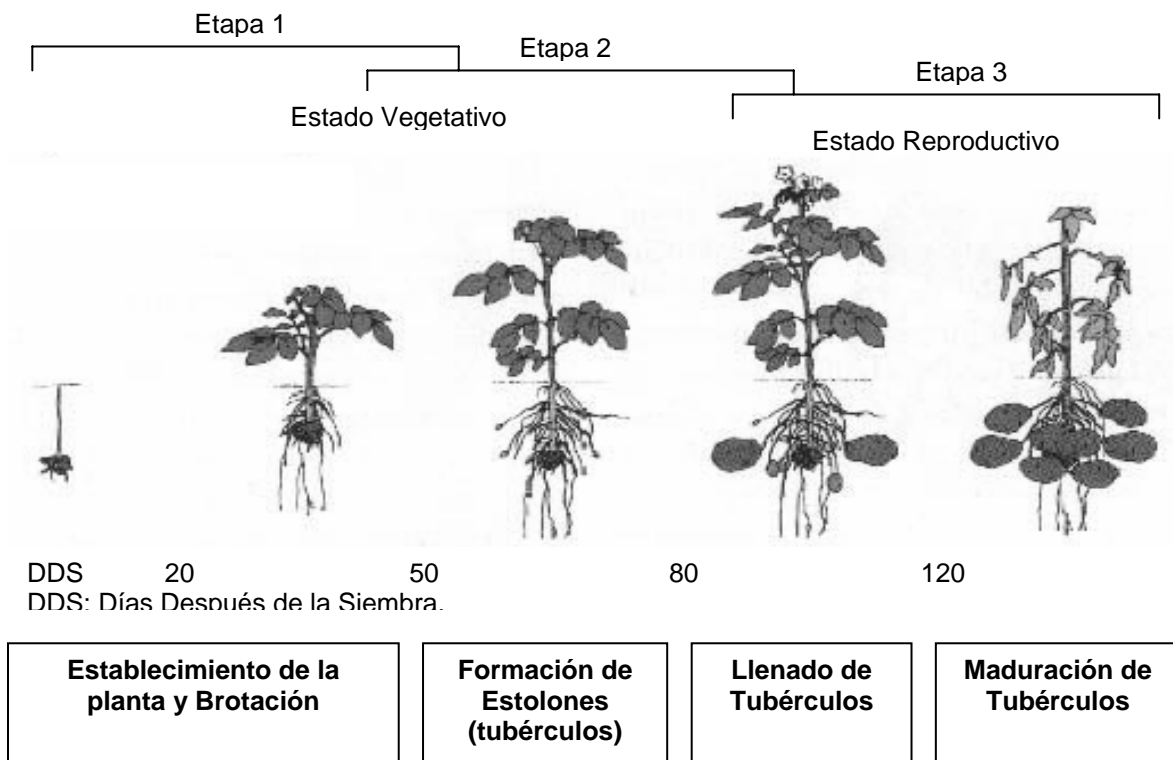
Según Kooman (1995), el ciclo de crecimiento y la fenología de las plantas de papa se divide en 3 etapas (**Figura 1**):

Primera Etapa: Inicia con la emergencia y se extiende hasta el inicio de la tuberización. Incluye la brotación y el desarrollo de hojas, tallos, raíces y estolones hacia el final de la etapa.

Segunda Etapa: Desde el inicio de la tuberización hasta el fin del crecimiento del follaje, cuando la planta alcanza su mayor área foliar (AF). En principio, una alta proporción de metabolitos pasa a las ramificaciones axilares, pero después se interrumpe casi por completo a medida que incrementa la translocación de metabolitos a los tubérculos.

Tercera Etapa: Corresponde a la maduración y llenado de los tubérculos. Se extiende desde el área foliar máxima (fin del crecimiento del follaje), hasta la senescencia del cultivo. En esta etapa todos los asimilados disponibles se destinan al crecimiento de los tubérculos.

Figura 1. Etapas del desarrollo y fenología de la planta de papa *Solanum tuberosum*.



Adaptación de Dwelle and Love. 2003.

2.4 Translocación y Relación Fuente - Demanda

En las plantas, para satisfacer los requerimientos del metabolismo y del crecimiento, los fotoasimilados producidos durante la fotosíntesis deben ser distribuidos desde las zonas de síntesis (fuente) hacia todos los órganos que lo demanden (demanda). La cantidad de los productos transportados y las distancias que tiene que recorrer, requieren de un sistema de transporte especializado que es el floema (Mendoza *et al.*, 2000; Paul & Foyer, 2001).

El floema es un sistema conductor continuo constituido por células vivas (tubos cribosos, células acompañantes y parénquima), que se extiende por todos los órganos de la planta, llegando hasta los ápices de tallos y raíces (Mendoza *et*

al., 2000; Viola *et al.*, 2001). La proporción de cada tipo de célula del floema varía según la especie y el órgano considerado, estimándose que los tubos cribosos en tallos de angiospermas representan entre el 20 y 80% del total de tejido contenido en un corte transversal (Guardiola & García-Luis, 1993). Canny, en 1975, estimó que en secciones transversales de tubérculos de papa, el 37% del tejido es ocupado por el floema, y el 20% de esta área corresponde a tubos cribosos.

El transporte a través del floema depende de la producción de metabolitos en las fuentes, del gradiente de concentración de solutos a través de la ruta de transporte y de su descarga en las demandas; y puede ser potencialmente limitado por cualquiera de los procesos citados (Guardiola y García-Luis, 1993; Thorpe y Minchin, 1997; Viola *et al.*, 2001). Así, la intensidad del transporte de asimilados está fuertemente influenciada por la carga del floema en las fuentes, y son las demandas las que controlan su dirección (Prioul 1997; Mendoza *et al.*, 2000; Van Bel, 2003).

Como órganos de almacenamiento, los tubérculos en desarrollo reciben asimilados conteniendo carbono y nitrógeno provenientes de otros órganos, principalmente de las hojas y de otros tejidos fotosintéticos o de sitios de almacenamiento temporal como el tallo. De estos últimos, los asimilados en forma de sacarosa son movilizados durante el período de llenado en el proceso denominado translocación (Adams, 1982; Luján 1994; Mendoza *et al.*, 2000).

2.5 Requerimientos ambientales del cultivo de papa

El cultivo de la papa de las variedades *andígenas* es propio de regiones frías-templadas, aproximadamente a 2000m de altitud o más en los trópicos (FAO, 1978-1981; Luján *et al.*, 1993); este cultivo requiere de noches frías y suelos bien drenados con humedad adecuada (Estrada, 1996). En Colombia, según las

zonas de vida o ecosistemas de Holdrige, la papa se cultiva principalmente en clima frío y páramo, donde se permite el rápido desarrollo del follaje y una eficiente acumulación de carbohidratos en los tubérculos (Luján, 1977; Herrera *et al.*, 2000). Colombia no presenta grandes variaciones climáticas anuales, y la producción de papa puede darse a lo largo del año siempre y cuando se cuente con el recurso hídrico (FEDEPAPA, 1996, 1997; Martínez *et al.*, 2006).

El rendimiento y la calidad de cualquier variedad de papa dependen principalmente del clima y del tipo suelo (Burton, 1966; Gardner, 1985; Contreras, 2002). De esta forma, el equilibrio funcional de las plantas (Brouwer, 1962), así como la relación lineal entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea, se ven alterados por cambios ambientales drásticos (Brouwer, 1962; Alexander & Maggs, 1971; Farrar & Gunn, 1998; Porter & Nagel, 2000).

Con la excepción de los sistemas hidropónicos, el suelo es esencial para la producción de cosechas, porque contiene los nutrientes y almacena el agua esencial para el crecimiento de las plantas. Consecuentemente, la manera como los suelos son manejados tiene un gran impacto en la productividad y sustentabilidad (Scholes *et al.*, 1994; Avila *et al.*, 2000). El sistema agua-suelo-planta es complejo, por cuanto las raíces deben respirar constantemente y la mayoría de las plantas no puede transferir oxígeno de sus partes aéreas hacia las raíces, a una tasa suficiente. Así, el suelo debe por sí mismo estar aireado mediante un continuo intercambio de oxígeno y dióxido de carbono a través de sus poros (Montenegro & Malagón 1990).

Los suelos, además, difieren entre sí en propiedades físicas (profundidad de los horizontes, color, textura, estructura, consistencia, humedad del suelo, porosidad, temperatura e infiltración) y químicas (pH, elementos mayores: amonio, nitrato, nitrógeno, fósforo, potasio, calcio, magnesio, sodio, aluminio, azufre y cloruro; elementos menores: hierro, manganeso, cobre, zinc y boro;

relaciones catiónicas); estas últimas involucran la determinación y cuantificación de las sustancias, tanto inorgánicas como orgánicas y la evaluación de las transformaciones a que están sujetas en todas y cada una de las fases de la formación del suelo y desarrollo del perfil, desde el material parental hasta su etapa final. Las propiedades físicas como la textura resultan de integrar los porcentajes de las fracciones arena, limo y arcilla. Según predomine una y otra fracción, el suelo presentará características muy diferentes que influirán en su aireación, permeabilidad, retención de humedad y volumen explorado por las raíces, entre otros (Guillet & Roviller, 1982; Avila *et al.*, 2000).

Las plantas absorben agua en forma continua del medio en que se desarrollan, y por transpiración evaporan el agua hacia el ambiente que las circunda. El sistema radicular de la papa es débil y frondoso; por lo cual las raíces son sensibles tanto a la falta de agua, como al exceso. En el segundo caso las raicillas se pudren y la planta muere por escasez de agua (Luján, 1994). Si el suministro de agua es suficiente para mantener los estomas abiertos durante los días de luz habrá un aumento en el contenido de materia seca de los tubérculos (Li, 1985).

La pluviosidad también presenta una correlación inversa con la luminosidad; por consiguiente, existe un nivel óptimo de precipitación por debajo del cual los efectos negativos de la escasa humedad son más graves que los efectos del aumento de la luminosidad. Por encima del nivel óptimo, las ventajas que se derivan del incremento de humedad quedan muy por debajo de los efectos de la escasa iluminación que estimula el excesivo crecimiento del follaje (Luján, 1994).

La temperatura es uno de los factores ambientales más importantes. En ciertas regiones donde prevalecen altas o bajas temperaturas durante el período vegetativo del cultivo, tanto el rendimiento como la calidad de la cosecha se

mantienen por debajo de la máxima capacidad de producción (Van Dam, Kooman & Struik, 1996). A medida que aumenta la temperatura se incrementa la velocidad de crecimiento de la planta hasta llegar a un nivel óptimo; y así mismo, el proceso fotosintético aumenta hasta cierto punto para luego nivelarse o decrecer. Por su parte, la velocidad de respiración es directamente proporcional a la temperatura (Thornton & Malik, 1996; Herrera *et al.*, 2000; Contreras, 2002).

Existen tres tipos de heladas, pero con efectos análogos en las plantas (Urbano, 1992; Fuentes, 1996; Robayo, 1996; Castillo & Castellui, 2001; Charlton & Bamberg, 2002): **a)** Heladas de advección, que se originan por irrupción de gruesas capas de vientos polares helados. **b)** Heladas de evaporación, que se dan por la rápida evaporación del agua que cubre las plantas, con lo que la temperatura de éstas desciende notablemente. **c)** Heladas de irradiación, que se producen por el enfriamiento de las capas bajas de la atmósfera y de los cuerpos que en ellas se encuentran debido a la pérdida de calor terrestre por irradiación durante la noche. Se produce una estratificación del aire en donde las capas más bajas son más frías y las capas más altas son más cálidas (inversión térmica).

La intensidad de estas heladas depende de: la nubosidad (cielos despejados más fuerte la helada), el viento (viento moderado mezcla las capas de aire, suben la temperatura) y el grado de humedad (si es alta, provoca niebla por condensación pero no helada); (Urbano, 1992; Fuentes, 1996; Robayo, 1996; Castillo & Castellui, 2001; Charlton & Bamberg, 2002). El riesgo de heladas se incrementa en el fondo de las laderas y en los valles, ya que el aire frío baja desde la cima de las montañas y se acumula en la base (Fuentes, 1996; Robayo, 1996; Charlton & Bamberg, 2002).

En las plantas de papa el daño ocasionado por las heladas parece ocurrir cuando la temperatura cae por debajo de los -2°C , perjudicando la calidad, el rendimiento y la duración del ciclo vegetativo de la papa (Carrasco *et al.*, 1997).

En la papa, la tolerancia a las heladas es de naturaleza genética (Hijmans, 1998; Breton *et al.*, 2000; Charlton & Bamberg, 2002). De acuerdo con resultados preliminares sobre el proceso de congelación, variedades de *S. tuberosum ssp. andígena*, en las que se congela hasta un 50% del agua foliar antes de alcanzar la temperatura letal (-2.5°C), se catalogan como poco tolerantes a las heladas (Luján, 1977; Valbuena, 2000).

Los impactos de las heladas sobre las plantas de papa pueden ser directos o indirectos. El efecto directo es la pérdida de follaje, lo que lleva a la reducción en la fotosíntesis y por lo tanto en la producción (Booy, 1961; Sukumara & Weiser, 1972; Varapetian & Jackson, 1997; Hijmans, 1998; Charlton & Bamberg, 2002; Chambours, 2004). El efecto de las heladas, a nivel celular, se debe al congelamiento del agua presente en las células y en los espacios intercelulares (Breton *et al.*, 2000).

2.6 Características de la variedad Diacol Capiro

La planta es de porte mediano, follaje relativamente escaso, crecimiento lento y cobertura regular. Los folíolos primarios son grandes, alargados y de color verde oscuro. Las hojas tienden a enrollarse en ciertas etapas del desarrollo. Los tallos no son muy gruesos. Rara vez forman frutos (Moreno, 2000). Son plantas de tuberización temprana y producen numerosos tubérculos de gran tamaño, redondos y ligeramente aplanados. Su piel es roja-morada. Poseen ojos superficiales y pulpa color crema. Son resistentes al transporte y al verdeamiento (Nivaa, 1994; Moreno, 2000).

Esta variedad se adapta a altitudes entre los 2000 y 3200m, y su período vegetativo es de 4 ½ a 6 meses. El potencial del rendimiento comercial oscila entre 25 y 30 t/ha, aunque el promedio nacional es mucho menor como resultado del nivel tecnológico utilizado, así como otros factores tales como sequias y heladas. El tamaño predominante de tubérculo es el de primera (grande) y los cultivos requieren de buena precipitación (Moreno, 2000).

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

Comparar el crecimiento, desarrollo y la producción de papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andígena*) variedad Diacol Capiro (R12), entre los municipios de Bojacá y Sopó (Cundinamarca), durante un ciclo de cultivo.

3.2 OBJETIVOS ESPECIFICOS

Determinar y comparar la temperatura promedio y mínima diaria, la humedad relativa y la precipitación durante un periodo de cultivo de papa Diacol Capiro en las localidades de Bojacá y Sopó.

Evaluar y comparar el crecimiento y desarrollo de la variedad Diacol Capiro durante un periodo de cultivo en Bojacá y Sopó.

Cuantificar y comparar la producción de tubérculos entre las localidades de Bojacá y Sopó.

4. HIPÓTESIS.

Ho: no existe variación en el crecimiento, desarrollo y la producción de planta de papa *Solanum tuberosum* ssp. *andígena* variedad Diacol Capiro (R12), entre los municipios de Bojacá y Sopó (Cundinamarca).

5. MATERIALES Y MÉTODOS

5.1 Área de Estudio

Para la ejecución del estudio fueron seleccionadas dos zonas en el departamento Cundinamarca, Colombia (**Figura 2**), por sus características como principales productores de papa en el país.

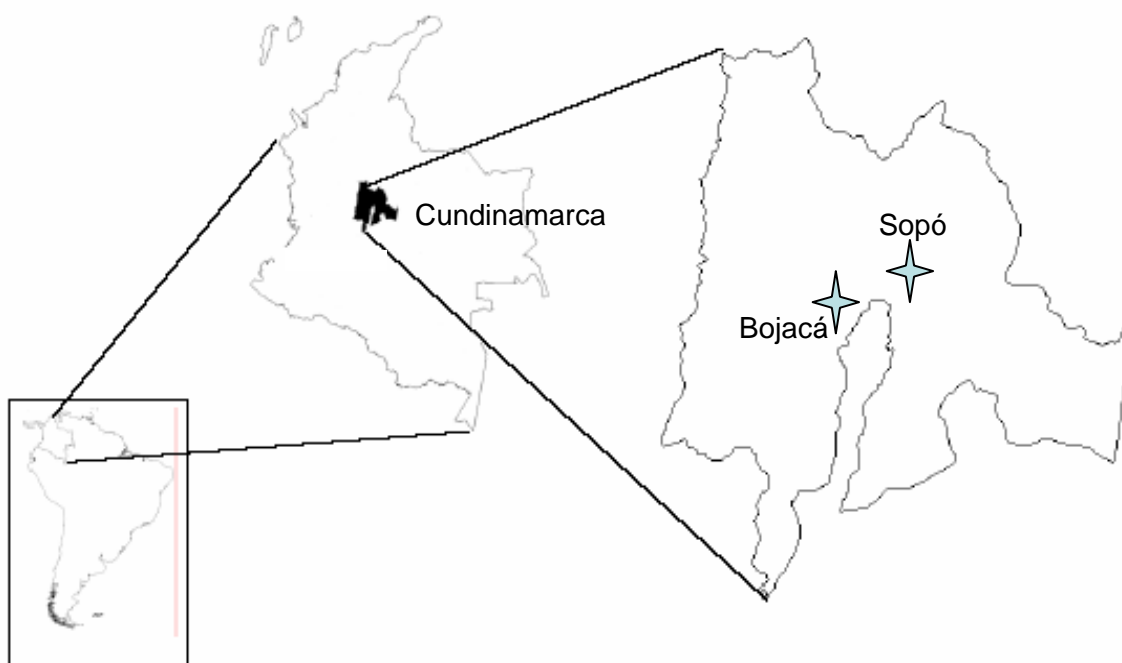


Figura 2. Mapa de Localización de la finca “Ocho Rios” (Sopó) y Casa Blanca” (Bojacá).

Municipio: Bojacá	Municipio: Sopó
Finca: “Ocho Ríos” (Anexo A)	Finca: “Casa Blanca” (Anexo B)
Altitud: 2620m	Altitud: 2611m
Temperatura Promedio: 14°C	Temperatura Promedio: 14°C
Precipitación anual Promedio: 835mm	Precipitación anual Promedio: 693mm

(Ávila *et al.*, 2000).

El clima en general es frío y seco (semifrío según Thornthwaite o (bs-mb) bosque seco montano bajo según Holdridge). El suelo de ambas fincas (Ocho Ríos y Casa Blanca) se encuentra en la misma unidad de paisaje, la cual presenta un relieve de ligeramente plano ha ligeramente ondulado con pendientes de 1-7%. Los suelos son pobres, de profundos a superficiales, bien o moderadamente drenados, de textura fina a moderadamente gruesa, reacción extremadamente ácida a neutra, saturación de aluminio media a baja y fertilidad moderada según la base de datos del Instituto Geográfico Agustín Codazzi (Ávila *et al.*, 2000).

5.2 Preparación y análisis de Suelos en las Parcelas

Para establecer el plan de fertilización de los suelos, se realizaron análisis físico-químicos para el suelo de cada una de las localidades, en el Centro de Investigación y Asesorías Agroindustriales de la Universidad “Jorge Tadeo Lozano” de Bogotá. La parte física (**Anexo Ca y Cb**) se midió por el método de textura por boyucos sin destrucción de materia orgánica y la parte química (**Anexo Cc y Cd**) de la siguiente forma: el pH en agua (1:1); CIC y bases de intercambio en acetato de amonio (1:20); elementos menores Ca, Zn, Mg, Mn y Fe en DTPA (1:2); el boro y C.E en extracto de saturación. Se midió el aluminio solo cuando el pH fue inferior a 5.5. El S se midió por absorción atómica. El

nitrógeno mineral se determinó en KCl (1N) y el fósforo (P) por el método de Bray II (Olarte *et al.*, 1990; Avila *et al.*, 2000).

Las prácticas convencionales de preparación del terreno se realizaron del 1 al 8 Julio de 2002, e incluyeron el arado del terreno, el trazado de surcos y la fertilización del suelo. El plan de fertilización en ambas fincas se estableció según las recomendaciones de ingenieros agrónomos de CONGELAGRO S.A y agricultores, los entes responsables de los cultivos. Las mezclas de fertilizantes se establecieron según el estudio de suelos realizado (**Tablas 1 y 2**), con el fin de equilibrar el sustrato e igualar los parámetros del mismo entre zonas.

En “Casa Blanca” (Sopó) no se aplicó cal; ya que aunque el pH y las bases totales fueron altas, estas últimas no estaban disponibles. En estas parcelas se realizaron enmiendas con gallinaza para mejorar la disponibilidad de estas bases. A su vez, los elementos menores no estaban disponibles por lo cual se adicionó bórax (12 kg/ha) en mezcla. La composición y los efectos de estas mezclas se muestran en la **Tabla 1**.

Tabla 1. Plan de fertilización de la Finca “Casa Blanca”, Sopó. Se presentan las cantidades aplicadas de cada fertilizante en Kg/ha y las características que aporta cada uno a los suelos.

FERTILIZANTE	Kg/ha	FUNCIÓN
10-30-10	1.1	Aporte de magnesio y azufre deficiente concentrar P en siembra.
Agrimins	138	Deficiencia de elementos menores.
Nitraboro	250	Llenado y calidad.
25-4-24	250	Mantenimiento y llenado.
KSO ₄	200	Deficiencia de potasio, magnesio y azufre.
Enmiendas		
Gallinaza molida	3	Compostada.

En “Ocho Ríos” (Bojacá), se adicionó cal, 15 días antes de la fertilización para mejorar las relaciones catiónicas y el aporte de calcio y magnesio. La cal se aplicó sobre suelos húmedos para evitar la fijación del fósforo y la pérdida de nitrógeno. En la fertilización se empleó gallinaza para mejorar las propiedades físicas del suelo, la actividad microbiana y la retención de nutrientes lavados por la precipitación. La composición y los efectos de estas mezclas se observan en la **Tabla 2**.

Tabla 2. Plan de fertilización de la Finca “Ocho Ríos”, Bojacá. Se presentan las cantidades aplicadas de cada fertilizante en Kg/ha y las características que aporta cada uno a los suelos.

FERTILIZANTE	Kg/ha	FUNCIÓN
13-26-10	1.3	Aporte de magnesio y azufre deficiente
Agrimins	184	concentrar P en siembra.
Nitraboro	300	Reforzar elementos menores.
KSO ₄	150	Mejorar calidad.
10-20-20	250	Llenado.
Enmiendas		
Gallinaza molida	2.5	Enraizamiento y tuberización.
Cal dolomita	2.5	Compostada.
		Aplicar en preparación.

5.3 Control de Plagas y Enfermedades

En ambas localidades, las parcelas se monitorearon semanalmente para controlar las plagas que pudiesen afectar el cultivo; también se colocaron trampas para el monitoreo de *Tecia solanivora* después de la siembra. En las primeras dos semanas de muestreo en Bojacá se observó un leve brote de *Tecia solanivora* e insectos minadores que se erradicaron utilizando una mezcla de plaguicidas en el tiempo (Dacomil[®] + Ácido Fosfórico + Coayudante[®]; Curatane[®] + Tamarón[®] + Furadán[®] + Lorsban[®]). En Sopó se aplicó el herbicida Round-Dop[®] (4.5 l/ha) posterior a la siembra; y en las semanas siguientes se aplicaron plaguicidas para la prevención de *Tecia solanivora* y *Ph. infestans*.

(Tiro[®] + Bortrae Bioplant[®] + Curatane[®] + Mangor[®] y Acrobat[®]). A lo largo del estudio, las plantas presentaron condiciones fitosanitarias buenas y estables en ambas localidades hasta la cosecha.

5.4 Diseño Experimental

5.4.1 Establecimiento de parcelas y siembra

En cada localidad se estableció un cuadrante de 400m² (20mx20m) en el cual se trazaron 20 surcos separados entre sí por 1m. En cada surco se sembraron 50 semillas de papa Diacol Capiro (R12) separadas unas de otras por 0.4m (**Figura 3**), para un total de 1000 semillas por localidad (Sopó y Bojacá). En ambas zonas se utilizó semilla certificada del mismo lote (200202), constituido por una mezcla de tres tamaños de semilla, como se presenta en la **Tabla 3**. Una vez realizada la siembra, se demarcaron los cuadrantes cercándolos con estacas y cinta reflectiva, en cada localidad.

Tabla 3. Número de Semillas total y por tamaños sembradas en cada localidad (fincas “Ocho Ríos”, Bojacá y “Casa Blanca”, Sopó).

LOTE ASIGNADO	PRODUCTOR	CATEGORÍA	Total semilla	Semilla tamaño 1 (16%)	Semilla tamaño 2 (35%)	Semilla tamaño 3 (49%)
200202	CONGELAGRO	Certificada	1000	160	350	490

El diseño establecido fue completamente aleatorizado de medidas repetidas en el tiempo para las dos localidades (Martínez & Martínez, 1997). Los muestreos se realizaron a partir del día 48 después de la siembra (primer muestreo), con un intervalo de trece días entre muestreos hasta el quinto muestreo (día 100). En el sexto y último muestreo (día 127) el intervalo fue de veintisiete días. En los primeros cuatro muestreos se colectaron 20 plantas por localidad y en los muestreos cinco y seis se colectaron 12 plantas, dando un total de 104 plantas

por localidad. Estas se trasladaron al laboratorio para la posterior toma de datos y su análisis. Las plantas fueron colectadas de forma aleatoria en todos los muestreos. El muestreo fue destructivo para permitir las diferentes mediciones en los órganos de la planta.

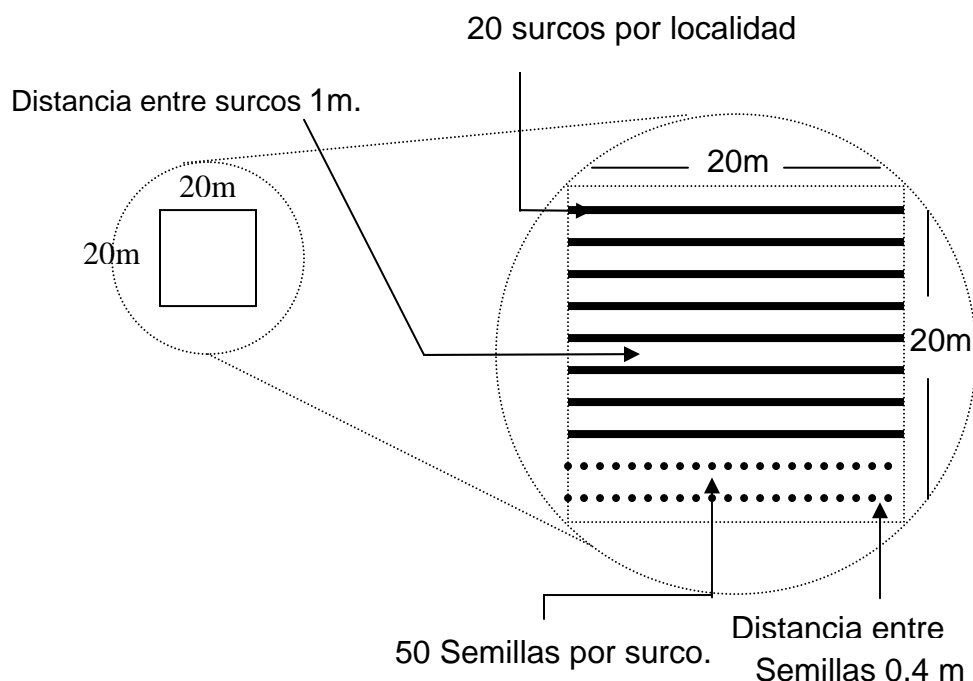


Figura 3. Diagrama del diseño muestral para cada una de las localidades (Sopó y Bojacá).

Los tubérculos se cosecharon en su totalidad a los 166 días después de la siembra; el 28 de enero (Sopó, "Casa Blanca") y el 29 de enero (Bojacá, "Ocho Ríos") del 2003 (**Anexo D**). Las papas fueron empacadas por tamaños en cada localidad y se determinó en campo su peso fresco, para estimar la producción por localidad y por tamaño.

Durante el período de cultivo se tomaron los datos correspondientes a las temperaturas promedio y mínimas, humedad relativa y precipitación diarias en

cada localidad. Los datos climáticos para la finca “Ocho Ríos” (Bojacá) se tomaron de la base de datos del IDEAM. Para la finca “Casa Blanca” (Sopó) el IDEAM solo provee datos pluviométricos, por lo cual se instaló una estación meteorológica portátil durante el desarrollo del proyecto (**Anexo D**).

5.4.2 Medición de Variables en el laboratorio

Durante el período del cultivo, para cada planta se midieron las variables fisiológicas correspondientes a: número de hojas, área foliar, longitud y número de tallos, número y diámetro de los tubérculos y peso seco de la planta dividido en hojas, tallos, raíces y tubérculos. Estas variables se registraron en el Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Pontificia Universidad Javeriana, según los procedimientos establecidos por Cornelissen y colaboradores (2003).

La longitud de los tallos se midió con una cinta métrica al centímetro más cercano, después de separar las hojas y las raíces. El número de hojas, tubérculos y tallos de cada una de las plantas, se obtuvo por conteo manual. El área foliar se determinó en cada una de las plantas muestreadas con la ayuda de un medidor electrónico de área foliar (**Anexo D**). También se midió el diámetro mayor de los tubérculos con un calibrador al centímetro más cercano (Hunt, 1978; Salisbury & Ross, 1992).

Para obtener el peso seco, cada planta se dividió en sus órganos (hojas, tallos, raíz y tubérculos) que se colocaron en bolsas de papel Kraff debidamente codificadas según la localidad (1: Bojacá; 2: Sopó), número de muestreo (1 a 6), número de la planta (1 a 20) y parte de la planta (hojas, tallos, raíz y tubérculos). Una vez empacadas, se llevaron al horno durante 72 horas a una temperatura constante de 80°C. Utilizando una balanza de precisión, se determinó el peso seco de las muestras en miligramos (mg; **Anexo D**). La acumulación de materia seca es usada como parámetro característico del

crecimiento, ya que fluctúa menos que el peso fresco dependiendo del estado de la planta (Gardner, 1985; Taiz y Zeiger, 1998; Hunt *et. al.*, 2002).

Para calcular el índice de área foliar (IAF) y la relación de área foliar (RAF); se utilizaron las formulas planteadas por Hunt (Hunt, 1990).

El Índice de Área Foliar (IAF) indica la cantidad de área foliar presente en relación con el área de suelo, es decir la frondosidad y arquitectura de las plantas ya que depende de la forma, posición y tamaño del área foliar. Este indice muestra la capacidad asimilatoria y productiva, ya que se relaciona con la inversion en órganos fotosintéticos. Se expresa matemáticamente de la siguiente manera (Hunt, 1990; Hunt *et. al.*, 2002):

$$IAF = A / AS$$

A: Area Foliar.
AS: Area del Suelo.

La Relación de Área Foliar (RAF; g/cm²) se define como la proporción entre el área foliar y la biomasa seca total de la planta. Este indice describe el balance existente entre las ganancias por la fotosíntesis y las pérdidas por respiración. La RAF se expresa matemáticamente de la siguiente forma (Hunt, 1990; Hunt *et. al.*, 2002):

$$RAF = A / P$$

A: Area Foliar.
P: Peso Seco Total.

Al finalizar el periodo vegetativo y reproductivo del cultivo, la totalidad de los tubérculos obtenidos en la cosecha se clasificaron en categorías de tamaño (establecidas según el diámetro mayor del tubérculo; **Tabla 4**) y para cada una se cuantificó la producción en peso (Kg) y el porcentaje, correspondientes al total cosechado en cada localidad y por categoría en ambas localidades.

Tabla 4. Diámetro mayor correspondiente a cada tamaño para los tubérculos de papa.

Tamaño del tubérculo	Diámetro (mm)
Categoría 0	> 75mm
Categoría 1	50-74mm
Categoría 2	35-49mm
Categoría 3	< 35mm
Categoría 4	desechada

(Lago com. per, 2006)

5.5 Análisis de resultados

La presencia de heladas se estableció diariamente como las temperaturas mínimas por debajo de los 0°C (Kalma *et al.*, 1992; Hijmans, 1998). La temperatura promedio y mínima diaria en °C, humedad relativa y precipitación también se probaron para normalidad (Shapiro-Wilk's W Test) y homogeneidad de varianzas (Levene's Test). En los que se observó normalidad y homocedasticidad, se realizaron pruebas paramétricas; de lo contrario se utilizaron sus análogos no paramétricos (Sokal & Rohlf, 1979).

Para comparar entre localidades (Bojacá vs Sopó) la temperatura promedio y mínima, humedad relativa y precipitación se realizó una prueba T de Student o su análogo no paramétrico U de Mann-Whitney tomando el muestreo como variable independiente. El comportamiento de la temperatura promedio y mínima, humedad relativa y precipitación en el tiempo (muestreos) también se compararon entre localidades (Bojacá vs Sopó), usando un análisis de varianza de dos vías (ANOVA 2).

Para comparar y relacionar simultáneamente todas las variables de crecimiento en el tiempo, estas se transformaron en una matriz de correlación (representativa de la mayor variabilidad inherente a los datos) a través de un análisis de componentes principales (PCA). Sobre el análisis de PCA se analizó y comparó el desarrollo de los cultivos entre localidades a través de los muestreos.

Los valores obtenidos para cada variable de crecimiento cuantificada en las plantas de papa (número de hojas, área foliar, IAF, RAF, número y longitud de tallos, número y diámetro de tubérculos, y peso seco de hojas, tallos, raíces y tubérculos) se probaron para normalidad (Shapiro-Wilk's W Test) y homogeneidad de varianzas (Levene's Test). Estos análisis mostraron tanto normalidad como homogeneidad de varianzas y permitieron la realización de pruebas paramétricas en cada caso (Sokal & Rohlf, 1979; Zar, 1990). Todas las pruebas estadísticas se realizaron a través del programa STATISTICA 0.6.

El cambio en el tiempo para cada variable de crecimiento cuantificada se analizó en cada localidad por separado (Bojacá y Sopó). En este análisis, algunas variables de crecimiento fueron transformadas según lo planteado por Sokal & Rohlf (1979), por medio del logaritmo natural (Bojacá: peso seco de hojas y número de tallos; Sopó: número y peso seco de hojas y número de tallos) o calculando la raíz cuadrada (Bojacá: peso de los tallos; Sopó: número de tubérculos). En este caso se utilizaron análisis de varianza para medias repetidas en el tiempo de una vía (RAMANOVA 1), siendo el muestreo (tiempo) independiente y cada variable de crecimiento dependiente. Para este análisis, cuando significativo, se realizaron pruebas *a posteriori* LSD (Least Significant Difference). El análisis LSD permitió observar cuales muestreos se agruparon según la igualdad de sus medias, así como aquellos que se diferenciaron del resto con valores más altos o bajos. De esta forma, se estableció el

comportamiento de cada variable en el tiempo en su respectivo sitio de muestreo (Sokal & Rohlf, 1979; Zar, 1990).

Cada variable también fue comparada para analizar diferencias en los patrones de crecimiento en el tiempo (muestreos) entre localidades (Bojacá vs Sopó). Para lo anterior, se realizaron análisis de medidas repetidas en el tiempo de dos vías (RAMANOVA 2, Sokal & Rohlf, 1979), con la localidad y el muestreo como variables independientes (muestreo como variable aleatoria) y cada variable de crecimiento como dependiente (número de hojas, área foliar, IAF, RAF, número y longitud de tallos, número y diámetro de tubérculos, y peso seco de hojas, tallos, raíces y tubérculos).

Por otro lado, la producción total en la cosecha (peso de los tubérculos Kg) se comparó en primer lugar entre localidades (Bojacá vs Sopó) utilizando una prueba T de Student. El peso de los tubérculos obtenido en la cosecha para cada categoría de tamaño (cinco categorías según el diámetro mayor; **Tabla 4**), también se comparó entre categorías y localidades (variables independientes) a través de un análisis de varianza de dos vías (ANOVA 2; Sokal & Rohlf, 1979). Además, la producción se comparó entre categorías de tamaño (variable independiente) para cada localidad por separado, utilizando análisis de varianza de una vía (ANOVA 1; Sokal & Rohlf, 1979). Para esta prueba, en cada localidad también se aplicó un análisis *a posteriori* LSD para determinar cuáles categorías presentaron valores promedio estadísticamente más altos. Más aún, para cada categoría de tamaño por separado, la producción (Kg) se comparó entre localidades (Bojacá vs Sopó) utilizando pruebas T de Student.

Sobre los resultados observados en el análisis estadístico, se realizó una comparación cualitativa del comportamiento en el tiempo de cada variable de crecimiento y la temperatura mínima diaria ya que fue la única variable climática que presentó diferencias significativas, con el fin de establecer las

consecuencias de las heladas en el crecimiento y la producción de las plantas de papa.

6. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

6.1 Evaluación y comparación del comportamiento de las temperatura promedio y mínima, humedad relativa y precipitación entre localidades (Bojacá vs. Sopó).

En un análisis preliminar se comparó la temperatura promedio entre Bojacá y Sopó, para la cual no se observaron diferencias entre localidades ($T=0.58$, $P=0.569$, $N=6$) o entre estas (Bojacá vs. Sopó) a lo largo del estudio (ANOVA 2: $F=0.93$, $P=0.4651$, $N=12$; **Figura 4**).

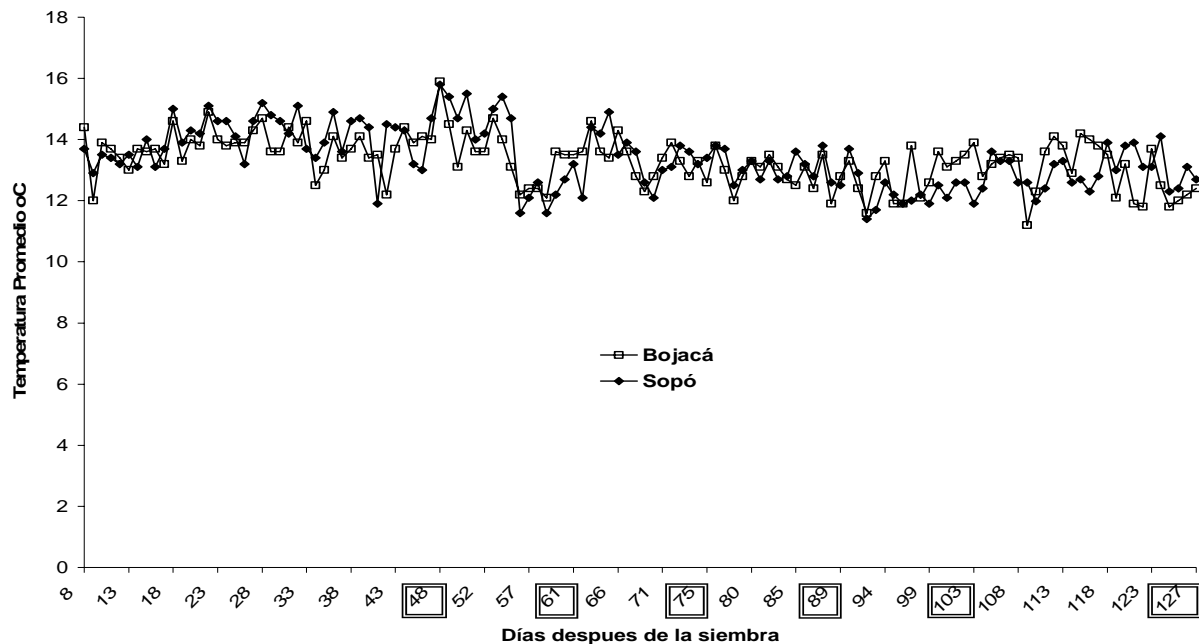


Figura 4. Temperatura promedio diaria para las localidades de Sopó y Bojacá. Sobre el eje X se señalan los días después de la siembra (muestreos).

En cambio, la temperatura mínima promedio a lo largo del cultivo presentó diferencias significativas entre localidades (Bojacá vs. Sopó; $U=1.00$, $P=0.006$, $N=6$). Al mismo tiempo, al comparar la temperatura mínima entre sitios (Bojacá vs. Sopó) y muestreos (tiempo), se observó que esta variable se comportó en forma diferente entre localidades a lo largo del estudio (ANOVA 2: $F=6.86$, $P<0.0001$, $N=12$; **Figura 5**).

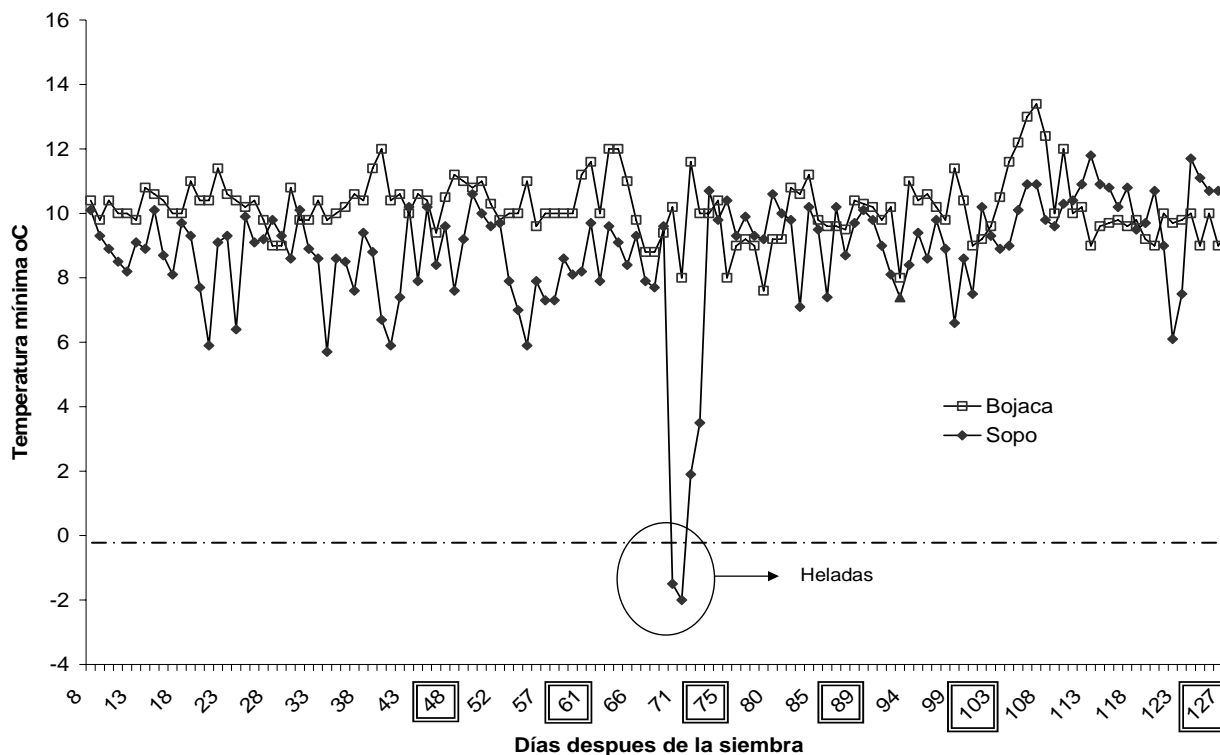


Figura 5. Temperatura mínima diaria para las localidades de Sopó y Bojacá. Se señalan los días en los que se muestreo sobre el eje X y sobre la gráfica los valores por debajo de 0°C en los que se registraron heladas en Sopó.

Estas diferencias están determinadas por una gran disminución en la temperatura, que ocurrió en la localidad de Sopó. Una helada es la condición

que se presenta cuando la temperatura del aire cerca al suelo esta alrededor de 0 °C y restringe el crecimiento de la planta pudiendo causar la muerte (Lyons, 1973; Levitt, 1980; Kalma *et al.*, 1992). Las heladas en Sopó se registraron en los días 70 (-1.5°C) y 71 (-2°C), tres días antes del tercer muestreo (día 74; **Figura 5**). Además, en el día 72 la temperatura mínima fue de 1.9 °C y el día 73 fue de 3.5 °C. En contraste, las temperaturas mínimas registradas para Bojacá fueron mucho más altas y se presentaron en los días 79 (7.6 °C), 71, 75 y 93 (8 °C). Las temperaturas registradas por las estaciones meteorológicas son tomadas a 1.50 metros sobre el nivel del suelo, pero muchas veces la temperatura de la superficie del suelo puede llegar a ser 3 o 4 °C menor que la registrada (Kalma *et al.*, 1992). Lo anterior, en el caso de este estudio, disminuiría la temperatura a valores mucho más críticos en las heladas de Sopó.

Es probable que la helada en Sopó corresponda a la denominada helada de irradiación. Las heladas de irradiación se producen por el enfriamiento de las capas bajas de la atmósfera y de los cuerpos que en ellas se encuentran, debido a la pérdida de calor terrestre por irradiación durante la noche. Así, se produce una estratificación del aire en donde las capas más bajas son más frías y las capas más altas son más calidas (inversión térmica; Urbano, 1992; Fuentes, 1996; Robayo, 1996; Castillo & Castellui, 2001; Charlton & Bamberg, 2002). En las heladas de irradiación la temperatura interna de las plantas es menor al aire que las rodea (Fuentes, 1996; Robayo, 1996).

Las heladas son el estrés medio ambiental de mayor impacto, involucrando daños económicos en los cultivos (Pearce, 2001; Pearce & Fuller, 2001). Además, el crecimiento de las plantas se ve más gravemente afectado cuando el número de heladas aumenta durante el período de crecimiento, como ocurrió en Sopó donde se presentaron dos heladas consecutivas (Carrasco *et al.*, 1997; Zinoni, 2004; Chambours, 2004).

La humedad relativa promedio se comparó entre localidades (Bojacá vs. Sopó), y no se observaron diferencias significativas ($T=0.58$, $P=0.142$, $N=6$). De igual forma, esta variable se comportó en forma similar en las dos localidades a lo largo del estudio (ANOVA 2: $F=2.04$, $P=0.0734$, $N=12$; **Figura 6**).

La precipitación promedio a lo largo del cultivo se comparó entre Bojacá y Sopó, para lo cual no se observaron diferencias significativas ($U=14.00$, $P=0.521$, $N=6$). Al mismo tiempo, al comparar la precipitación entre sitios (Bojacá vs. Sopó) y muestreos (tiempo), se observó que esta variable no se comportó en forma diferente entre localidades a lo largo del estudio (ANOVA 2: $F=1.41$, $P=0.2187$, $N=12$; **Figura 7**).

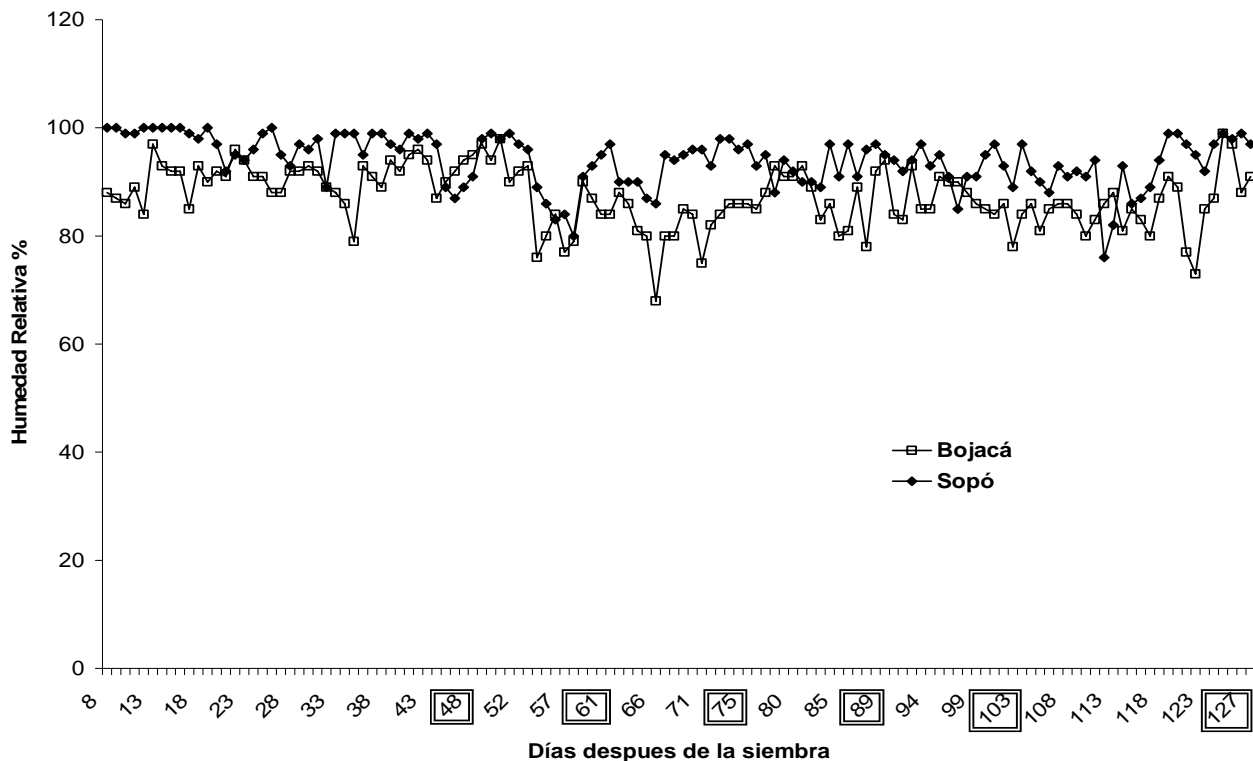


Figura 6. Humedad relativa diaria para las localidades de Sopó y Bojacá. Se señalan los días en los que se muestreo sobre el eje X.

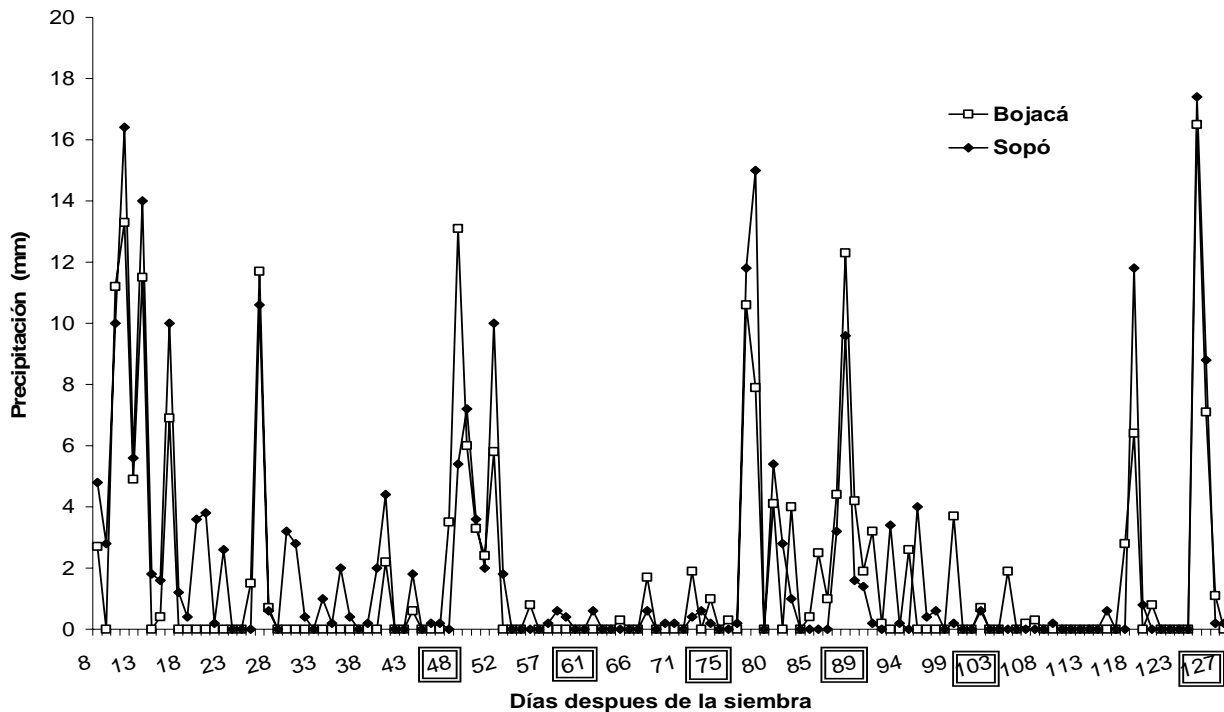


Figura 7. Precipitación diaria para las localidades de Sopó y Bojacá. Se señalan los días en los que se muestreo sobre el eje X.

6.2 Evaluación del crecimiento de la parte aérea de la planta en diferentes localidades (Bojacá y Sopó).

El análisis multifactorial de Componentes Principales (PCA) realizado con las variables de crecimiento (Número de Tallos, Hojas y Tubérculos, Pesos secos de Hojas, Tallos y Raíces, Longitud de los tallos, Área Foliar, Peso y Diámetro de los tubérculos) y el tiempo (Muestras); mostró como el comportamiento del crecimiento entre localidades (Bojacá y Sopó) presentó diferencias importantes entre los muestreos 3 y 4 de este estudio (Día 74 a 87).

En la **Figura 9** se puede observar como Bojacá y Sopó presentaron similitudes, en cuanto a su crecimiento, del día 48 al 61 (Muestreos 1 y 2). De este punto en adelante el comportamiento de ambos cultivos presentó diferencias. Estas diferencias entre localidades fueron mayores en los muestreos 3 y 4 (día 74 a 87), ya que en Sopó, como se explicará más adelante, el crecimiento se vio alterado en esta época del cultivo. En los últimos muestreos (5 y 6) se observó como la recuperación de las plantas en Sopó permite que el proceso de crecimiento aumente la similitud entre localidades. Sin embargo, en los últimos muestreos no se alcanza la similitud con la que iniciaron los cultivos.

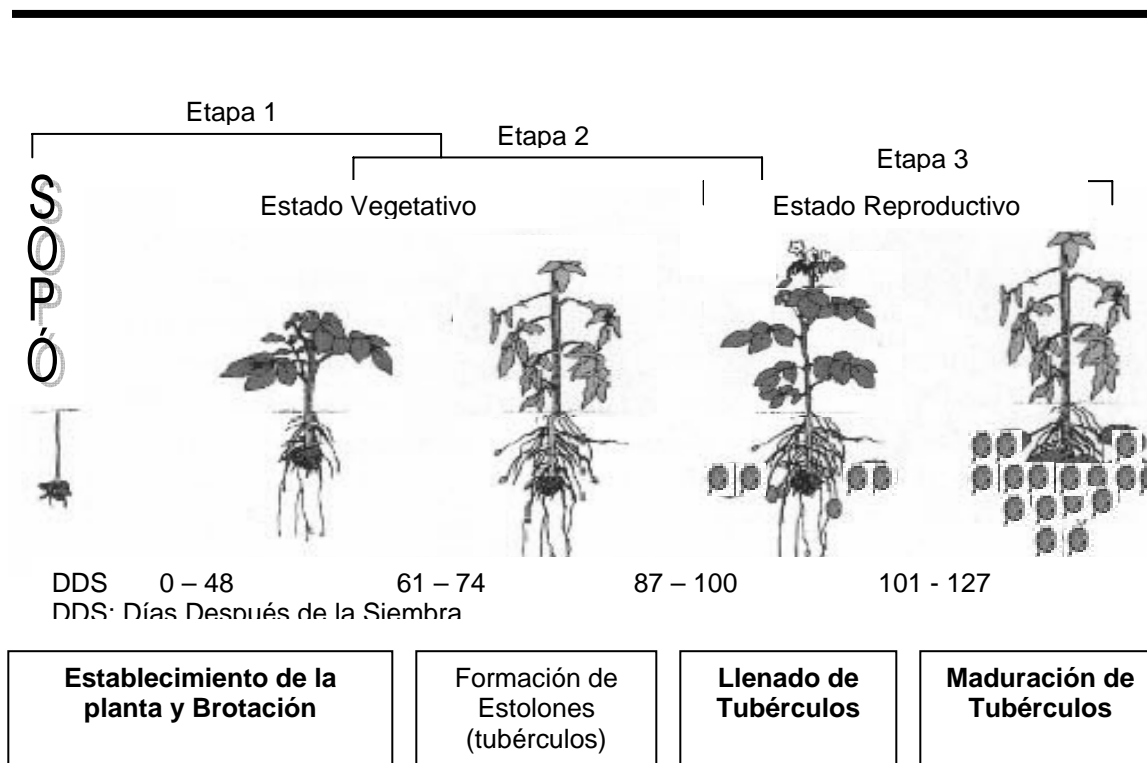
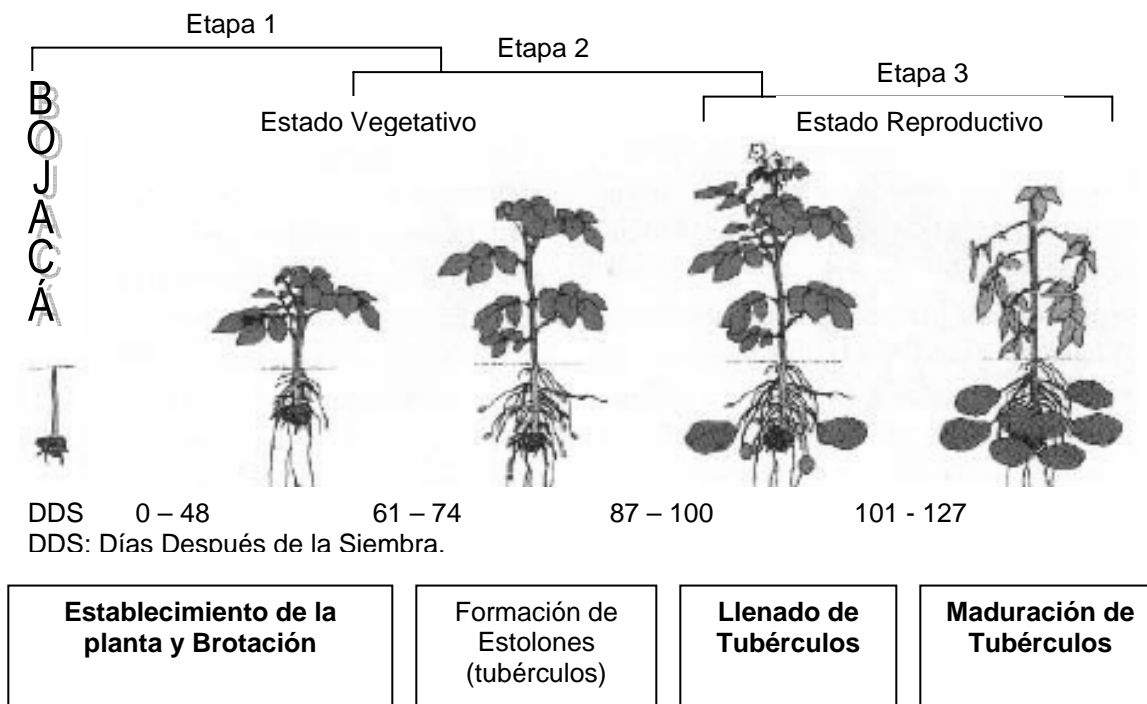
Desde el punto de vista del destino y distribución de los asimilados disponibles para el crecimiento se distinguen tres etapas en el ciclo del cultivo de papa después de la emergencia (Kooman, 1995), que en este caso se observó en los días 8 -12 después de la siembra. El análisis de PCA permitió inferir estos cambios en el proceso de desarrollo de las plantas en ambas localidades de la siguiente forma:

a) Etapa 1: Crecimiento vegetativo que inicia una vez la planta ha emergido y se extiende hasta el desarrollo de estolones. Esta etapa se caracteriza por un rápido crecimiento para establecer un buen desarrollo foliar y una total cobertura del suelo, y sucede principalmente durante los primeros 45 a 50 días (Cortes, 1988). Para este estudio, del día 48 al 61 las plantas presentaron un rápido aumento en el número de sus partes aéreas (Tallos y Hojas) en ambas localidades, así como un aumento más pausado en peso de estos órganos. Así es como, en esta etapa, los asimilados se destinan al crecimiento de hojas, tallos, raíces y hacia el final de la etapa también estolones. Es en esta etapa donde el desarrollo del área foliar permite a la planta pasar de depender de asimilados almacenados en el tubérculo semilla, a los producidos por el área foliar y tallos aéreos (Horton, 1992).

b) Etapa 2: comprende desde el inicio de la tuberización hasta el fin del crecimiento del follaje. En esta etapa los asimilados disponibles se comparten entre el crecimiento del área foliar y el crecimiento de los tubérculos y estolones (Struik y Ewing, 1994). A lo largo de esta segunda etapa, en la medida que se inician cada vez más tubérculos, una porción creciente de los asimilados disponibles se destina a estos en detrimento del crecimiento del follaje (Moreno, 2002). Primero se detiene la ramificación y la aparición de hojas nuevas y al final de la etapa cesa totalmente el crecimiento del follaje (Moorby & Milthorpe, 1983; Harris, 1992). En las localidades de estudio, del día 74 al 87 se evidenció un rápido aumento en el peso de los órganos (raíz, tallos y hojas), en la longitud de los tallos y en el área foliar. Este aumento fue progresivo en la localidad de Bojacá, a diferencia de Sopó donde la acumulación de biomasa en las plantas presentó un estancamiento ocasionado por la pérdida de área foliar como resultado de la exposición a bajas temperaturas los días 70 y 71. De esta forma, la traslocación y acumulación de biomasa en las plantas de Sopó fue menor debido a la demanda generada por la recuperación del área fotosintética, provocando las diferencias en el crecimiento con la localidad de Bojacá. Esto se evidencia en el aumento del peso y área de las hojas en Sopó del día 87 al 100, así como en la compensación por las hojas perdidas durante las heladas (**Figura 8**).

c) Etapa 3: Se caracteriza por una alta acumulación de carbohidratos en los tubérculos en un corto período de tiempo. Este período es crítico, ya que determina el rendimiento y calidad final del producto. La etapa va desde el fin del crecimiento del follaje hasta el fin del crecimiento del cultivo (senescencia del follaje). El área foliar en esta etapa empieza a disminuir porque no hay desarrollo de hojas nuevas, las hojas más viejas van muriendo y el área foliar en su conjunto va bajando gradualmente su eficiencia fotosintética hasta que esta no es suficiente para mantener el crecimiento de los tubérculos (Beukeman & van der Zaag, 1990).

Figura 8. Etapas del desarrollo y fenología de la planta de papa *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* variedad Diacol Capiro o R12, observadas en las localidades de Bojacá y Sopó.



Adaptación de Dwelle and Love. 2003.

Entonces, todos los asimilados disponibles en esta etapa se destinan al crecimiento de los tubérculos y es por esto que: Cuanto mayor sea la diferenciación de tallos y hojas en la planta durante la etapa 1, mayor será la cantidad de biomasa aérea al final de la etapa 2. Consecuentemente, mayor va a ser la cantidad de radiación interceptada en la etapa 3, y por lo tanto mayor el rendimiento potencial del cultivo (Kooman *et al.*, 1996). Esto se traduce en que el área foliar debe estar en su valor máximo en el momento de llenado de los tubérculos, para obtener mayor productividad.

Del día 87 hasta el día 127 se evidenció un aumento en número, diámetro y peso los tubérculos, lo que permite inferir un aumento en traslocación de nutrientes hacia estos órganos. La tendencia de este proceso fue la misma entre localidades, pero a raíz de los cambios en Sopó explicados en el punto anterior, el número de tubérculos de bajo diámetro y peso fue mayor en la localidad de Sopó. El aumento en el peso y diámetro de los tubérculos indica que durante esta etapa se presenta el llenado.

Otros estudios (Cortes, 1988; Harris, 1992; Struik y Ewing, 1994) han observado que la ocurrencia de un fenómeno que destruya el follaje, como una helada, interrumpe el ciclo de crecimiento antes de la senescencia natural de las hojas. Entonces el período de llenado de tubérculos se acorta como lo ocurrido en Sopó y el rendimiento puede ser más bajo (Kooman *et al.*, 1996).

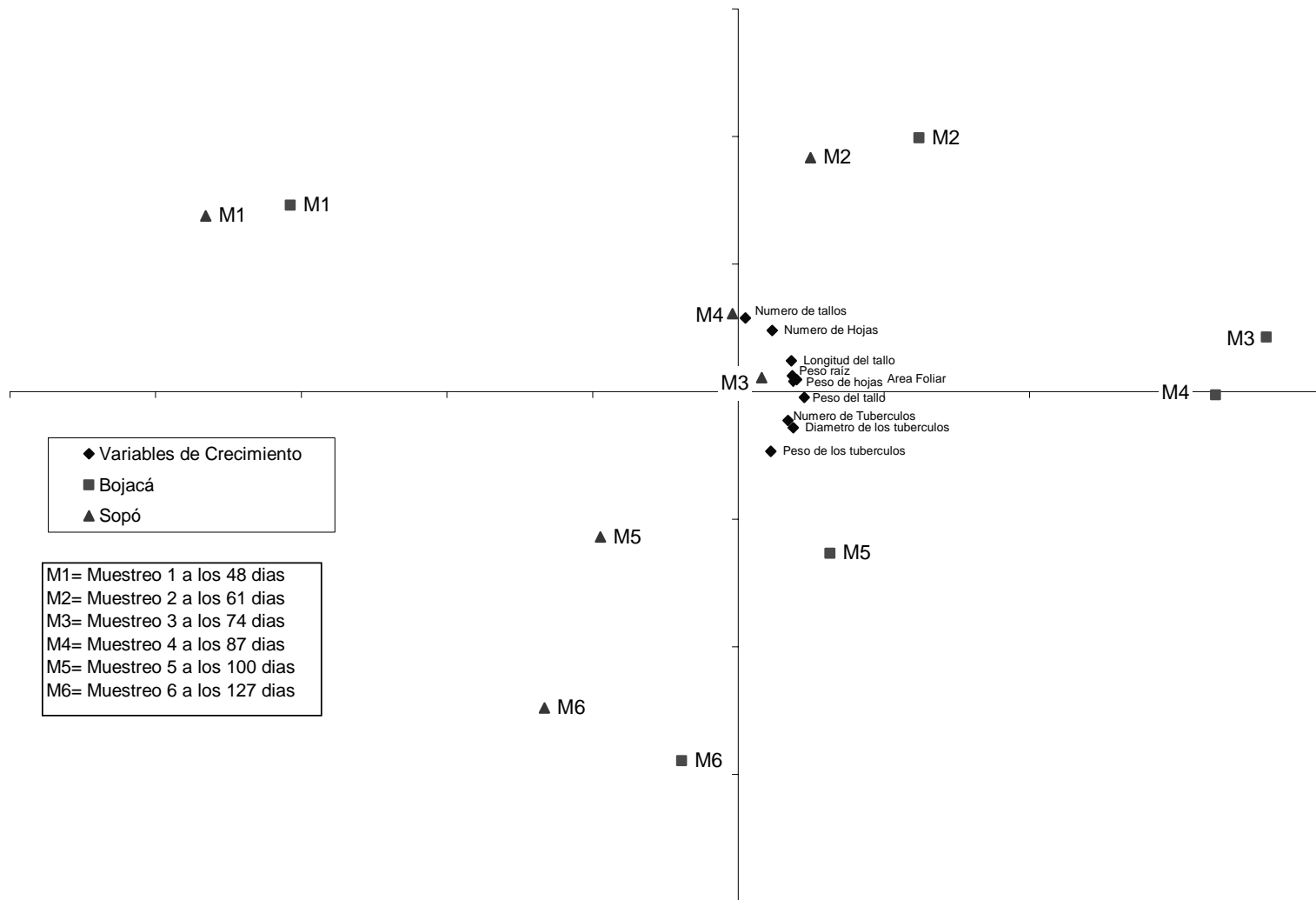


Figura 9. Análisis de Componentes Principales (PCA) entre Número de Tallos, Hojas y Tubérculos, Pesos secos de Hojas, Tallos y Raíces, Longitud de los tallos, Peso y Diámetro de los tubérculos; y los muestreos entre localidades (Bojacá y Sopó).

6.2.1 Comparación del crecimiento foliar en el tiempo (número de hojas, área foliar y peso seco de las hojas) entre las localidades de Bojacá y Sopó.

Al comparar los muestreos (tiempo) según el número de hojas promedio en Bojacá, se detectaron diferencias estadísticas (RMSANOVA 1: $F=13.38$, $N=102$, $P<0.001$). Como se observa en la **Figura 10**, el número de hojas en la localidad de Bojacá aumento en el tiempo hasta el cuarto muestreo (respectivamente: 54 ± 21 hojas, 71 ± 28 hojas, 68 ± 15 hojas, 72 ± 13 hojas), para después disminuir desde el día 100 (57 ± 17 hojas) al 127, cuando se presentó el valor promedio más bajo para esta variable (22 ± 6 hojas; LSD $P<0.001$).

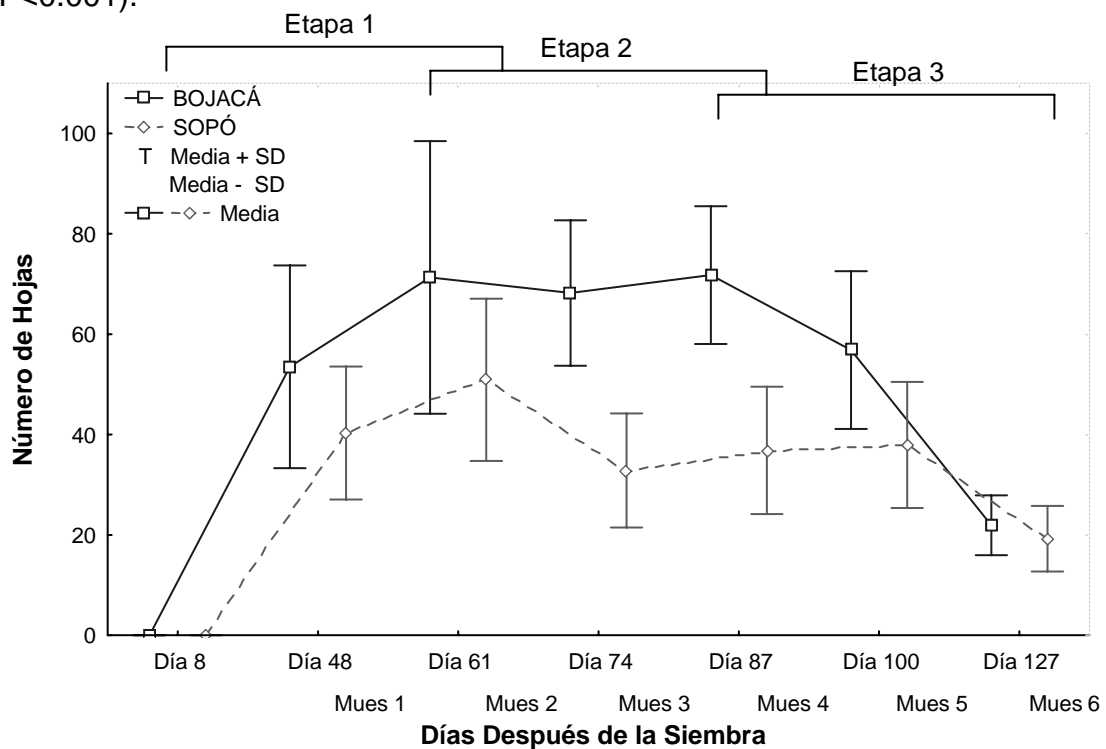


Figura 10. Número de hojas promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

El comportamiento del número de hojas promedio en Sopó, también mostró diferencias estadísticas en el tiempo (RMSANOVA 1: $F=12.97$, $N=104$, $P<0.001$). De esta forma, el número de hojas manifestó un aumento en el primer (40 ± 13 hojas) y segundo (51 ± 17 hojas) muestreo, siendo éste último el que presentó la media más alta (LSD $P<0.02$). En el tercer muestreo (33 ± 12 hojas), se evidenció una disminución para esta variable que se mantuvo en el cuarto (37 ± 13 hojas) y quinto (38 ± 13 hojas) muestreo, ya que estos tres valores fueron estadísticamente iguales (LSD $P>0,5$). El último muestreo (19 ± 7 hojas) presentó el menor número de hojas en el tiempo (LSD $P<0.001$), como se observa en la **Figura 10**.

El análisis del efecto simultáneo de la localidad (Bojacá vs. Sopó) y el muestreo (tiempo) sobre el número de hojas, mostró diferencias altamente significativas (RMSANOVA 2: $F=3.215$, $N=206$, $P=0.008$). Lo anterior significa que el comportamiento de esta variable en el tiempo fue diferente entre localidades. De esta forma, la disminución del número de hojas promedio en Sopó fue más temprana (día 74) que en Bojacá y no se evidenció recuperación (**Figura 10**).

También se observaron cambios estadísticos del área foliar en el tiempo (muestréos) para cada localidad por separado (RMSANOVA 1: Bojacá $F=16.03$, $N= 102$, $P<0.001$; Sopó $F=8.48$, $N=104$, $P<0.001$). Las diferencias en esta variable adquiere importancia debido a que el área foliar es importante para obtener una buena producción en términos de rendimiento y calidad (Lago com. per, 2006).

El área foliar promedio en Bojacá presentó un incremento progresivo en el tiempo (**Figura 11**) alcanzando sus valores más altos (LSD $P<0.03$) en los muestréos cuatro (7025.23 ± 1672.08 cm²) y cinco (7171.89 ± 777.54 cm²). En

el último muestreo ($2738.68 \pm 1260.83 \text{ cm}^2$), el área foliar disminuyó hasta alcanzar valores similares al primer muestreo (LSD $P= 0.56$).

La **Figura 11** muestra como el área foliar promedio se incrementó ligeramente en Sopó del primer al segundo muestreo, pero de éste al cuarto dicha variable se mantuvo sin presentar cambios (respectivamente: $2112.99 \pm 427.01 \text{ cm}^2$; $3411.07 \pm 349.35 \text{ cm}^2$; $3032.10 \pm 831.78 \text{ cm}^2$; $3524.86 \pm 1015.64 \text{ cm}^2$, LSD $P > 0.05$). El área foliar exhibió sus valores promedio más altos del día 100 ($5790.73 \pm 1490.01 \text{ cm}^2$) al 127 ($4721.90 \pm 735.10 \text{ cm}^2$; LSD $P < 0.01$); así que en Sopó el descenso de esta variable en el último muestreo es menor al observado en Bojacá.

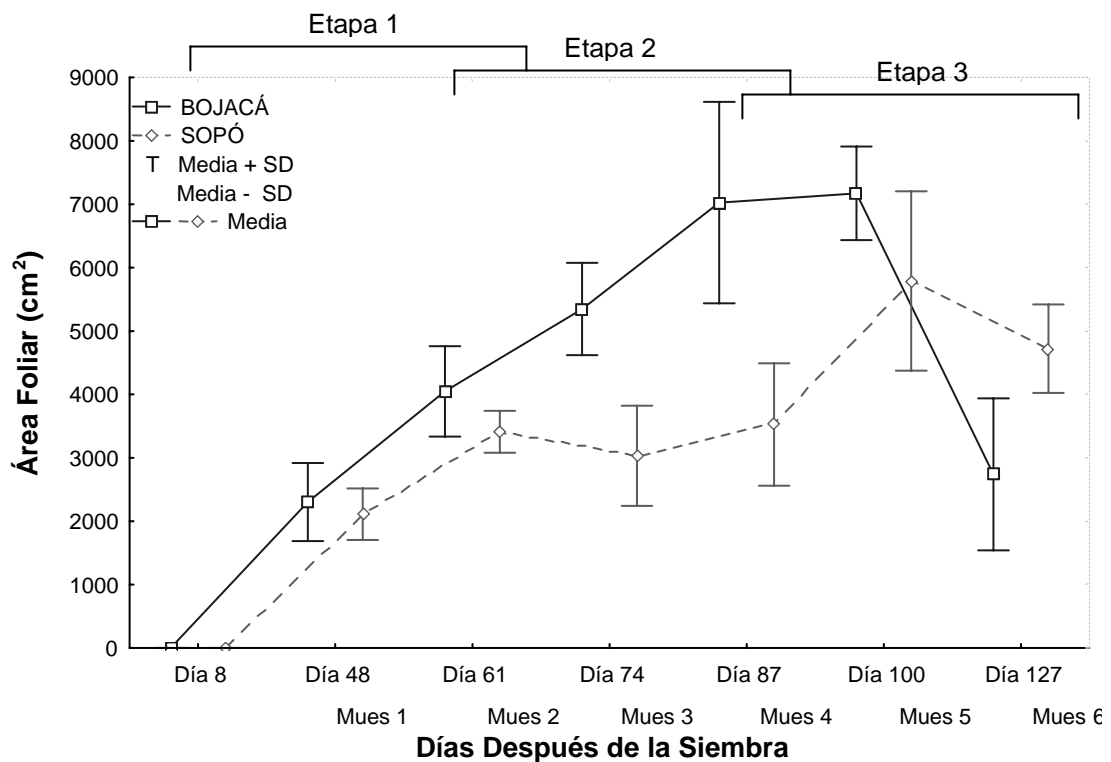


Figura 11. Área foliar promedio a través del tiempo (muestreos) entre las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

El comportamiento del área foliar en el tiempo (entre muestreos) mostró una gran heterogeneidad entre localidades (Bojacá vs. Sopó), como se comprobó con el análisis de varianza para la interacción entre factores (localidad y muestreo, RMSANOVA 2: $F=7.532$, $N=206$, $P<0.001$). En Bojacá el área foliar promedio aumento progresivamente hasta el penúltimo muestreo y disminuyó en la senescencia de la planta. Por el contrario, el área foliar promedio en Sopó se estabilizó del muestreo dos al cuatro, incrementó en el penúltimo muestreo y por último, disminuyó en la senescencia de la planta en forma menos drástica que en Bojacá.

Relacionado con el área foliar, se analizaron el IAF (Índice de Área Foliar; **Figura 12**) y la RAF (Relación de Área Foliar; **Figura 13**).

En Bojacá, el IAF mostró un aumento drástico en los primeros muestreos (Día 48 a 61; RMSANOVA 1 LSD $P<0.05$), para después disminuir y estabilizarse en forma progresiva hasta en final del cultivo (**Figura 12**). Por su parte, el IAF en Sopó presentó sus valores más altos en los primeros muestreos (Día 48 a 61; RMSANOVA 1 LSD $P<0.05$), para luego disminuir y estabilizarse del día 74 al 127 (RMSANOVA 1 LSD $P<0.05$).

De esta forma, el comportamiento del IAF en el tiempo (muestreos) entre localidades (Bojacá vs Sopó), mostró diferencias altamente significativas (RMSANOVA 2: $F=92.3$, $N=48$, $P<0.0001$); que se encuentran representadas por un IAF estadísticamente menor en Sopó durante el tercer (RMSANOVA 1 $F=17.38$, $N=8$, $P=0.0059$; Bojacá: 50.17 ± 9.58 , Sopó: 24.94 ± 12.28) y cuarto muestreo (RMSANOVA 1 $F=12.81$, $N=8$, $P=0.0117$; Bojacá: 34.17 ± 7.51 , Sopó: 18.47 ± 3.96). Por su parte, el último muestreo presentó diferencias para el IAF entre localidades (RMSANOVA 1 $F=7.39$, $N=8$, $P=0.0347$), siendo mayor en Sopó (4.10 ± 0.63) que en Bojacá (2.32 ± 1.04).

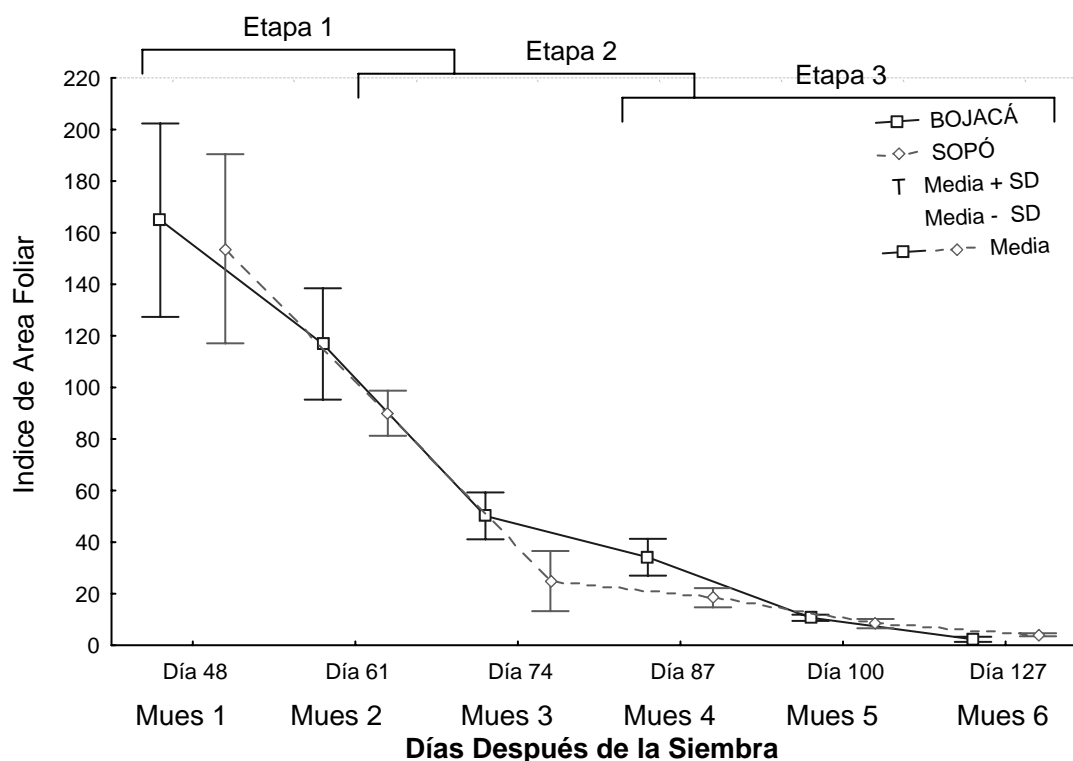


Figura 12. Índice de Área Foliar a través del tiempo (muestreos) en las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

También la RAF (**Figura 13**) mostró diferencias en el tiempo (muestreos) entre las localidades (RMSANOVA 2 $F=1.6$, $N= 48$, $P=0.0295$). La RAF presentó sus valores más altos el día 48, tanto en Bojacá (RMSANOVA 1 LSD $P<0.001$, 39.3 ± 7.5 cm^2/g), como en Sopó (RMSANOVA 1 LSD $P<0.001$, 53.9 ± 8.5 cm^2/g). De este punto, hasta el día 100, la RAF en Bojacá mostró una disminución y posterior estabilización en sus valores (RMSANOVA 1 LSD $P>0.05$).

Por su parte, la RAF en Sopó disminuyó del día 61 al 74; pero en el lapso del día 87 (26.8 ± 6.7 cm^2/g) al 100 (23.8 ± 7.6 cm^2/g) mostró un incremento, evidenciando diferencias altamente significativas (RMSANOVA 1: Día 87

F=0.95 N=8, P=0.007, Día 100 F=0.39, N=8, P=0.008) en relación con los valores observados para los mismos muestreos en Bojacá (Día 87 $21.58 \pm 16.3 \text{ cm}^2/\text{g}$, Día 100 $15.5 \pm 3.3 \text{ cm}^2/\text{g}$). La RAF en el último muestreo presentó los valores más bajos en ambas localidades, pero siendo menores en Bojacá ($4.2 \pm 0.9 \text{ cm}^2/\text{g}$) que en Sopó ($10.41 \pm 2.4 \text{ cm}^2/\text{g}$, RMSANOVA 1 F=25.53, N=8, P=0.003).

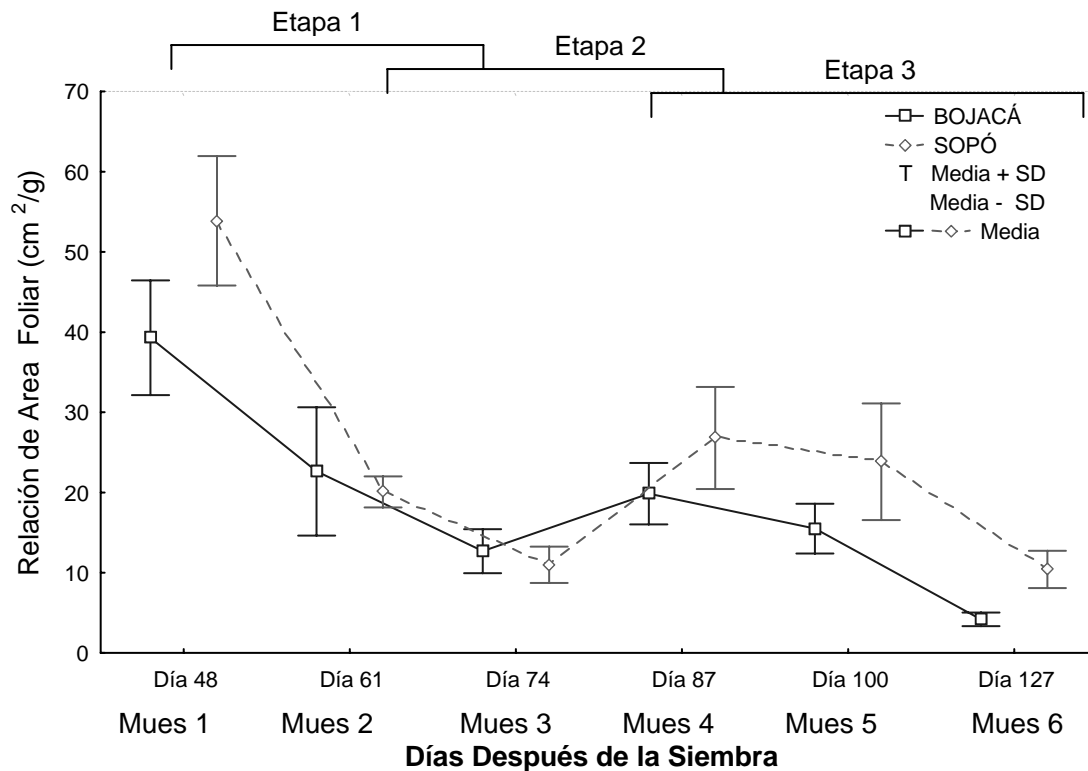


Figura 13. Relación de Área Foliar a través del tiempo (muestreos) en las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

La comparación del peso de las hojas en el tiempo (entre muestreos), mostró diferencias estadísticas en cada localidad (RMSANOVA 1: Bojacá F=26.91, N=102, P<0.001; Sopó F=49.24, N=104, P<0.001).

En Bojacá, el menor peso promedio de las hojas se observó en el primer muestreo (34.40 ± 9.19 gr; LSD $P < 0.001$), después del cual esta variable aumento progresivamente (respectivamente: 77.25 ± 28.83 gr; 72.84 ± 20.10 gr; 88.86 ± 28.64 gr; 108.22 ± 51.07 gr), para finalmente disminuir en el último muestreo (61.62 ± 27.63 gr; **Figura 14**).

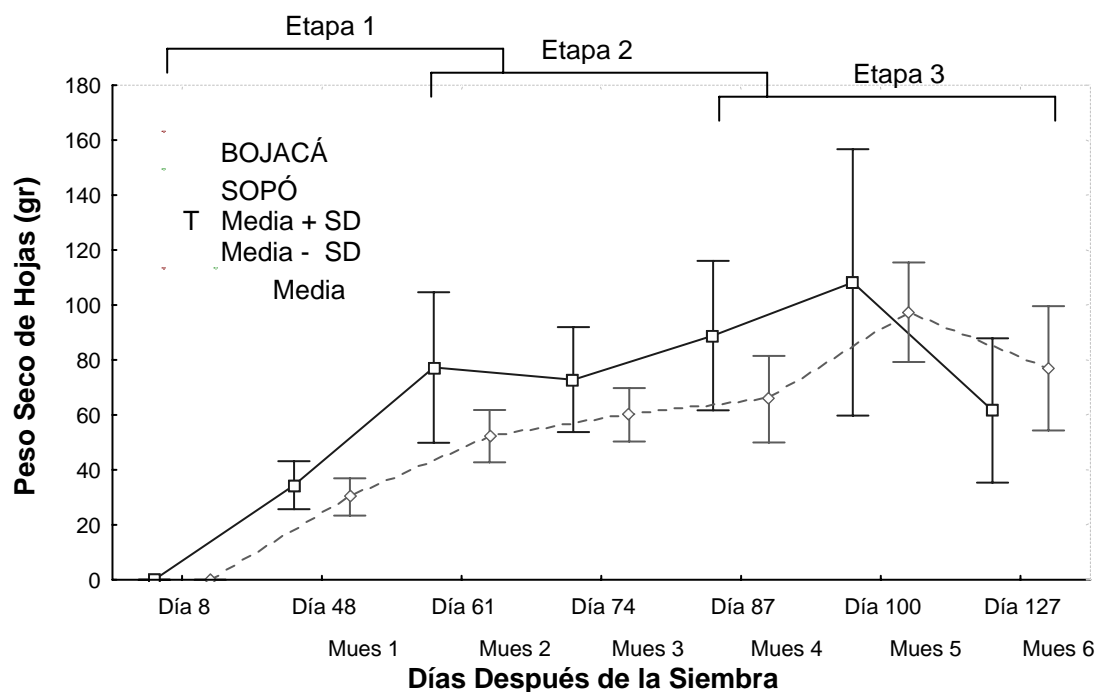


Figura 14. Peso seco promedio de las hojas a través del tiempo entre las localidades de Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

Sopó, al igual que Bojacá, mostró el menor peso promedio de las hojas en el primer muestreo (30.14 ± 7.11 gr; LSD $P < 0.001$) y el mayor valor en el quinto (97.36 ± 19.08 gr; LSD $P < 0.006$). Pero aún cuando se evidenció una tendencia de incremento para esta variable en el tiempo, del tercer al cuarto muestreo el peso promedio de las hojas no presentó cambios significativos (LSD > 0.05). También se observó una disminución en el último muestreo

(76.95±23.84 gr) que alcanzó valores similares al cuarto (65.72±16.58 gr; LSD P=0.08; **Figura 14**).

Por su parte, se encontraron diferencias altamente significativas para el comportamiento en el tiempo (muestreos) del peso seco de las hojas entre localidades (Bojacá vs. Sopó), según la interacción entre factores (RMSANOVA 2: F=3.198, N=206, P=0.008). Así, aunque el patrón para esta variable fue similar entre localidades, la pendiente de aumento temporal en Sopó hasta el día 87 es menor que en Bojacá, y su posterior aumento en el día 100 mostro el valor más alto para el cultivo (**Figura 14**).

6.2.2 Comparación del crecimiento caulinar en el tiempo (número, longitud y peso seco de los tallos) entre las localidades de Bojacá y Sopó.

Al analizar la variación del número de tallos en el tiempo (entre muestreos) para cada localidad, se presentaron diferencias significativas (Figura 15) tanto en Bojacá (RMSANOVA 1: F=3.96, N=102, P<0.003) como en Sopó (RMSANOVA 1: F=7.51, N=104, P<0.001). Así mismo, el efecto simultáneo de la ubicación del cultivo (Bojacá vs. Sopó) y el muestreo (tiempo), mostró diferencias en el comportamiento del número de tallos (RMSANOVA 2: F=1.162, N=206, P=0.0328), como se observa en la **Figura 15**.

En Bojacá, después de aumentar ligeramente en los primeros muestreos, el número de tallos no cambió drásticamente en el tiempo (respectivamente: 4.95±2.72 tallos, 5.80±2.53 tallos, 5.5±1.76 tallos, 4.28±2.35 tallos, 4.67±1.61 tallos, 2.91±1 tallos).

Por su parte, en la localidad de Sopó, el número de tallos promedio aumento en el día 48 (5.60±2.16 tallos), para mantenerse estable hasta el día 87

(respectivamente: 5.65 ± 1.23 tallos, 4.85 ± 2.01 tallos, 5.22 ± 1.70 tallos, LSD $P > 0.05$). En el día 100 después de la siembra, los tallos mostraron un aumento en número (6.67 ± 3.70 tallos, LSD $P < 0.03$; **Figura 15**).

La variación de la longitud promedio de los tallos en el tiempo (entre muestreos), se analizó para cada localidad y presentó cambios estadísticos en ambos sitios (RMSANOVA 1: Bojacá $F = 39.49$, $N = 102$, $P < 0.001$; Sopó $F = 4.51$, $N = 104$, $P < 0.001$).

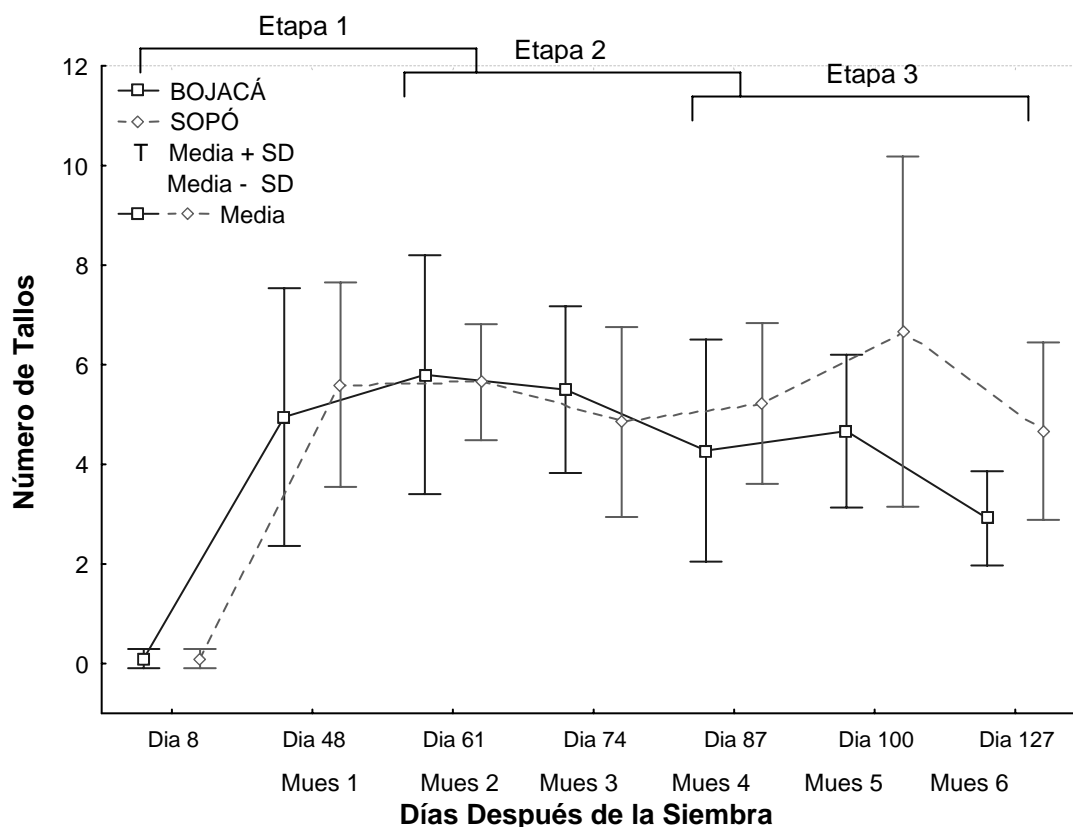


Figura 15. Número de tallos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

En Bojacá, la longitud promedio de los tallos fue más baja (LSD $P < 0.02$) en el primer (21.22 ± 4.86 cm) y segundo (34.09 ± 6.76 cm) muestreo. En los

siguientes muestreos esta variable aumento, para después mantenerse estable (LSD $P>0.65$), exceptuando un aumento en el quinto muestreo (45.95 ± 4.16 cm; LSD $P<0.03$; **Figura 16**).

Por su parte, la longitud promedio de los tallos en Sopó presentó sus valores más altos para los días 61 y 100 (LSD $P<0.02$), en tanto los demás muestreos exhibieron valores similares (LSD $P>0.94$), como se muestra en la **Figura 16**, esto indica un estancamiento para esta variable del tercer (22.82±2.84 cm) al cuarto muestreo (21.41±5.27 cm), así como una ligera recuperación de las plantas en el quinto muestreo (28.09±7.44 cm).

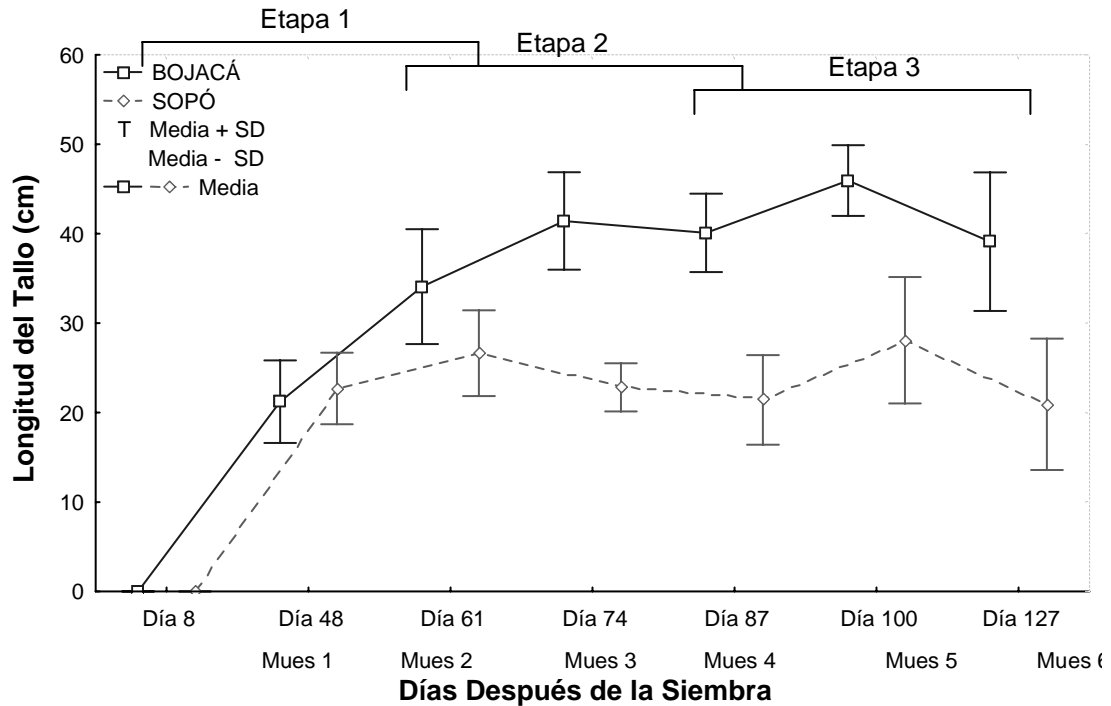


Figura 16. Longitud de tallos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

El análisis del efecto simultáneo del sitio (Bojacá vs. Sopó) y el muestreo (tiempo), presentó diferencias altamente significativas en el comportamiento

de la longitud promedio de los tallos entre localidades (RMSANOVA 2: $F=21.422$, $N=206$, $P<0.001$). De esta forma, a pesar de que en ambas localidades los tallos mostraron un patrón de elongación progresiva en el tiempo, este proceso se detuvo en Sopó del día 74 al 87, debido a la presencia de heladas en esta localidad.

El análisis de una vía comparando el peso seco de los tallos en el tiempo (entre muestreos) mostró cambios estadísticos tanto en Bojacá (RMSANOVA 1: $F=3.67$, $N=102$, $P<0.004$) como en Sopó (RMSANOVA 1: $F=132,28$, $N=104$, $P<0.001$).

En la localidad de Bojacá se observó que el peso seco de los tallos aumento progresivamente a lo largo del estudio (respectivamente: 6.21 ± 1.88 gr, 23.19 ± 11.36 gr, 34.09 ± 10.07 gr, 35.66 ± 6.43 gr, 39.66 ± 8.34 gr, 34.80 ± 6.16 gr) como se observa en la **Figura 17**.

Por su parte, el peso promedio de los tallos en Sopó (**Figura 17**) fue menor en el primer muestreo (5.22 ± 1.71 gr; LSD $P<0.001$) y aumento en el segundo (25.25 ± 5 gr). Más adelante, los muestreos tres y cuatro se agruparon (Respectivamente: 21.6 ± 2.13 gr, 21.6 ± 2.80 gr; LSD $P=0.99$), mostrando un estancamiento con respecto a los demás datos (LSD $P<0.001$). En los últimos muestreos el peso de los tallos aumento de nuevo (quinto: 30.05 ± 3.75 gr, sexto: 25.59 ± 2.22 gr; LSD $P<0.001$).

Al analizar el efecto simultáneo de la ubicación del cultivo (Bojacá vs. Sopó) y el muestreo (tiempo), se observaron diferencias en el comportamiento del peso seco de los tallos en el tiempo entre localidades (RMSANOVA 2: $F=10.762$, $N=206$, $P<0.001$). En Bojacá se observó un aumento progresivo del peso seco de los tallos, en tanto que para Sopó esta variable aumenta en

forma mucho más irregular, disminuyendo del día 74 al 87 (**Figura 17**), por efecto de las heladas en esta localidad.

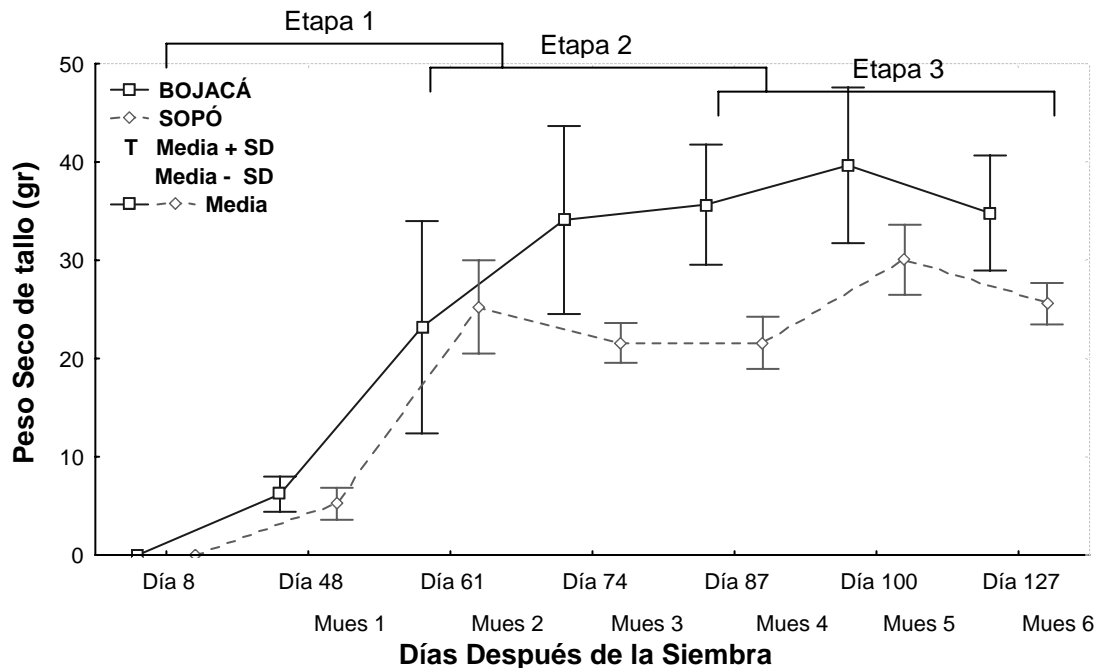


Figura 17. Peso seco promedio de los tallos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

En general para Bojacá y Sopó, las variables concernientes al crecimiento foliar aumentaron al inicio del estudio, para después disminuir en la senescencia del cultivo. Lo anterior es lógico en el desarrollo de una planta no perenne como *Solanum tuberosum* (Li, 1985; DGIEA, 1991; Buitrago, 1999; Herrera *et al.*, 2000). Otra razón para la disminución de los datos en la senescencia de las plantas fue el menor número de plantas tomadas en los últimos dos muestreos. En todo caso, los análisis de varianza de dos vías (RMSANOVA 2) de las partes aéreas de la planta (interacción sitio y

muestreo), evidenciaron diferencias altamente significativas para su comportamiento en el tiempo entre localidades.

En un principio el comportamiento de las dos localidades fue similar (antes del día 48), ya que en los primeros estadios del crecimiento, las plantas obtienen la energía para sus requerimientos metabólicos de la degradación del almidón del tubérculo-madre o tubérculo-semilla (Loberth *et al.*, 1998). En la investigación de Farré *et al.* (2001), al igual que en este estudio, la brotación y emergencia se observó alrededor de la 5 o 6 semana después de la siembra.

Por su parte, para cada localidad la tendencia del peso seco de las hojas fue similar a la observada para el área foliar; pero ambas mostraron variación en el comportamiento del número de hojas. En ambas localidades, el valor máximo del área foliar y el peso seco de las hojas se observó después del valor máximo para el número de hojas. Esto es lógico, ya que en concordancia con los primeros estadios del crecimiento, el número de hojas debe mostrar en principio un aumento rápido hasta alcanzar valores relativamente estables (curva sigmoideal). Después de esto, las hojas ya adquiridas aumentan progresivamente en tamaño incrementando el área foliar, cuyo máximo valor se presenta entonces después del observado para el número de hojas.

Es importante mencionar que al inicio de este estudio (día 48 a 61) la localidad de Bojacá mostró un mayor número de Hojas, peso seco de las hojas y longitud de los tallos que la localidad de Sopó. El área foliar promedio también fue mayor en Bojacá durante este periodo, aun cuando las diferencias para esta variable no fueron significativas entre localidades en los muestreos uno y dos.

Esto puede estar relacionado a un exceso de nitrógeno en los suelos de Bojacá, lo que provoca un mayor desarrollo inicial del follaje en comparación con Sopó (De la Casa *et. al.*, 2003, Suarez *et. al.*, 2006); aun cuando las plantas de la variedad Diacol Capiro requieren altos contenidos de nitrógeno puesto que sus tasas de absorción diaria para este nutriente son muy altas.

Entre las variables climáticas estudiadas, solo la temperatura mínima (**Figura 5**) mostró cambios significativos entre los sitios. Además, los efectos de esta variación (en forma de helada) fueron evidentes en los muestreos subsecuentes. Ni la temperatura promedio (**Figura 4**), humedad relativa (**Figura 6**) y precipitación (**Figura 7**) mostraron cambios significativos entre las áreas de estudio. Según esto, una gran parte de la variabilidad en el comportamiento temporal entre localidades se atribuye a las bajas temperaturas (heladas) que se presentaron en la localidad de Sopó durante el período de crecimiento del cultivo. Esto no descarta el efecto de otros factores como los suelos; teniendo en cuenta que el presente estudio se realizó en condiciones de producción industrial (planes de fertilización de los agricultores).

Para *Solanum tuberosum* ssp. *andigena*, el daño por heladas ocurre cuando la temperatura del aire baja alrededor de los -2 °C o más (Sukumaran & Weiser, 1972; Carrasco *et al.*, 1997). Más aún, heladas en el orden de -1°C producen daños parciales en las hojas de esta especie (Castillo & Castellui, 2001). Por esto, *Solanum tuberosum* en comparación con otras especies del mismo género, posee una baja resistencia a las heladas (Martínez *et al.*, 1996).

El crecimiento del follaje, en términos del número de hojas, alcanzó su valor máximo en la semana 10 en Sopó y de la 10 a la 14 se estabiliza en Bojacá (**Figura 10**). En forma similar, Alvarado (1986) observó dichos valores de la

semana 11 a la 13. De esta forma, en Sopó se observaron desviaciones claras del comportamiento observado para Bojacá. Tanto el número de hojas como el área foliar en Sopó (**Figuras 8 y 9**, respectivamente), presentaron una disminución en el día 74 del cultivo; esto debido a las heladas registradas unos días antes, así como un posterior estancamiento hasta el día 100. El área foliar y el peso de las hojas incrementó en el día 100 para luego disminuir en la senescencia, en forma menos drástica que en Bojacá (**Figura 11 y 12**).

Al finalizar los muestreos, Sopó presentó un área foliar y peso seco de las hojas mayor al observado para la localidad de Bojacá. Esto evidencia el retraso en el ciclo del cultivo en la localidad de Sopó, comparado con Bojacá. Al finalizar los muestreos (Día 127) en la localidad de Sopó los tubérculos aún se encontraban en el periodo de llenado, en tanto los tubérculos de las plantas en Bojacá finalizaban esta etapa. En todo caso, estas diferencias no afectan los resultados obtenidos para la producción, ya que la cosecha se realizó a los 166 días cuando los tubérculos en ambas localidades presentaban un estado de madurez adecuado para su recolección.

De esta forma, como se evidenció para el cultivo en Sopó, el efecto inmediato de las heladas se observa en la parte aérea de la planta. Se conoce que la incidencia de una helada durante el período de crecimiento conlleva a la muerte de las partes distales de las ramas, la defoliación y la deformación de hojas y tallos (Chambours, 2004). En forma similar a este estudio, Charlton & Bamberg (2002) observaron una pérdida del 20% de las hojas de las plantas de papa durante las heladas y un daño extensivo en los tallos.

La sintomatología característica del daño por congelamiento a las hojas, se observó en las plantas de Sopó, en el día 74. Así, las hojas afectadas por las

heladas presentaron una apariencia flácida, mostraron signos de clorosis a lo largo de la hoja tomando colores grisáceos, amarillos o pardos y las hojas jóvenes presentaron puntos necróticos oscuros (Pavlista, 2002).

Hasta hace poco, se han dilucidado los mecanismos por los cuales el congelamiento afecta el crecimiento y desarrollo de las plantas de papa. En primer lugar, el daño por congelamiento se explica en función de las características fisiológicas fundamentales de *Solanum tuberosum*. Estas plantas presentan una fotosíntesis tipo C3 y se caracterizan por una baja fijación de dióxido de carbono; lo cual repercute con mayor intensidad bajo condiciones de estrés como la incidencia de una helada. Mas aún, los estomas de la papa se encuentran abiertos continuamente (excepto al amanecer y en casos de marchitez), lo que les impide reducir la pérdida de agua (Fuentealba, 2001; Contreras, 2002).

Durante una helada, la humedad tiende a condensarse en la superficie de las plantas donde se forman cristales de hielo (Wisniewski *et al.*, 1997; Pearce, 2001; Wisniewski & Fuller, 2001). En el caso de formarse escarcha sobre el follaje cuando la temperatura cae por debajo del punto de congelación, los estomas abiertos permitirían más rápido el congelamiento interno de las hojas. De esta manera, estudios practicados en papa, tomate, algunos frutales y frijol, han mostrado que el congelamiento puede ocurrir primero en la superficie de las hojas y dispersarse a través de los estomas (Wisniewski *et al.*, 1997; Fuller & Wisniewski, 1998; Carter *et al.*, 1999; Workmaster *et al.*, 1999 Wisniewski & Fuller, 2001). Por otro lado, el congelamiento produce deshidratación celular, como se explicará más adelante, en cuyo caso la pérdida de agua se incrementa por la incapacidad de las hojas de regular este proceso desde un principio, con el cierre de los estomas.

En forma más específica, el daño por congelamiento se ha explicado en función de los eventos celulares y moleculares que ocurren en la planta debido a una drástica disminución en la temperatura. Los más importantes son aquellos procesos que intervienen en la producción y acumulación de azúcares translocables en la planta. Entre estos se encuentra la disrupción de las membranas y la desecación debido a la formación de cristales de hielo, lo cual conduce a una reducción del NADPH y ATP fotosintéticos (Long *et al.*, 1994; Terry *et al.*, 2000).

La formación de núcleos de hielo ocurre a temperaturas menores a 0 °C, y generalmente es heterogénea en presencia de solutos (Pearce, 2001; Chambours, 2004). Este proceso es más probable cuando la temperatura desciende rápidamente, como es el caso de las heladas (Hodson, 1973).

Los núcleos de hielo se inician en los espacios extracelulares por su baja concentración de solutos (Gusta *et al.*, 1975; Guy, 1990). Esto causa la migración de agua intracelular hacia el espacio extracelular debido a la menor concentración de solutos en el apoplasto, dando como resultado la deshidratación del protoplasma y la precipitación de solutos intracelulares (Hodson, 1973; Steponkus, 1984; Zhu & Beck, 1991; Steponkus *et al.*, 1993a). Las células pueden deshidratarse hasta cierto punto para prevenir la congelación intercelular (Levitt, 1956; Olien, 1967; Burke *et al.*, 1976); pero si la permeabilidad de la membrana es lenta, la célula se sobreenfría internamente hasta equilibrarse por congelamiento interno. Así es como la deshidratación y/o la formación de cristales de hielo es suficiente para destruir la célula (Chen *et al.*, 1995; Breton *et al.*, 2000; Pearce, 2001).

La deshidratación es la causa más común de daño celular en las heladas (Steponkus *et al.*, 1993b; Pearce, 2001). En todo caso, el daño por las heladas es probablemente producido por una interacción de factores

(Hodson, 1973). Otras teorías que explican la muerte celular incluyen: el desacople del sistema de fosforilasas que actúan en la fotosíntesis, la pérdida de la integridad estructural de tejidos y órganos (rompimiento de la célula) ocasionada con las masas de hielo (Kubler, 1983; Sakai & Larcher, 1987; Ashworth, 1990; Robayo, 1996) y embolismos en los vasos del xilema (Canny, 1997; Langan *et al.*, 1997; Utsumi *et al.*, 1998, 1999).

Por otro lado, en condiciones de heladas, las especies reactivas del oxígeno ejercen sus efectos por estrés (Tdang *et al.*, 1991; McKersie *et al.*, 1993). Esto se observa debido al daño oxidativo en las hojas de las plantas de papa, que ocasiona el rompimiento de las membranas y la denaturación de moléculas importantes (Bowler *et al.*, 1992; Martínez *et al.*, 2001; Reverberi *et al.*, 2001).

Por su parte en Sopó, el aumento temporal de la pendiente del peso seco de las hojas del día 61 al 87 es mucho menor que en Bojacá y su posterior aumento (día 100) es muy rápido (**Figura 14**), siendo esto coherente con el aumento en este mismo día para el área foliar (**Figura 11**). Según estos resultados, después de las heladas, las plantas de Sopó no recuperaron su follaje inmediatamente, y el crecimiento en número, peso y área de las hojas se retrasó en los siguientes muestreos. La rápida recuperación del área y peso foliar en el día 100, representa una respuesta de la planta para suplir la escasez de recursos translocables, perdidos en la recuperación del daño provocado por las heladas.

Ya que las plantas en Sopó presentaron un cierto grado de recuperación después de las heladas, se puede sugerir que las bajas temperaturas indujeron la activación de mecanismos para reducir el daño por congelamiento, aunque es la respuesta normal de una planta ante un estrés

(Guy, 1990; Thomashow, 1990; Thomashow, 1999; Breton *et al.*, 2000; Lago, 2006).

Estos mecanismos consisten en cambios intracelulares y extracelulares que incluyen:

- Síntesis de osmoprotectores y crioprotectores (Yancey *et al.*, 1982; McNeil *et al.*, 1999; Yancey, 1999); como azúcares y otros solutos (Guy, 1990; Griffith & Antikainen, 1996; Hare *et al.*, 1998). Los osmoprotectores aumentan la presión osmótica en el citoplasma reduciendo la deshidratación (Levitt, 1980; Ishitani *et al.*, 1998; Thomashow, 1999; Chambours, 2004) y estabilizan las proteínas y las membranas cuando los niveles de temperatura son desfavorables (Bohnert & Shen, 1999; McNeil *et al.*, 1999).
- Modificación de lípidos y su grado de insaturación en la membrana plasmática (Steponkus *et al.*, 1993b; Zhou *et al.*, 1994; Uemura & Steponkus, 1996; Nishida & Murata, 1996), lo que aumenta la crioestabilidad durante las heladas (Lynch & Steponkus, 1987; Palta *et al.*, 1993; Pearce, 1999; Xi & Browse, 2000).
- Activación de enzimas antioxidantes como las peroxidasas y las dismutasas superoxidadas (Foyer *et al.*, 1994; Leegood, 1995), involucradas en la formación de proteínas anticongelantes (AFP) como las smHSP (small heat-shock proteins) producidas en las plantas de papa (Guy *et al.*, 1998; Thomashow, 1999; Ukaji *et al.* 1999). Estas disminuyen la temperatura de congelación de los tejidos (Culter *et al.*, 1989; Hightower *et al.*, 1991; Wallis *et al.* 1997) y reducen la formación de cristales de hielo en el apoplasto (Guy, 1990; Griffith & Antikainen, 1996;

Hughes & Dunn, 1996; Pihakaski-Maunsbasch *et al.*, 1996; Griffith *et al.*, 1997; Worrall *et al.*, 1998; Yu & Griffith, 1999).

Por su parte, en ambas localidades el número de tallos aumentó en los primeros muestreos. Sin embargo, de este punto en adelante, Bojacá se mantuvo estable, en tanto Sopó mostró un aumento abrupto en el día 100. En Bojacá, la longitud y peso seco de los tallos aumentaron progresivamente hasta el día 100, cuando se registraron los promedios más altos. Entre tanto, el peso seco y la elongación de los tallos en Sopó se estancó del día 74 al 87, por efecto de la helada, pero presentaron una ligera recuperación en el día 100 (**Figura 17** y **Figura 16**, respectivamente).

El incremento en número de tallos en Sopó es debido a la generación de tallos laterales en las plantas (Día 100). Esto es común después de las heladas por el daño ocasionado sobre los meristemas apicales durante estos eventos (Lago, com. per 2006), y explica las diferencias observadas en el último muestreo entre Bojacá (menor número de tallos) y Sopó (mayor número de tallos).

Por su parte, los tallos generados por las plantas en Sopó después de las heladas no aumentaron proporcionalmente en longitud y peso, ya que las plantas detienen el crecimiento aéreo para invertir los recursos en el llenado de los tubérculos. Esto da lugar a un mayor número de tallos de menor longitud y peso en las plantas de Sopó al finalizar los muestreos, en comparación con Bojacá.

El orden, rapidez y extensión en que los órganos se ven afectados por el congelamiento, así como la intensidad del daño, aumentan con la disminución de la temperatura y están determinados por las rutas por las que se esparce el hielo dentro de la planta (Pearce & Fuller, 2001).

De esta forma, el congelamiento ocurre primero longitudinalmente (en la dirección de las venas principales) y está dado por la rápida expansión apoplástica de cristales de hielo. Después se expande a nivel horizontal en forma más lenta (a través de las venas secundarias perpendiculares), puesto que es más truncado al darse a través del xilema y no es lineal. El primer evento, por propagarse longitudinalmente, afecta diferentes partes de la hoja en tiempos diferentes. El segundo evento comienza simultáneamente en varios puntos de la hoja, avanzando de los bordes hacia el centro (Pearce, 1988; Pearce & Ashworth, 1992; Zámečník *et al.*, 1994; Chen *et al.*, 1995). Debido a la extensión del daño foliar en Sopó, es probable que ambos eventos de congelamiento hayan ocurrido, al menos en las hojas jóvenes.

En cuanto a la secuencia de órganos que se ven afectados durante una helada, Pearce & Fuller (2001) encontraron que las hojas jóvenes se congelan dos veces más rápido que las hojas adultas en simulaciones experimentales. Esto concuerda con lo observado en Sopó, donde las heladas afectaron las hojas jóvenes en su totalidad y con mayor intensidad que cualquier otra parte de la planta, seguidas por las hojas adultas. También similar a los resultados de Pearce & Fuller (2001), el daño se expandió en segundo lugar hacia los tallos; pero en este estudio las raíces no se vieron afectadas (**Figura 18**), ya que para que esto ocurra es necesaria una temperatura tan baja como para congelar el suelo.

En dicotiledóneas herbáceas como la papa, este orden de eventos también ha sido explicado en función de las altas temperaturas del nudo entre tallos y raíces, comparado con el nudo entre tallos y hojas (Fuller & Wisniewski, 1998; Pearce & Fuller, 2001).

En otros trabajos de campo, al igual que en el presente estudio (Sopó), se ha observado cómo dicha secuencia de eventos también se presenta en heladas naturales. Lo anterior también implica que las heladas tendrán un efecto más rápido y negativo si ocurren sobre plantas jóvenes (Fuller & Wisniewski, 1998; Zinoni, 2004), en comparación con una helada que ocurre al finalizar el crecimiento, cuando la mayoría de los tubérculos se han formado (Valdivia *et al.*, 1997). Por consiguiente, al ocurrir en una etapa intermedia del cultivo, las heladas en Sopó afectaron gravemente el crecimiento de las plantas y ciertos atributos de la producción que se presentan más adelante.

Los cultivos eficientes, al igual que lo observado para Bojacá y Sopó (**Figura 12**), tienden a invertir la mayor parte de su crecimiento temprano en expandir su área foliar, lo que resulta en un mejor aprovechamiento de la radiación solar. Si no se produce una defoliación y el crecimiento continúa (contrario a lo ocurrido en Sopó), se alcanza el IAF óptimo donde cada porción de hoja nueva es compensada por otra porción que muere y se presenta la máxima tasa de fotosíntesis neta. Además, el IAF óptimo no es estático para un determinado cultivo, sino que cambia de acuerdo con las variaciones ambientales (Loomis y Williams, 1969; Basinskii, 1975; Gardner *et al.*, 1985; Andrade *et al.*, 1993; Miralles, 2004), lo que se evidenció en el efecto de las heladas sobre el follaje de las plantas en Sopó.

El IAF (Índice de área foliar) es la relación que existe entre el área de hoja y el área de suelo por debajo de ellas, por lo cual se relaciona en gran medida con la arquitectura de las plantas (Hunt *et al.*, 2002). Además, algunas prácticas agronómicas utilizadas en este estudio (fertilización inicial y altas densidades de siembra), son usadas para acelerar la cobertura del suelo e incrementar la intercepción de luz (Gardner *et al.*, 1985).

El comportamiento del IAF después de las heladas en Sopó (Día 74 a 127) podría estar relacionado con la generación de nuevos tallos (**Figura 15**), afectando la arquitectura de las plantas. Debido al crecimiento de nuevos tallos y la aparición de hojas jóvenes en reemplazo de las perdidas por la helada, se evidenció un aumento en el área del suelo ocupada por las plantas, sin un crecimiento proporcional del área foliar; dando lugar a valores de IAF bajos en Sopó durante el tercer y cuarto muestreo. Una vez las hojas alcanzaron tamaños proporcionales al área ocupada por las plantas en Sopó (Muestreo 6), su relación representada por la IAF fue mayor que lo observado cerca de la cosecha en Bojacá (**Figura 12**).

Así, con la acumulación de follaje toman importancia factores de la arquitectura de las plantas como la densidad, su arreglo espacial en el terreno, la filotaxia de sus hojas y en consecuencia el sombreado de la parte basal (Willey y Health, 1969; Valladares y Brittes, 2004). El sombreado afectará la eficiencia en la absorción de luz, así como la cantidad y calidad de la materia seca acumulada (Valladares y Brittes, 2004).

En cuanto a lo observado para la RAF, podemos inferir que durante el primer muestreo (Día 48), en ambas localidades las plantas se encontraban en pleno desarrollo de su follaje, siendo este proporcionalmente mayor a la materia acumulada por las plantas (peso total). En Bojacá, la RAF empieza a disminuir en el tiempo a medida que se estabiliza la producción y crecimiento de las hojas, las plantas acumulan materia en sus diferentes órganos (Evans 1972; Poorter y Remkes 1990) e inicia el proceso de tuberización. Entretanto, Sopó presentó una desviación de este comportamiento ya que las plantas mostraron un incremento en el área foliar (**Figura 11 y 13**), relacionado con la recuperación del follaje perdido por las heladas, lo cual reduce la traslocación de materia para el crecimiento de otros órganos y resulta en un aumento de la RAF. Las consecuencias de estos eventos se

reflejan hasta el día 127 donde la RAF continua siendo mayor en las plantas de la localidad de Sopó.

En general, las plantas buscan un equilibrio funcional (Brouwer, 1962) y existe una relación lineal entre la biomasa aérea y la biomasa subterránea, pero esta tendencia se ve alterada por cambios ambientales drásticos (Porter & Nagel, 2000), como es el caso de una helada. Brouwer (1962), Alexander & Maggs (1971) y Farrar & Gunn (1998) mostraron como una pérdida significativa de biomasa aérea causa una reducción en el crecimiento, como en Sopó, durante los días 74-87, a pesar de que las plantas tienden a recuperarse (día 100 en Sopó). Lo anterior se debe a que un estrés que actúe directamente sobre la parte foliar será contrarrestado por una mayor inversión de recursos hacia esta zona, a expensas del crecimiento de otros órganos como los tubérculos (Porter & Nagel, 2000). Esta redistribución de recursos, debido al daño foliar por congelamiento, explica en gran medida todos los patrones de crecimiento y la producción en Sopó, así como las diferencias observadas con Bojacá.

6.3 Evaluación del crecimiento de la parte subterránea de la planta en diferentes localidades (Bojacá y Sopó)

6.3.1 Comparación del peso seco de las raíces en el tiempo entre Bojacá y Sopó

Al comparar el peso promedio de las raíces en el tiempo (muestreos; **Figura 18**), se detectaron diferencias estadísticas tanto en Bojacá (RMSANOVA 1: $F=19.04$, $N=102$, $P<0.001$) como en Sopó (RMSANOVA 1: $F=51.42$, $N=104$, $P<0.001$). También se encontraron diferencias altamente significativas al analizar el efecto simultáneo de la ubicación del cultivo

(Bojacá vs. Sopó) y el muestreo (tiempo, RMSANOVA 2: $F=7.110$, $N=206$, $P<0.001$).

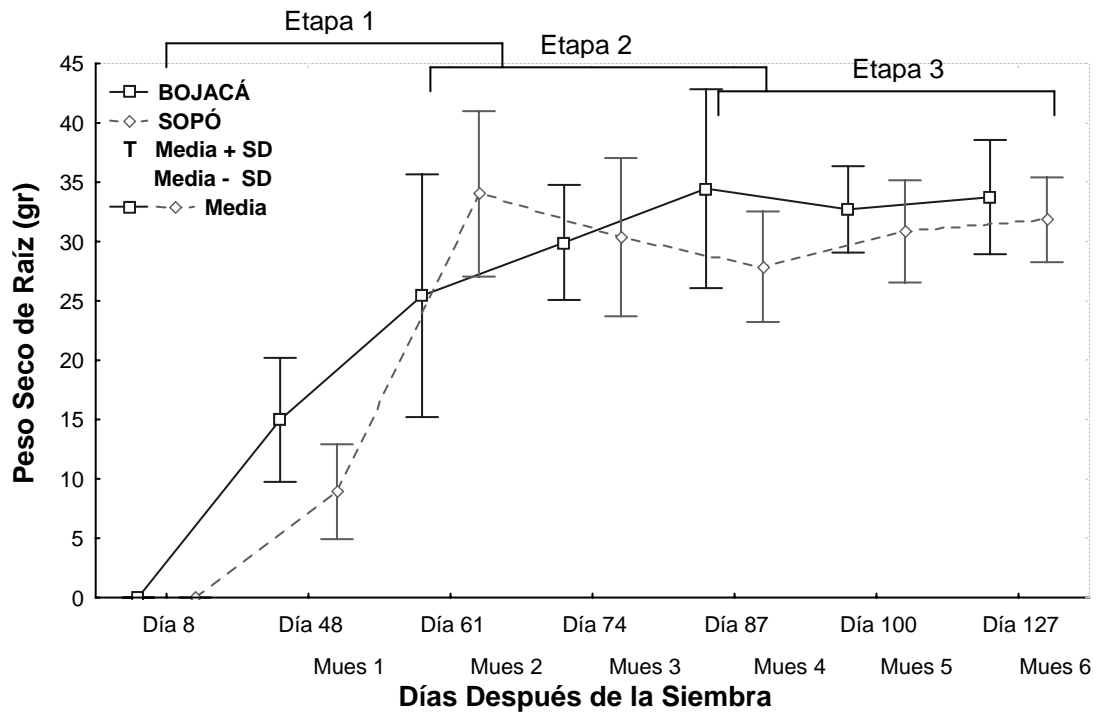


Figura 18. Peso seco promedio de las raíces a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

En Bojacá, el peso seco de las raíces aumento progresivamente hasta el día 87 (respectivamente: 14.98 ± 5.5 gr; 25.44 ± 10.77 gr, 29.92 ± 5.10 gr, 34.46 ± 8.82 gr), para después estabilizarse hasta el último muestreo en el día 127 (Muestreo 5: 32.70 ± 3.83 gr, Muestreo 6: 33.74 ± 5.07 gr). En Sopó, esta variable aumento rápidamente hasta el día 61 (Muestreo 1: 8.92 ± 4.20 gr; Muestreo 2: 34.01 ± 7.34 gr), y se estabilizo de este punto hasta el día 127 (respectivamente: 30.37 ± 7.02 gr, 27.88 ± 4.90 gr, 30.86 ± 4.53 gr, 31.84 ± 3.76 gr; **Figura 18**).

6.3.2 Comparación del crecimiento de los tubérculos en el tiempo (número, peso seco y diámetro mayor) entre las localidades de Bojacá y Sopó.

La comparación del número de tubérculos entre muestreos mostró diferencias estadísticas en cada localidad (RMSANOVA 1: Bojacá $F=10.58$, $N=102$, $P<0.001$; Sopó $F=23.17$, $N=104$, $P<0.001$). De igual forma, esta variable presentó diferencias altamente significativas para la comparación de su comportamiento entre localidades (RMSANOVA 2: $F=6.1445$, $N=206$, $P<0.001$).

De esta forma, en Bojacá los primeros dos muestreos mostraron el número de tubérculos más bajo (respectivamente: 6.50 ± 7.02 tubérculos, 12.9 ± 6.7 tubérculos; LSD $P<0.04$). Los demás muestreos se agrupan (LSD $P>0.17$), y muestran poco incremento del número de tubérculos en el tiempo (respectivamente: 19.90 ± 8.15 tubérculos, 17.78 ± 7.21 tubérculos, 21.58 ± 7.77 tubérculos, 19.33 ± 7.25 tubérculos; **Figura 19**).

Por su parte, Sopó mostró el número de tubérculos más bajo en el primer muestreo (6.55 ± 5.74 tubérculos; LSD $P<0.007$). Los siguientes muestreos (segundo, tercero y cuarto) se agrupan mostrando poco incremento del número de tubérculos del día 61 (11.50 ± 5.14 tubérculos) al 87 (10.8 ± 5.02 tubérculos). En los dos últimos muestreos se presentó un aumento para esta variable (respectivamente: 29.67 ± 10.99 tubérculos, 25.33 ± 6.07 tubérculos; LSD $P<0.001$; **Figura 19**). De esta forma, el número de tuberculos en Sopó se mantuvo estable del día 61 al 87 debido a la ocurrencia de heladas en esos días; y mostró una recuperación en el día 100 que concuerda con el incremento en el área foliar.

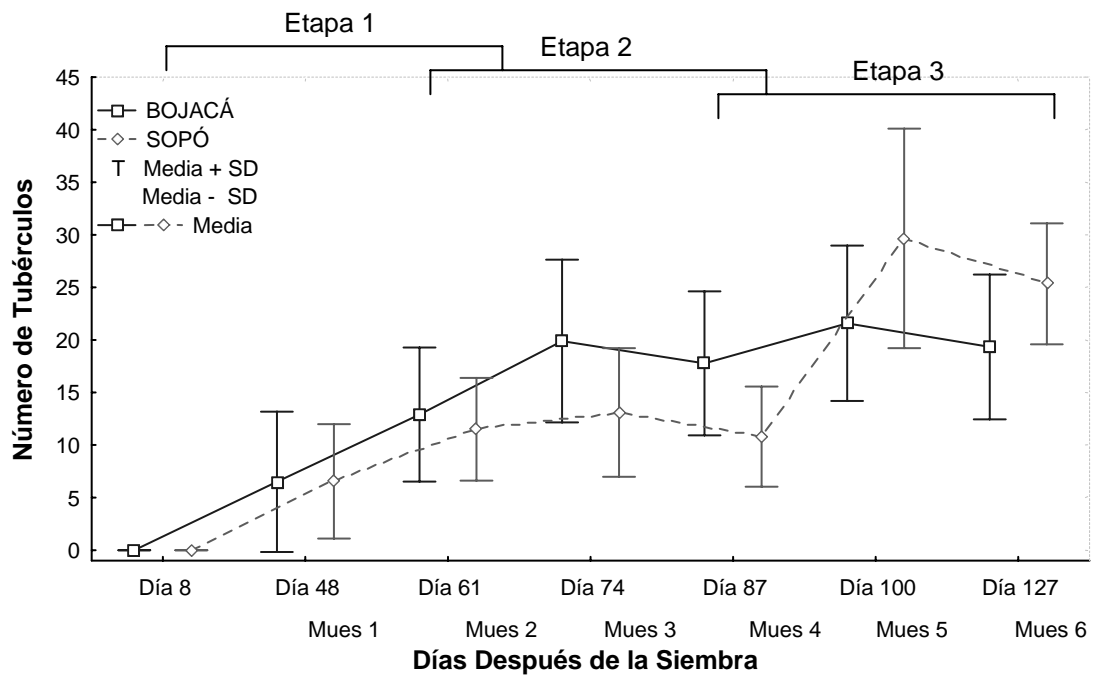


Figura 19. Número de tubérculos promedio a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

Al comparar el diámetro de los tubérculos entre muestreos (tiempo) en cada localidad, tanto Bojacá como Sopó presentaron diferencias estadísticas (RMSANOVA 1: Bojacá $F=77.53$, $N=102$, $P<0.001$; Sopó $F=56.23$, $N=104$, $P<0.001$). Así mismo, el análisis de la interacción del sitio (Bojacá vs Sopó) y el muestreo (tiempo) mostró diferencias altamente significativas en cuanto a la interacción entre factores (RMSANOVA 2: $F=13.941$, $N=206$, $P<0.001$).

En la localidad de Bojacá (**Figura 20**), el diámetro de los tubérculos aumento progresivamente hasta alcanzar su máximo en el último muestreo

(respectivamente: 1.33 ± 0.78 cm, 2.47 ± 0.89 cm, 3.4 ± 0.74 cm, 4.64 ± 0.76 cm, 5.6 ± 0.96 cm, 5.89 ± 0.81 cm; LSD $P < 0.001$).

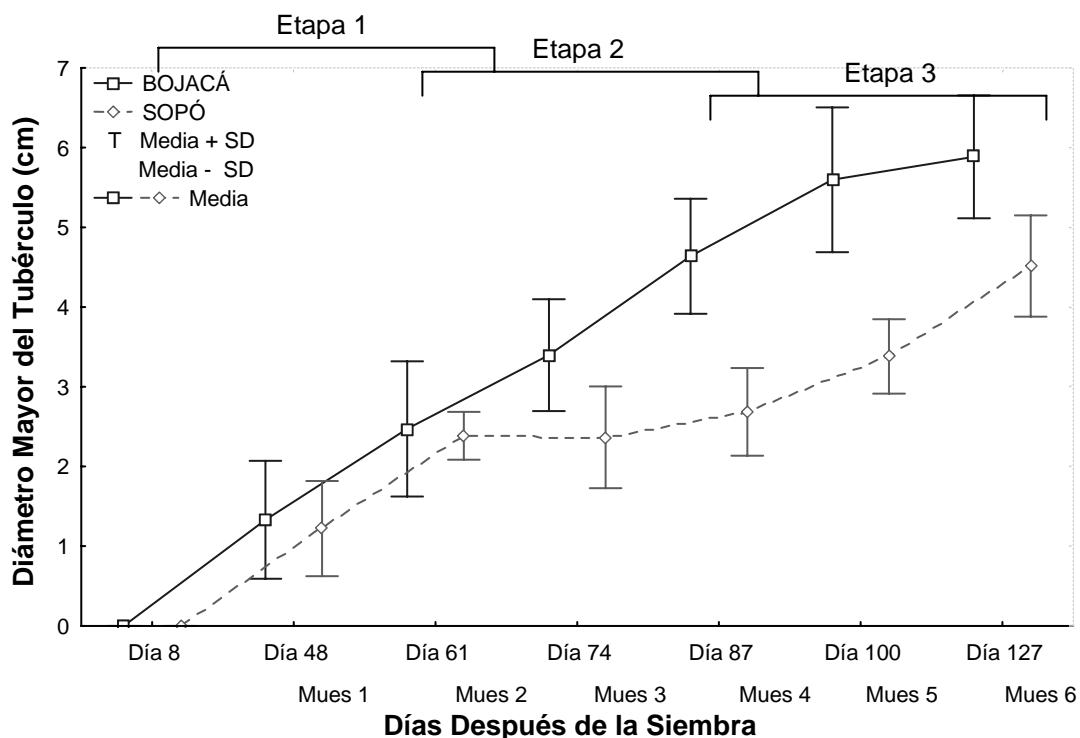


Figura 20. Diámetro mayor promedio de los tubérculos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

En Sopó, el diámetro de los tubérculos fue menor en el primer muestreo (1.22 ± 0.63 cm; LSD $P < 0.001$), y su incremento se presentó en el sexto (4.52 ± 0.67 cm; LSD $P < 0.006$). En todo caso, entre el día 61 al 87 se observó un reducido crecimiento de los tubérculos (Respectivamente: 2.39 ± 0.32 cm, 2.37 ± 0.67 cm, 2.69 ± 0.58 cm; **Figura 20**).

El análisis de una vía para la comparación del peso seco de tubérculos entre muestreos (tiempo) en cada una de las localidades, mostró diferencias

estadísticas tanto en Bojacá ($F=10.58$, $N=102$, $P<0.001$) como en Sopó ($F=23.17$, $N=104$, $P<0.001$). De igual forma, al comparar el promedio del peso seco de los tubérculos entre localidades (Bojacá vs. Sopó) y muestreos (tiempo), se encontraron diferencias altamente significativas (RMSANOVA 2: $F=11.836$, $N=206$, $P<0.001$). En las dos localidades se observó que el peso seco de los tubérculos aumento progresivamente hasta el último muestreo, pero los valores en Sopó siempre se encontraron por debajo de los de Bojacá (**Figura 21**).

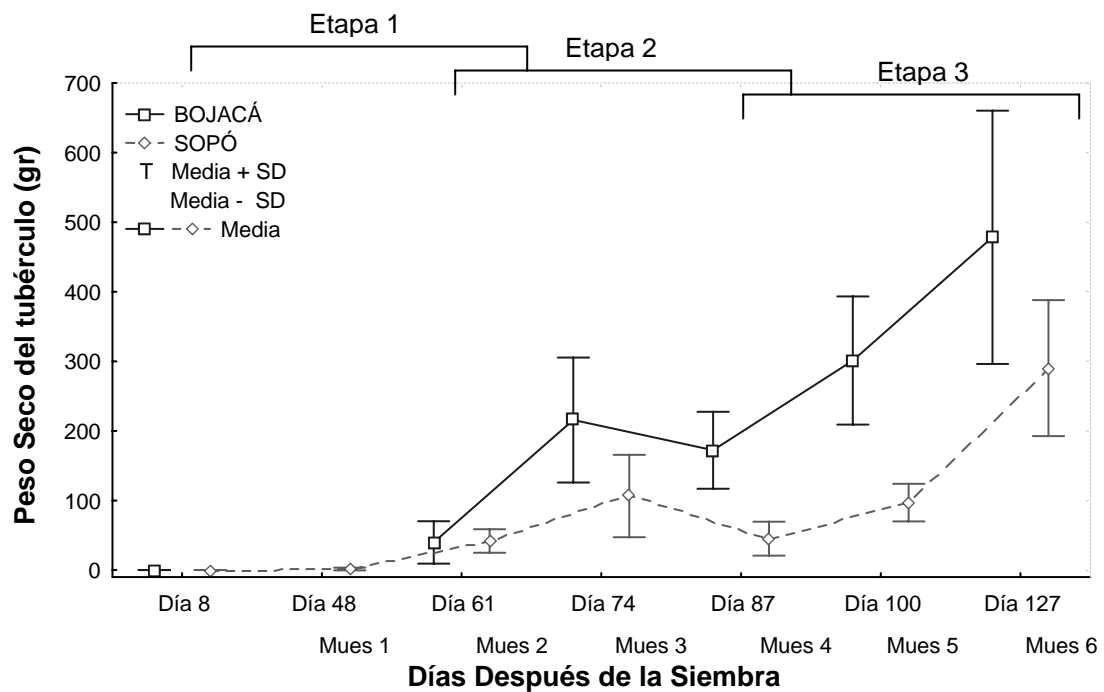


Figura 21. Peso seco promedio de los tubérculos a través del tiempo (muestreos) en Bojacá y Sopó. Los valores son calculados a partir de las mediciones obtenidas en cada muestreo para cada localidad.

En Bojacá (**Figura 21**), el peso seco de los tubérculos mostró una tendencia de aumento en el tiempo hasta el último muestreo (respectivamente:

10.85±23.24 gr, 39.95±32.08 gr, 215.78±94.6 gr, 172.23±68.28.24 gr, 301.25±96.94 gr, 478.35±191.52 gr); donde los dos primeros muestreos presentaron los valores más bajos (LSD P<0.001) y el último los más altos (LSD P<0.001).

En la **Figura 21** se observa que el peso seco de los tubérculos en Sopó también aumento progresivamente hasta el último muestreo (respectivamente: 1.66±2.09 gr, 4.92±17.86 gr, 106.58±62.34 gr, 45.28±25.67 gr, 96.98±28.40 gr, 290.34±102.84 gr). Así mismo, el menor peso se observó en el primer muestreo (LSD P<0.008) y el mayor en el último (LSD P<0.001)

6.4 Comparación de los tubérculos obtenidos en la cosecha por categorías de tamaño en cada localidad (Bojacá o Sopó) y entre localidades (Bojacá vs Sopó).

El análisis de varianza de una vía, comparando para Bojacá el promedio de tubérculos producidos por categorías, presentó diferencias altamente significativas (RMSANOVA 1: F=35.871, N=20, P<0.001). Como se observa en la **Figura 22**, la papa cero (102±27 Kg) y la papa primera (101±15 Kg) representaron la mayor parte de la cosecha con participaciones similares. A estas categorías le siguieron la papa cuarta y segunda (respectivamente: 42±13 Kg, 30±5 Kg). La papa tercera (4±2 Kg) fue la categoría con valores más bajos.

Así mismo, la comparación del promedio de tubérculos producidos por categoría en Sopó (**Figura 22**), mostró diferencias altamente significativas (RMSANOVA 1: F=125.36, N=20, P<0.001). La papa primera presentó el valor más alto en la producción (151±19 Kg), seguida por las categorías segunda, cero, tercera y cuarta (respectivamente: 56±7 Kg, 52±5 Kg, 21±6

Kg, 20 ± 3 Kg). La cuarta categoría presentó el menor porcentaje en la producción.

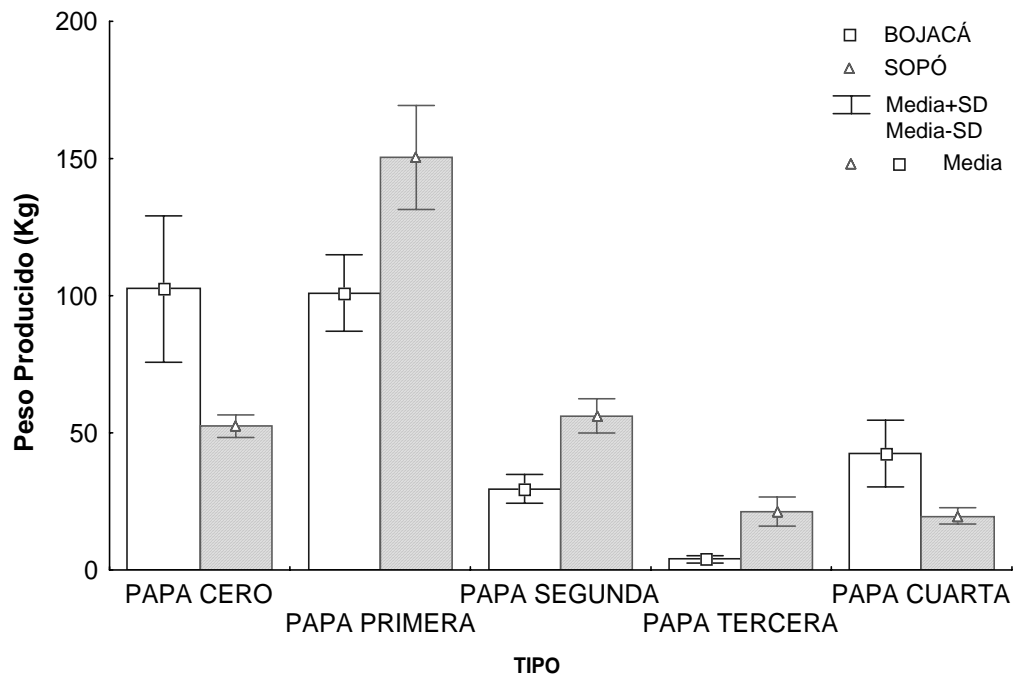


Figura 22. Comparación del promedio de producción por tamaños de papa entre las localidades de Bojacá y Sopó.

Por su parte, el análisis de varianza de dos vías, mostró que la producción para cada tamaño varió entre localidades (Bojacá vs. Sopó), de forma significativa (RMSANOVA 2: $F=20.765$, $N=40$, $P<0.001$). En la **Figura 22** se observa que los tamaños cero y cuarto presentaron la mayor producción en Bojacá (respectivamente: 102 ± 27 Kg, 42 ± 13 Kg), en tanto los tamaños primero, segundo y tercero mostraron la mayor producción en Sopó (respectivamente: 151 ± 19 Kg, 56 ± 7 Kg, 21 ± 6 Kg).

Para complementar el análisis anterior, también se comparó la producción expresada en peso a la cosecha, por tamaños y para el total de los

tubérculos cosechados en Bojacá y Sopó; obteniendo los siguientes resultados:

Se observó que la producción total de tubérculos a la cosecha fue similar entre localidades (Sopó: 300 ± 29 Kg; Bojacá: 280 ± 32 Kg; **Figura 23**).

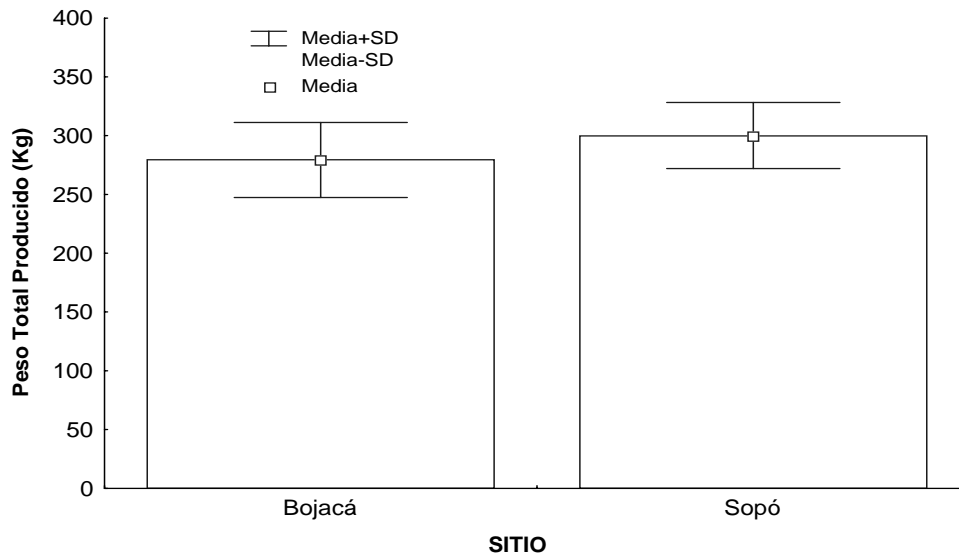


Figura 23. Comparación del promedio de producción total de papa por tamaños en las localidades de Bojacá y Sopó.

Para el promedio total del tamaño cero, se encontraron diferencias altamente significativas entre localidades en la cosecha ($T=3.703$, $N= 4$, $P=0.010$), siendo Bojacá la que presentó el promedio más elevado (Bojacá: 102 ± 27 Kg o 66%; Sopó: 52 ± 5 Kg o 34%; **Figura 22**).

Se encontraron diferencias altamente significativas entre sitios ($T=-4.199$, $N=4$, $P=0.005$), al comparar el promedio del tamaño primero en la cosecha entre Bojacá (101 ± 15 Kg o 40%) y Sopó (151 ± 19 Kg o 60%). En este análisis Sopó presentó el mayor promedio (**Figura 22**).

Los valores promedio para el tamaño segundo mostraron diferencias altamente significativas entre sitios en la cosecha ($T=-6.513$, $N=4$, $P<0.001$). En esta categoría, el promedio fue mayor en Sopó (56 ± 7 Kg o 65%) que en Bojacá (30 ± 5 Kg o 35%; **Figura 22**).

El promedio del tamaño tercero en la cosecha como se observa en la **Figura 22** fue estadísticamente diferente entre localidades ($T=-6.353$, $N=4$, $P<0.001$). De esta forma, Sopó presentó un promedio mayor (21 ± 6 Kg o 85%) que Bojacá (4 ± 2 Kg o 15%).

Para el promedio del tamaño cuarto en la cosecha, se encontraron diferencias altamente significativas entre localidades ($T=3.624$, $N=4$, $P=0.011$). En este caso Bojacá (42 ± 13 Kg o 68%) presentó el mayor promedio, en comparación con Sopó (20 ± 3 Kg o 32%; **Figura 22**).

Según Alvarado (1986), las raíces de las plantas de papa crecen en forma rápida en las primeras semanas de los cultivos, y se estabilizan antes del día 98 teniendo en cuenta las diferencias en los terrenos. De igual forma, en este estudio las raíces se desarrollaron rápidamente entre los días 48 a 61 en ambas localidades, estabilizándose del día 74 en adelante en Sopó, y del día 87 hasta la finalización del cultivo en Bojacá.

La textura de los suelos en Sopó (franco limosos, **Anexo Ca**) permite una mayor penetración del sistema radicular. Además, su menor capacidad de campo genera el rápido incremento en el peso seco de las raíces observado en esta localidad en los primeros muestreos, para permitir una mejor captación del agua en el sustrato. Por su parte, la retención del agua en los suelos franco arcillosos de Bojacá (**Anexo Cb**), genera un menor desarrollo radicular en los primeros muestreos (Día 48 a 61) en comparación con Sopó.

Para el peso seco de la raíz también se observan diferencias entre localidades después de las heladas. En Bojacá esta variable aumentó progresivamente hasta el día 87, después de lo cual se estabilizó para dar lugar a la tuberización. Por su parte, en Sopó el peso seco de la raíz aumentó rápidamente hasta el día 61, después de lo cual se estabilizó antes de lo observado para la localidad de Bojacá (**Figura 18**).

La comparación entre localidades indica que, a causa de las heladas, las plantas en Sopó detuvieron la inversión de asimilados en el sistema radicular en favor de la recuperación foliar; ocasionando una estabilización temprana en el crecimiento de este órgano. Por su parte, la estabilización del crecimiento de las raíces en Bojacá se observó al inicio de la tuberización, lo que concuerda con lo observado en otras investigaciones (ICA, 1997; SINAIPA, 2002).

Por su parte, el comportamiento de cada una de las partes subterráneas de la planta en el tiempo fue diferente entre localidades (RMSANOVA 2). En Bojacá, el peso seco de las raíces (**Figura 18**), el número de tubérculos (**Figura 19**), el diámetro de los tubérculos (**Figura 20**) y el peso seco de los tubérculos (**Figura 21**) siguieron la misma tendencia de aumento progresivo en el tiempo. Así, la formación de los tubérculos inicia entre las semanas 8 y 13, el engrosamiento y la diferenciación entre la 13 y 16, y el llenado final a partir de la 16 (Alvarado, 1986); lo cual concuerda con lo observado en Bojacá según el número, diámetro y peso de los tubérculos.

Por el contrario, aunque el diámetro y número de los tubérculos en Sopó también aumentaron en el tiempo, se observó un retraso del día 61 al 87. Esto se debe al daño parcial o total del follaje ocasionado por las heladas durante el período de crecimiento; reduciendo la fotosíntesis, lo que a su vez disminuye seriamente la producción del cultivo (Booy, 1961; Sukumara &

Weiser, 1972; Varapetian & Jackson, 1997; Hijmans, 1998; Chambours, 2004).

El tamaño de los tubérculos depende de la longitud del período vegetativo y de las condiciones ambientales. La continuidad del período vegetativo y el crecimiento de los órganos de la planta se ven alterados por las heladas (Luján, 1994; Contreras, 2002), con lo que el tamaño de los tubérculos en la cosecha será menor que en la ausencia de congelamiento, como se observó en este estudio, para la comparación entre Sopó y Bojacá.

Además, se ha encontrado una relación entre el número de tallos y tubérculos, que se encuentra directamente representada por los resultados del presente estudio (Peña, 1999). Cuando la densidad de tallos es baja, el número de tubérculos por unidad de área es menor en la cosecha (Bojacá). Lo contrario ocurre cuando el número de tallos es mayor (Sopó).

Adicionalmente, el número de tubérculos en Sopó se mantuvo por debajo de los valores de Bojacá, hasta el día 100, cuando mostró una rápida recuperación superando en gran medida la cantidad de tubérculos para Bojacá al final del estudio. Se sabe que el área foliar de la planta durante la tuberización debe encontrarse en su punto máximo de desarrollo, como se observó en este estudio, para las dos localidades (**Figura 11**). Esto mantiene una alta tasa de fijación de carbono; puesto que la tasa de crecimiento de los tubérculos depende principalmente de la fotosíntesis neta durante la tuberización y no de los productos fotosintéticos previamente acumulados en el follaje (Moorby & Milthorpe, 1983; Peña, 1999; Timlin *et al.*, 2005). De esta forma, la recuperación del área foliar después de las heladas en Sopó, se tradujo en la formación tardía de un gran número de tubérculos, lo cual es normal en variedades de crecimiento indeterminado (Lago com. per, 2006).

Además, el diámetro mayor de los tubérculos en Sopó se mantuvo por debajo de Bojacá a lo largo del estudio, pero esto se acentuó del día 74 en adelante. La reducción en los niveles de carbohidratos producidos por la fotosíntesis (sacarosa y almidón), debido al daño foliar ocasionado por la helada, dio como resultado un aumento en el número de tubérculos pero una disminución en el tamaño de cada tubérculo, indicando el cambio entre la competencia de las demandas (Müller-Röber *et al.*, 1992; Fernie & Willmitzer, 2001).

De todos los fotoasimilados, la sacarosa es el más importante para el proceso de tuberización y llenado de los tubérculos (Fernie & Willmitzer, 2001). Este carbohidrato se transporta hacia el tubérculo por vías simplásticas (estolones) y apoplásticas (tubérculos; Viola *et al.*, 2001). De esta forma, la sacarosa sintetasa es crucial para el llenado del tubérculo; como fue observado por Zrenner *et al.* (1995), una reducción en la sacarosa sintetasa dió como resultado un menor número de tubérculos y menor peso seco. Por el contrario, al incrementar la movilidad de la sacarosa (translocación) el número de tubérculos es menor; pero se observa un aumento en su tamaño (Sonnewald *et al.*, 1997) como ocurrió en Bojacá.

Otra proteína de transporte con fuertes repercusiones en el desarrollo del tubérculo es el traslocador ATP/ADP (proteína localizada en la membrana interna de los plastidios); al reducir su actividad en plantas transgénicas se disminuye el número de tubérculos y su contenido de almidón (Tjaden *et al.*, 1998). Además, algunos de los estímulos inductores de la tuberización provienen de las hojas (Gregory, 1956; Peña, 1999; Alisdair & Fernie, 2001; Fernie & Willmitzer, 2001). Estos inductores son de naturaleza fitohormonal e incluyen el ácido jasmónico, el ácido tuberónico (Koda *et al.*, 1991) y el ácido abscísico (Jackson, 1999; Xu *et al.*, 1998b; Fernie & Willmitzer, 2001). Es factible que la pérdida de follaje producida por las heladas en Sopó, afecta

los mecanismos de señalización química de las hojas, lo que a su vez incide en la formación de tubérculos hasta la recuperación del área foliar en el día 100, cuando también se observa un incremento en el número de tubérculos. Esto también se puede relacionar con la disminución de azúcares fotosintéticos translocables por las heladas.

Además, los tubérculos en su etapa de llenado requieren temperaturas mayores a 12°C; ya que a temperaturas muy bajas los carbohidratos formados por la fotosíntesis serán consumidos por la respiración (Contreras, 2002), como pudo ocurrir en Sopó, en los días siguientes a la helada.

Por todo lo anterior, el tamaño cero y primero (los tubérculos de mayor tamaño) representaron la mayor parte de la cosecha en Bojacá, en tanto que en Sopó los tamaños primero y la suma del segundo y el tercero (tubérculos pequeños) presentaron el mayor porcentaje en la cosecha (**Figuras 20**). Consecuentemente, al comparar los tamaños entre localidades, la papa cero en Bojacá mostró el doble del peso observado en Sopó; mientras que en los tamaños primero, segundo y tercero (de menor tamaño que el cero) representaron el doble o más en la cosecha que los valores observados en Bojacá (**Figura 22**). La compensación entre los menores tamaños en Sopó y los tamaños mayores en Bojacá, da lugar a una producción total en kg similar entre localidades (**Figura 23**).

De esta manera, para *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* variedad Diacol Capiro (R12), cualquier interrupción en el desarrollo foliar incide directamente en el proceso de tuberización y llenado de los tubérculos, como es el caso del daño ocasionado por las heladas que se presentaron en los estadios intermedios del crecimiento en Sopó.

Los análisis de suelos de las localidades (Bojacá y Sopó) en cuanto a las propiedades químicas (**Anexo Ca** y **Anexo Cb**) se utilizaron desde el punto de vista de la fertilidad, para diagnosticar y proponer soluciones, directas en la disponibilidad de nutrientes, toxicidad de iones, conversión a formas disponibles de elementos adicionados en los fertilizantes, necesidades de cal en los suelos ácidos y de yeso en los sódicos, para homogenizar en la medida de lo posible los suelos en cuanto a los requerimientos básicos del cultivo (Scholes *et al.*, 1994; Avila *et al.*, 2000). En las propiedades físicas (**Anexo Cc** y **Anexo Cd**) encontramos que los suelos de Bojacá y Sopó tienen una distribución granulométrica equilibrada lo cual se presta para un buen desempeño agrícola, puesto que corresponden a suelos francos (arcilla entre 7-27% y limo entre 28-50%; Avila *et al.*, 2000) los cuales presentan una tendencia uniforme a retener agua, a la vez que permiten la difusión de gases, con lo cual las funciones fisiológicas de la planta no sufren limitaciones (Montenegro & Malagón, 1990).

7. CONCLUSIONES

- La temperatura mínima presentó diferencias significativas entre localidades debido a la ocurrencia de heladas en Sopó (temperaturas por debajo de los 0 °C). Las heladas afectan el crecimiento, desarrollo y producción de las plantas de Diacol Capiro (R12), ocasionando diferencias entre las localidades de Bojacá y Sopó.
- El área foliar, la longitud y el peso seco de los tallos de *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* variedad Diacol Capiro (R12) se recuperaron de la helada después de 26 días.
- Cuanto mayor sea la diferenciación de tallos y hojas en la planta durante la etapa 1, mayor será la cantidad de biomasa aérea al final de la etapa 2. Consecuentemente, mayor va a ser la cantidad de radiación interceptada en la etapa 3, y por lo tanto mayor el rendimiento potencial del cultivo. Esto se traduce en que el área foliar debe estar en su valor máximo en el momento de llenado de los tubérculos, para obtener mayor productividad.
- Para *Solanum tuberosum* ssp. *andigena* variedad Diacol Capiro (R12), cualquier interrupción en el desarrollo foliar incide directamente en el proceso de tuberización y llenado de los tubérculos; ya que las heladas incrementaron la producción de tubérculos en número, pero disminuyeron su tamaño.

8. RECOMENDACIONES

- Estudiar el crecimiento, desarrollo y producción de la planta de papa *Solanum tuberosum ssp. andigena* variedad Diacol Capiro (R12), bajo condiciones ambientales similares de temperaturas (heladas) en otras zonas de producción de papa en Colombia y en varios periodos de cultivo.
- Replicar el presente estudio en la localidad de Sopó en épocas de baja incidencia de heladas.
- Analizar el efecto de las heladas en la calidad industrial de la papa *Solanum tuberosum ssp. andigena* variedad Diacol Capiro (R12) para el procesamiento industrial.

9. BIBLIOGRAFIA

- Adams MW. 1982. Plant development and crop productivity. In: Handbook of agricultural productivity. Rechcigl M (ed.). CRC Press 1: 151-183.
- Alexander D. M. & D. H. Maggs. 1971. Growth responses of sweet orange seedlings to shoot and root pruning. *Annals of Botany*. 35:109-115.
- Al Soboh G., R. Sully & H. Hopkins. 2000. Mecanismos para incrementar el número de tubérculos. *Boletín de la papa*. 3: 1-4.
- Alisdair R, Fernie, Willmitzer L. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiology*. 127: 1459-1465.
- Alvarado L. 1980. Ciclo de vida del cultivo de papa. Primera Parte. Documento de trabajo programa tuberosas. Centro Regional de Investigación. Instituto Colombiano de Agropecuario (ICA). Pasto, Colombia. p. 1-10.
- Alvarado L. 1986. Memorias del curso sobre control integrado de plagas de papa. Instituto Colombiano Agropecuario (ICA). Valencia L (Ed). p. 163-175.
- Alvarado L. 1988. Fisiología del tubérculo semilla. Quinto curso de actualización de conocimientos en el cultivo de papa. Sociedad de Ingenieros Agrónomos de Boyacá (SIABOY). Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). Bogota D.C., Colombia. p. 1-7.

- Andrade, F., Uhart, S.A. y Frugone, M.I. 1993. Intercepted radiation at flowering and kernel number in maize: shade vs. plant density effects. *Crop Science*, 33:482-485.
- Ascencio & J. Fargas. 1973. Análisis de crecimiento del fríjol. (*Phaseolus vulgaris* L.) var. Turrialba 4. Cultivado en solución nutritiva. *Turrialba*. 4: 420-428.
- Ashworth E.N. 1990. The formation and distribution of ice within forsythia flower buds. *Plant Physiology*. 92: 718-725.
- Ávila E., J. Arévalo., J. Briceño., D. Cárdenas., C. Castro., M. Castro., P. Serrato., S. Boton., D. Diazgranados., J. Fernández., J. Gallardo., E. Garzón., L. Jiménez., D. Mendivelso., A. Panzón., C. Pulido., R. Ramírez., R. Rodríguez., P. Rubio., R. Siachoque., L. Useche., M. Velandia., G. Salazar., F. Sánchez., S. Gutiérrez., N. Aragón., D. Correa., A. Galeano., M. Marulanda., E. Niño., J. Puello., F. Quiroga., W. Vargas., N. Ordóñez & H. Muriel. 2000. Estudio general de suelos y zonificación de tierras del departamento de Cundinamarca. Instituto Geográfico Agustín Codazzi, Subdirección de Agrología. Colombia. Vol. 1. p. 615.
- Baigorria G.A. & W. T. Bowen. 2000. A process-based model for spatial interpolation of extreme temperatures and solar radiation. International Potato Center (CIP). Lima. Peru. p. 1-9.
- Ballesteros P.E. 1997. Análisis del crecimiento en el fríjol común (*Phaseolus vulgaris* L). Colegio de Posgrados. Montecillo. México. p. 71.

- Basinskii, J.J. 1975. Nitrogen supply, N uptake and cotton yield. Cotton Grow. Rev.52:1-10.
- Bernal F.J.V. 1997. Clima y zonas bioclimáticas. Multi media. Contra Clave. p. 1-37.
- Beukeman H.P & D.E. van der Zaag. 1979. Potato improvement. Some factors and facts. Internacional Agricultural Center. Wageningen. Holanda. p. 224.
- Beukeman H.P. & D.E. van der Zaag. 1990. Introduction to the Potato Production. Wageningen: Pudoc.III.
- Brouwer R. 1962. Distribution of dry matter in the plant. Netherlands Journal of Agricultural Sciences. 10:399-408.
- Bohner H.J & Shen B. 1999. Transformation and compatible solutes. Sc Hort. 78: 237-260.
- Booy A. H. 1961. Verband tussen nachtvorstschade aan aardappelen en bodemgesteldheid op drentse dalgrond. Landbouwvoorlichting. p. 10-18.
- Breton G., Danyluk J., Ouellet F & Sarhan F. 2000. Biotechnological applications of freezing associated proteins. Biotechnology Annual Review. M.R. El-Gewely editor. p. 57-100.
- Bowler C., M. Van Montagu. & D. Inze. 1992. Superoxide dismutase and stress tolerance. An Rev. Plant Physiol. Plant. Mol. Biol. 43:83-116.
- Buitrago G.C. 1999. Evaluación fotosintética de genotipos de papa *Solanum tuberosum* tolerantes y no tolerantes a las bajas

temperaturas. Tesis MSc. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.

- Burke MJ., L.V. Gusta., H.A. Quamme., C.J. Weiser & P.H. Li. 1976. Freezing and injury in plants. *Annu Rev. Plant Physiol.* 27: 507-528.
- Burton W. 1966. Origen and spread of the potato. In: Veenman H & N.V Zonen. *The potato*. Wageningen. Holland. p.382.
- Canny MJ. 1975. *Phloem translocation*. Cambridge University Press. London. 301 p.
- Canny M.J. 1997. Vessel contents during transpiration. Embolisms and refilling. *American Journal of Botany.* 84: 1223-1230.
- Carter J., R. Brennan & M. Wisniewski. 1999. Low temperature tolerance of blackcurrant flowers. *Hortsci.* 34: 855-859.
- Carrasco E. 1993. Estudio de la herencia de la tolerancia a heladas en clones nativos de *Solanum andigena* de Bolivia. M.Sc. Tesis, Universidad Nacional Agraria, Lima Perú. p. 119.
- Carrasco E., A. Devaux., García & R. Estrella. 1997. Frost tolerant potato varieties for the Andean Higlands. In: Centro Internacional de la Papa (CIP). Program Report 1995-1996. Lima. Perú. p. 227-232.
- Carrera E., J. Bou., J.L. García-Martínez & S. Prad. 2000. Changes in GA 20-oxidase gene expression strongly affect item length, tuber induction and tuber yield of potato plants. *Plant J.* 22: 247-256.
- Castillo F. E. & F.S. Castellui. 2001. *Agrometeorología*. 2da Edición. España. p 143-239, 317-329, 343-344, 423-487.

- Chambours M-A. 2004. Frost related dieback of Swedish and Estonian Salix plantations due to pathogenic and ice nucleation active bacteria. Licenciatavhandling. Swedish University of Agricultural Sciences. Plant Pathology and Biocontrol Unit. Uppsala.
- Charlton B.A. & J. Bamberg. 2002. Evaluation of frost-hardy potato germplasm in the absence of frost protection measures. Klamath Experiment Station. Annual Report. P. 25-29.
- Chen T.H.H., M.J. Burke & L.V. Gusta. 1995. Freezing tolerance in plants: an overview. In: Lee R.E., G.J. Warren & L.V. Gusta. (Eds). Biological Ice Nucleation and its Applications. St Paul. Minnesota. APS Press. p. 115-136.
- Claassens M.M.J & D. Vreugdenhil. 2000. Is dormancy breaking of potato tubers the reverse of tuber initiation?. Potato Res. 43: 347-369.
- Contreras A.M. 2002. Ecofisiología del rendimiento de la planta de papa. Boletín de la Papa. 4: 1-6.
- Cornelissen J.H.C., S. Lavorel., E. Garnier., S. Díaz., N. Buchmann., D.E. Gurvich., P.B. Reich., H. ter Steege., H.D. Morgan., M.G.A. van der Heijden., J.G. Pausas & H. Poorter. 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. Australian Journal of Botany. 51: 335-380.
- Cortes J. 1988. Análisis del Crecimiento y de la Absorción de nutrimentos en dos Cultivares de Papa (*Solanum tuberosum*) en la Zona Norte de Cartago. Tesis Ing. Agrónomo. Facultad de Agronomía. Universidad de Costa Rica. San José. Costa Rica.

- Cotes J. 1998. Análisis funcional de crecimiento para cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum*). Establecimiento de algunas relaciones fuente-demanda. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia.
- Cutler A.J., M. Saleem., E. Kendall., L.V. Gusta., F. Georges & G.L. Fletcher. 1989. Winter flounder antifreeze protein improves the cold hardiness of plant tissues. J Plant Physiol. 135: 351-354.
- De la Casa A, Ovando G, Rodríguez A, Bressanini L y Buffa E. Evaluación Espacial del Nitrógeno Disponible del Suelo en un Cultivo de Papa cv. Spunta en Córdoba, Argentina. Agricultura Técnica (Chile) 63:311-318 (Julio-Septiembre 2003).
- Del Valle A., P. Porras & S. Navia. 2002. Manejo agronómico, fitosanitario y ambiental del cultivo de papa. Manual de capacitación. Primera Edición. Convenio FONADE, SENA, SAC y FEDEPAPA. Bogotá, Colombia. p. 9-19.
- DGIEA (Dirección General de Investigación y Extensión Agrícola). 1991. Técnicos sobre cuarenta y cinco cultivos agrícolas de Costa Rica. Ministerio de Agricultura y Ganadería. San José, Costa Rica. P. 285-305.
- Dwelle RB, Love SL. 2003. Guide to comercial potato production on the canadian prairies. Western Potato Council.
- Espinal, C. y Martínez, Héctor. 2003. La cadena de papa en cundinamarca frente a las negociaciones comerciales hemisféricas. Corporación Latinoamericana, Misión Rural, Gobernación de Cundinamarca. Dirección de Planeación. Bogotá, septiembre.

Implicaciones y retos inmediatos. Centro Internacional de la Papa. CIP.

- Estrada N. 1987. Breeding frost resistant potatoes for the tropical highlands. In: Li P & A. Sakai. (Eds). Plant cold hardiness and freezing stress. Academic Press. p. 333-341.
- Estrada N. 1996. Importancia económica y nutricional de la papa y sus recursos genéticos. Revista papa. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). 14: 16-25.
- Evans, G. C. 1972. The quantitative analysis of plant growth. Blackwell Scientific Publications. Oxford, Reino Unido.
- Ewing E.E & P.C. Struik. 1992. Tuber formation in potato: induction, initiation and growth. Horticult Rev. 14: 89-197.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 1978-1981. Report on the Agro-ecological zones project. World soils resources report 48. Vol: 1-4.
- Farrar J. F. & S. Gunn. 1998. Allocation, allometry, acclimation and alchemy?. En: Inherent variation in plant growth. Physical mechanisms and physiological consequences. Lambers H., H. Poorter & M. M. I. Van Vuuren (Ed). Backhuys Publishers: Leiden, The Netherlands. p. 183-198.
- Farré E.M., A. Bachmann., L Willmitzer & R.N. Trethewey. 2001. Acceleration of potato tuber sprouting by expression of a bacterial pyrophosphatase. Nat Biotechnol. 19: 268-272.

- Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). 1996-1997. Generalidades del cultivo de la papa. En: Del Valle A.E & G.T. Sierra (Eds). Vademécum del cultivo de la papa. Ediciones Grafimar Ltda. Bogotá Colombia. p. 1-13.
- Fernández-García F. 1995. Manual de climatología aplicada. Clima, medio ambiente y planificación. Madrid: Síntesis. p. 5-46.
- Fernie A.R. & L. Willmitzer. 2001. Molecular and Biochemical Triggers of Potato Tuber Development. *Plant Physiology*. 127: 1459-1465.
- Foyer C.H., P. Descourvieres & K.J. Kunert. 1994. Protection against oxygen radicals: an important defense mechanism studied in transgenic plants. *Plant Cell Environ*. 17: 507-523.
- Fuentealba J.A. 2001. La papa una planta C-3. *Revista de la Papa*. 10: 6-7.
- Fuentes J.L. 1996. Iniciación a la Meteorología Agrícola. Ministerio de agricultura, Pesca y Alimentación. V.A. Impresores S.A. Madrid. España. p. 7-51, 81-91, 105-116, 137-168, 189-194.
- Fuller M.P & M. Wisniewski. 1998. The use of infrared thermal imaging in the study of ice nucleation and freezing of plants. *Journal of Thermal Biology*. 23: 81-89.
- Fuyikawa S. & K. Takabe. 1996. Formation of multiple lamellae by equilibrium slow freezing of cortical parenchyma cells of mulberry and its possible relationship to freezing tolerance. *Proto-plasma*. 190:189-203.

- Galis I., J. Macas., J. Vlasak., M. Ondrej & H.A. van Onckelen. 1995. The effect of an elevated cytokinin level using the ipt gene and N-6 benzyladenine on a single node and intact potato plant tuberization *in vitro*. J Plant Growth Regul 14: 143-150.
- Gaitán M.A.P., M.M.P González. 1999. Análisis de crecimiento y desarrollo para cuatro variedades de papa *Solanum tuberosum* bajo condiciones de la Sabana de Bogotá. Tesis de pregrado. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. p. 82.
- Gardner P. 1985. Physiology of crop plants. The Iowa State University Press. First edition. p. 187-208.
- Gardner, B.R., Pearce, R.B. y Michell, R.L.1985. Physiology of crops plants. Iowa State University Press. USA.
- Gregory L.E. 1956. Some factors for tuberization in the potato. Ann Bot. 41: 281-288.
- Griffith M., M. Antikainen. 1996. Extracellular ice formation in freezingtolerant plants. Advances in Low-Temperature Biology. 3: 107-139.
- Griffith M., M. Antikainen., W-C. Hon., K. Pihakaski-Maunsbach., X-M. Yu., J.U. Chun & D.S.C. Yang. 1997. Antifreeze proteins in winter rye. Physiol Plant. 100: 327-332.
- Guardiola JL & García-Luis A. 1993. Transporte de azúcares y otros asimilados. In: Fisiología y Bioquímica Vegetal. Azcon-Bieto J y Talon M (eds.). Ed. Interamericana McGraw-Hill. Madrid. pp: 149-171.

- Gusta L.V., M.J. Burke & A. Kapoor. 1975. Determination of unfrozen water in winter cereals at subfreezing temperatures. *Plant Physiology*. 56: 707-709.
- Guy C.L. 1990. Cold acclimation and freezing stress tolerance: role of protein metabolism. *Annu Rev. Plant Physiol Plant Mol Biol*. 41: 187-223.
- Guy C.L., D. Haskell. & Q-B Li. 1998. Association of proteins with the stress 70 molecular chaperones at low temperature: evidence for the existence of cold labile proteins in spinach. *Cryobiology*. 36: 301-314.
- Hare P. D., W. A. Cress & J. van Staden. 1998. Dissecting the roles of osmolyte accumulation during stress. *Plant Cell Environ*. 21: 595-553.
- Harris P. 1992. *The Potato Crop: the scientific basis for improvement*. Edited by Paul Harris. Chapman and Hall. London. New York. 2^o Edición.
- Harrys P.M. 1978. *The potato crop. The scientific basis for improvements*. Chapman and Hall Ltd. Londres. p. 730.
- Herrera J.E.L. 1992. Importancia y potencial económico de la papa en América Latina. *Revista Papa*. 6: 12-26.
- Herrera C.A., L. H. Fierro & J.D. Moreno. 2000. Manejo integrado del cultivo de la papa. Manual Técnico. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA). Regional Uno. p. 21-179.
- Higtower R., C. Baden., E. Penzes., P. Lund & P. Dunsmuir. 1991. Expression of antifreeze proteins in transgenic plants. *Plant Mol Biol*. 17: 1013-1021.

- Hijmans R. J. 1998. Estimating frost risk potato production on the altiplano using interpolated climate data. Centro Internacional de la Papa (CIP). Program Report 1997-1998. Lima. Perú. p. 373-380.
- Hodson E. 1973. Relación entre resistencia de papa a las heladas y diferencias cualitativas en proteínas. Tesis de Maestría. Universidad Nacional de Colombia-Instituto Colombiano Agropecuario. Bogotá. Colombia.
- Horton D.E. 1992. La papa: verdadero cultivo mundial. Revista Papa. 6: 4-9.
- Hunt R. 1978. Plant growth analysis, studies in biology. First edition. Edward Arnold. London. 96: 67.
- Hunt R. 1990. Basic growth analysis plant growth for beginners human. London. p. 112.
- Hunt, R., D. R. Causton, B. Shipley, y A. P. Askew. 2002. A modern tool for classical growth analysis. Annals of Botany 90: 485-488.
- IDEAM. 2003. Instituto de hidrología, meteorología y estudios ambientales. Unidades Geomrfológicas Del Territorio Colombiano. Republica de Colombia. Ministerio del Medio Ambiente. Santa Fe de Bogotá, D.C. p. 4-50.
- IFPRI. 2002. Visión 2020. Raíces y tubérculos para el siglo XXI: tendencias, proyecciones y opciones.
- INSTITUTO COLOMBIANO AGROPECUARIO, ICA. 1997. Catálogo de Variedades Colombianas de papa. Boletín divulgativo. Bogotá. Pág. 37.

- Ishitani M., L. Xiong., L. Hojong., B. Stevenson & J.K. Zhu. 1998. HOS1, a Genetic locus involved in cold-responsive gene expression in Arabidopsis. *The Plant Cell*. 10:1151-1161.
- Jackson S.D.1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiology*. 119: 1-8.
- Jackson S.D., P. James., S. Prad & B. Thomas. 1998. Phytochrome B affects the levels of a graft-transmissible signal involved in tuberization. *Plant Physiology* 117: 29-32.
- Kalma J.D., G.P. Laughlin., J.M. Caprio & P.J.C. Hamer. 1992. The bioclimatology of frost. *Advances in Bioclimatology 2*. Springer-Verlag. Berlin. Germany. p. 144.
- Karmokolias Y. 2000. Mountains of the world, Mountains ecosystem dynamics. Senior Economist. International Financial Corporation (IFC). p. 12-56.
- Koda Y., Y. Kikuta., Y. Tazaki., Y. Tsujmo & T. Yoshihara. 1991. Potato tuber-inducing activities of jasmonic acid and related compounds. *Photochemistry*. 30: 1435-1438.
- Kooman, P.L., 1995. Yielding ability of potato crops as influenced by temperature and daylength. Ph D. Thesis, Wageningen University.
- Kooman, P.L., Fahem, M., Tegera, P., Haverkort, A.J., 1996. Effect of climate on different potato genotypes: 1. Radiation interception, total and tuber dry matter production. *European Journal of Agronomy* 5, 193-205.

- Kubler H. 1983. Mechanism of frost crack formation in trees. A review and synthesis. *Forest Science*. 29: 559-568.
- Lago L. 2006. Director de investigación y desarrollo McCain Andina (CONGELAGRO S.A.). *Comunicación personal*. mccainll@aolpremium.com.
- Langan S.J., F.W. Ewers & S.D. Davis. 1997. Xylem dysfunction caused by water stress and freezing in two species of co-occurring chaparral shrubs. *Plant Cell and Environment*. 20: 425-437.
- Larcher, W. 2003. *Physiological Plant ecology*. Springer-Verlag. Berlin, Alemania.
- Leegood R.C. 1995. Effects of temperature on photosynthesis and photorespiration. In: Smirnoff. N. (Ed). *Environment and Plant Metabolism: flexibility and acclimation*. Oxford. BIOS Sc Pub. p. 45-62.
- Levitt J. 1956. *The hardiness of plants*. Academic Press. New York. p. 1-9.
- Levitt J. 1980. *Responses of plants to environmental stress*. Vol 1. Chilling, Freezing and High Temperature Stress. Academic Press. New York. 1: 25-38.
- Li H.P. 1985. Environmental effects on growth and development of potato plants. *Academic press. Potato Physiology*. p. 482-500.
- Lister C & J. Monro. 2000. La nada humilde papa. *Boletín de la papa*. 2: 1-5.

- Liu J, Xie C. 2001. Correlation of cell division and cell expansion to potato microtuber growth *in Vitro*. Plant cell, Tissue and Organ Culture 67: 159-164.
- Long S.P., S. Humphries & P.G. Falkowski. 1994. Photoinhibition of photosynthesis in nature. Ann Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. 45: 633-662.
- Loomis, RS y Williams, WA, 1969. Productivity and morphology of crop stands: Patterns with leaves. P.27-47.In: Larcher, W. 1983.Physiological Plant Ecology.
- López E. 1997. Mercado de la papa en Colombia. Revista Papa. 18: 4-55.
- López E. 2001. La Producción de papa en Colombia durante la década de los Noventa. Revista Papa. 22: 3-31.
- Lorberth R., G. Ritte., L Willmitzer & J. Kossmann. 1998. Inhibition of a starch-granule bound protein leads to modified starch and repression of cold sweetening. Nat Biotechnol. 16: 473-477.
- Luján L. 1977. Evolución del cultivo de la papa den Colombia. En: Manual de Papa, Temas de Orientación agropecuaria. Edición noviembre- diciembre. Bogota Colombia. 130: 9-19.
- Luján L. 1994. La ecología de la papa. Revista Papa. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). 12: 4-16.
- Luján L. 1996. Historia de la papa. Revista Papa. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). 16: 4-29.

- Luján L., O. Hidalgo. & P. Corzo. 1993. Análisis de la situación de la producción de semilla de papa en Colombia. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). 3: 5-28.
- Lynch D.V. & P. L. Steponkus. 1987. Plasma membrane lipid alterations associated with cold acclimation of winter rye seedlings (*Secale cereale* L. cv Puma). Plant Physiol. 83:761-767.
- Lyons J.M. 1973. Chilling injury in plants. Annu Rev Plant Physiol. 24: 445-466.
- Martínez C.A., E. Marcelo., Loureiro., A. Marco., Oliva & Moacyr Maestri. 2001. Differential responses of superoxide dismutase en freezing resistant *Solanum curtilobum* and freezing sensitive *Solanum tuberosum* subjected to oxidative and water stress. Plant Science. 160: 505-515.
- Martínez C.A., M. Maestri & E.G. Lani. 1996. In Vitro SALT tolerance and proline accumulation in Andean potato (*Solanum tuberosum*) differing in frost resistance. Plant Science. 116: 177-184.
- Martínez R. & N. Martínez. 1997. Diseño de experimentos (análisis de datos estándar y no estándar). Primera Edición. Fondo Nacional Universitario. Editora Guadalupe Ltda. Bogotá-Colombia. P. 13-28, 189-224.
- Martínez H, Pinzón N & Barrios C. 2006. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural Observatorio Agrocadenas Colombia. Documento de Trabajo No 100. La Cadena de la Papa en Colombia, una Mirada Global de su Estructura y Dinámica 1991 – 2005.

- McKersie B. D., Y. Chen., M. de Beus., S. R. Bowley. C. Bowler., D. Inze., K. D´halluin. & J. Botterman. 1993. Superoxide dismutase enhances tolerance of freezing stress in transgenic alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Plant Physiol.* 103:1155-1163.
- McNeil S.D., M.L. Nuccio & A.D. Hanson. 1999. Betaines and related osmoprotectants. Targets for metabolic engineering of stress resistance. *Plant Physiol.* 120: 945-949.
- Mendoza M A, González V A, Engleman E M & Ortiz J. 2000. Área de Floema y Proliferación en Maíz. *Agrociencia Colegio de Posgraduados.* 34 (2): 141 – 151.
- Miralles, D. 2004. Aspectos de la ecofisiología aplicados al manejo de cultivos. Editorial Facultad de Agronomía Universidad de Buenos Aires. pp. 61-74.
- Montenegro M & D. Malagón. 1990. Propiedades físicas de los suelos. *Inst. Geogr. Agustín Codazzi. Subd. Agrol. Bogotá.* p. 241-303.
- Moreno J.D. 2000. Variedades de papa cultivadas en Colombia. En: *Manejo Integrado del Cultivo de la Papa.* Herrera C.A., L.H. Fierro & J.D. Moreno. (Eds). p. 53.
- Moreno, J.D. 2002. Artículo publicado en **Batata Show**, Año 2, No. 5, septiembre de 2002, revista de la Asociación Brasileira de la Papa, ABBA. Traducción del portugués realizada por Jose D. Moreno M. investigador del Programa Agrícola, Regional Uno, CORPOICA.
- Morlon P. 1989. Du climat á la commercialisation: l´exemple de l´Altiplano péruvien. In: Eldin M. & P. Milleville. (Eds). *Le risque en agricultural.* ORSTOM. Paris. p. 187-224.

- Moorby J. & F. Milthorpe. 1983. Fisiología de la papa. En: Fisiología de Cultivos. Hemisferio S. A. Buenos Aires. Argentina. p. 245-280.
- Müller-Röber B., U. Sonnewald & L. Willmitzer. 1992. Inhibition of the ADPglucose pyrophosphorylase in transgenic potatoes leads to sugar storing tubers and influences tuber formation and expression of tuber storage protein genes. EMBO J. 11: 1229-1238.
- Muños S.J., A.M Herrera. 2000. Análisis del crecimiento y desarrollo de cinco accesiones promisorias de papa *Solanum tuberosum* ssp *andigena* y la variedad Moserrate de la Colección Central Colombiana de Papa bajo las condiciones de la Sabana de Bogotá. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias y Educación. Proyecto Curricular de Licenciatura en Biología. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Santa Fé de Bogotá. p. 146.
- Nishida I & N. Murata. 1996. Chilling sensitivity in plants and cyanobacteria: the crucial contribution of membrane lipids. Annu Rev Plant Physiol Plant Mol Biol. 47: 541-568.
- Nivaa H. 1994. Netherlands Catalogue of Potato Varieties. Printed by Boom & Ruygrok BV, Haarlem. The Netherlands. p. 102-103.
- Nossa A & J. Ramos. 2002. Análisis de crecimiento en cinco materiales de la variedad Matsumoto (*Callistephus chinensis*) bajo cubierta en la localidad de Tenjo-Cundinamarca. Facultad Ingeniería. UDCA. Santa fe de Bogotá.
- Olarte L., B. Muñoz., G. Benavides., F. Garavito., C. Luna., L. Mejia & E. Rozo. 1990. Métodos analíticos del laboratorio de Suelos. Instituto

Geográfico Agustín Codazzi (IGAC). Subdirección Agrológica. Bogotá, Colombia. p. 651.

- Olien C.R. 1967. Freezing stress and survival. *Annu Rev Plant Physiol.* 18: 387-408.
- Palta J.P., B.D. Whitaker & L.S. Weiss. 1993. Plasma membrane lipids associated with genetic variability in freezing tolerance and cold acclimation of *Solanum* species. *Plant Physiol.* 103: 793-803.
- Paul MJ, Foyer CH. 2001. Sink regulation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 52: 1383-1400.
- Pavlista A.D. 2002. Environmental effects. Nebraska potato eyes. 14: 2-5.
- Pearce R.S. 1988. Extracellular ice ad cell shape in frost stressed cereal leaves: a low temperature scanning electron microscopy study. *Planta.* 175:313-324.
- Pearce R.S. 1999. Molecular analysis of acclimation to cold. *Plant Growth Regulation.* 29: 47-76.
- Pearce R.S. 2001. Plant freezing and damage. *Annals of Botany.* 87: 417-424.
- Pearce R.S. & E. N. Ashworth. 1992. Cell shape and localization of ice in leaves of overwintering wheat during frost stress in the field. *Planta.* 188: 324-331.
- Pearce R.S & M.P. Fuller. 2001. Freezing of barley (*Hordeum*) studied by infrared video thermography. *Plant Physiology.* 125: 227-240.

- Peña L.A. 1999. Fisiología y manejo de tubérculos-semilla de papa. Corpoica. p. 1-9.
- Pihakaski-Maunsbach K., M. Griffith., M. Antikienen & A.B. Maunsbach. 1996. Immunogold localization of glucanase-like antifreeze protein in cold acclimated winter rye. Protoplasma. 191: 115-125.
- Poorter, H. y C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia 83: 553-559.
- Poorter H. & O. Nagel. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. Australian Journal of Plant Physiology. 27:595-607.
- Prioul JL. 1997. Corn. In: Photoassimilate distribution in plants and crops, source-sink relationships. Zamski E, Schaffer AA (eds.). M Dekker. New Cork. pp: 549-594.
- Radford P. 1967. Growth analysis formulae their use and abuse. Crop Science. 3: 165-168.
- Reverberi M., M. Picardo., A. Recelli., E. Camera., C. Fanelli & A.A. Fabbri. 2001. Oxidative stress, growth factor production and budding in potato tubers during cold storage. Free Radic Res. 35: 933-841.
- Robayo G. 1996. Papas colombianas: con el mejor entorno ambiental. Comunicaciones y Asociados Ltda. p. 1-17.

- Rodríguez A. 1997. Vademécum del cultivo de la papa. Primera Edición. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA). Edición Grafemas Ltda. Panamericana. Bogotá D.C. Colombia. p. 1-17.
- Rousselle P., T. Robet & J. Crosnier. 1999. La patata, producción mejora, plagas y enfermedades. Mundi-prensa. México. p. 17-25, 34-55.
- Sakai A & W. Larcher. 1987. Frost survival of plants. Springer. Berlin. p. 24-39.
- Salisbury F.B & C.W. Ross. 1992. Crecimiento. En Grupo Editorial Ibero Americana S.A. Fisiología Vegetal. México D.F.
- Scholes M.C., M.J. Swift., P.A. Sánchez., J.S.I. Ingram & R. Dalal. 1994. Soil Fertility research in response to the demand for sustainability. In: Woome P.L., M.J. Swift., J. Wiley & Sons. Eds. The biological management of tropical soil fertility. p. 1-14.
- Scott G. & R. Basay. 1996. América Latina en la economía mundial de papa: tendencias y perspectivas para los años 90s. Revista papa. Federación Colombiana de Productores de Papa (FEDEPAPA).14: 5-14.
- Smith O. 1968. Potatoes: production, storing, processing. Tjheavi PublishngCo. INC. Westpor. Connecticut. p. 642.
- Sistema Nacional de Información de Papa (SINAIPA). 2002. Boletín mensual No: 08.

- Sivamukar M & R. Shaw. 1978. Methods of growth analysis in field, growth soybeans. *Ann Bot.* 42: 213-222.
- Sokal R. & F. J. Rohlf. 1979. *Biometría*. Primera edición. Editorial Freeman. Nueva York. p. 887.
- Sonnewald U., M.R. Hajirezaei., A. Heyer., R.N. Trethewey & L. Willmitzer. 1997. Increased potato tuber size resulting from apoplastic expression of a yeast invertase. *Nat Biotechnol.* 15: 794-797.
- Steponkus P.L. 1984. Role of the plasma membrane in freezing injury and cold acclimation. *Annu Rev Plant Physiol.* 35: 543-584.
- Steponkus P.L., M. Uemura & M.S. Webb. 1993a. Membrane destabilization during freeze-induced dehydration. In: Close T.L & E.A. Bray. (Eds). *Plant responses to cellular dehydration during environmental stress*. Rockville. American Society of Plant Physiologists. p. 37-47.
- Steponkus P.L., M. Uemura & M.S. Webb. 1993b. A contrast of the cryostability of the plasma membrane of winter rye and spring oats. Two species that widely differ in their freezing tolerance and plasma membrane lipid composition. *Advances in Low Temperature Biology.* 2: 211-312.
- Struik, P.C., Ewing, E.E., 1994. Crop physiology of potato (*Solanum tuberosum*): responses to photoperiod and temperature relevant to crop modeling. En: A.J. Haverkort y D.K.L. MacKerron (Eds.) *Potato Ecology and modeling of crops under conditions limiting growth*, Kluwer Academic Publishers, 379 p.

- Suárez L, Giletto C, Rattín J, Echeverría H y Caldiz D. Efecto del nitrógeno sobre el rendimiento y la calidad de tubérculos en papa para industria. División de Agronomía, McCain Argentina S.A. Balcarce, Buenos Aires, Argentina. Presentado en el XX Congreso Argentino de la Ciencia del Suelo, Salta-Jujuy 19-22 de Septiembre de 2006.
- Sukumaran N.P & C.J. Weiser. 1972. Freezing injury in potato leaves. *Plant Physiol.* 50: 564-567.
- Taiz L. & Zeiger E. 1998. *Plant Physiology*. Ed 2. Sinauer Associates Inc. Sunderland, Massachusetts. Pg 446.
- Tdang E. W. T., C. Bowler., D Herouart., W. Van Camp., R. Villaroel., C. Genetello., M. Van Montagu. & D. Inze. 1991. Differential regulation of superoxide dismutases in plants exposed to environmental stresses. *Plant Cell.* 3: 783-792.
- Terry A.C., W.P. Quick & D.J. Beerling. 2000. Long-term growth of ginkgo with CO₂ enrichment increases leaf ice nucleation temperatures and limits recovery of the photosynthetic system from freezing. *Plant Physiology.* 124: 183-190.
- Thomashow M.F. 1990. Molecular genetics of cold acclimation in higher plants. *Adv Genet.* 28: 99-131.
- Thomashow M.F. 1999. Plant cold acclimation: Freezing tolerance genes and regulatory mechanisms. *Annu Rev. Plant Physiology Mol Biol.* 50: 571-599.
- Thornton M. & N. Malik. 1996. Relationship between leaf gas exchange characteristics and productivity of potato clones grow at different temperatures. *American Potato Journal.* 73: 63-77.

- Timlin D, Rahman SM, Baker J, Reddy VR, Fleisher D, Quebedeaux B. 2005. Whole plant photosynthesis, development, and carbon partitioning in potato as a function of temperatura. American Society of Agronomy 98: 1195-1203.
- Tjaden J., T. Mohlmann., K. Kampfenkel., G. Henrichs & H.E. Haus. 1998. Altered plastidic ATP/ADP-transporter activity influences potato tuber morphology, yield and composition of starch. Plant J. 16: 531-540.
- Toca J. 1998. Evaluación del ciclo de crecimiento y desarrollo de dos variedades de calabacín (*Cucúrbita pepo* L.) y determinación del efecto de aplicaciones de nitrato de calcio sobre la calidad de los frutos. Facultad Ingenierías. UDCA. Santa fe de Bogotá.
- Thorpe MR, Minchin PEH. 1997. Mechanisms of long-and short-distance transport from sources to links. In: Photoassimilate distribution in plants and crops, Source-sink relationships. Zamski E, Schaffer AA (eds.). M Dekker. New Cork. pp: 261-282.
- Uemura M & P.L. Steponkus. 1996. A contrast of the plasma membrane lipid composition of oat and rye leaves in relation to freezing tolerance. Plant Physiol. 104: 507-523.
- Ukaji N., C. Kuwabara., D. Takezawa., K. Arakawa., S. Yoshida. & S. Fujikawa. 1999. Accumulation of small heat-shock protein homolog in the endoplasmic reticulum of cortical parenchyma cells in mulberry in association with seasonal cold acclimation. Plant Physiology. 120: 81-489.

- Urbano P. T. 1992. Tratado de fitotecnia general. 2da Edición. Ediciones Mundiprensa. Madrid. España. p. 1-255, 681-737, 795-807.
- Utsumi Y., Y. Sano., R. Funada., S. Fujikawa & J. OTAN. 1998. Visualization of cavitated vessels in winter and refilled vessels in spring in diffuse-porous trees by cryo-scanning electron microscopy. *Plant Physiology*. 117: 1464-1471.
- Utsumi Y., Y. Sano., R. Funada., S. Fujikawa & J. OTAN. 1999. The progression of cavitation in earlywood vessels of *Fraxinus mandshurica* var *japonica* during freezing and thawing. *Plant Physiology*. 121: 897-904.
- Valbuena I.B. 2000. Aspectos ecofisiológicos básicos sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo de la papa. En: Herrera C.A., L.H. Fierro & J.D. Moreno. (Eds). Manejo Integrado del Cultivo de la Papa. p. 39-49.
- Valdivia-A.R., R.F-Valdivia & V. Choque-huanca. 1997. Risk analysis of potato production in the altiplano: Quantifying Farmers' Beliefs. CIP Program Report. 1995-1996. CIP. Lima. Perú. p. 29-33.
- Valladares, F. y D. Brittes. 2004. Leaf phyllotaxis: does it really affect light capture?. *Plant Ecology* 174: 11-17.
- van Bel A. 2003. Transport phloem: low profile, high impact. *Plant Physiology* 131: 1509-1510.
- Van Dam J., P.L. Kooman & P.C. Struik. 1996. Effects of temperature and photoperiod on early growth and final number of tubers in potato (*Solanum tuberosum* L.). *Potato Research*. 39: 51-62.

- Varapetian B.B & M.B. Jackson. 1997. Plant adaptation to anaerobic stress. *Ann Bot.* 79: 3-20.
- Viola R., A.G. Haupt., S. Gazzani., R.D. Marmioli., G.C. Macharay & K.J. Oparka. 2001. Tuberization in potato involves a switch from apoplastic to symplastic phloem unloading. *Plant Cell.* 13: 385-398.
- Wallace D & A. Munger. 1995. Studies of the physiological basis for yield, differences. *Growth Science.* 5: 343-348.
- Wallis J.G., H. Wang & D.J. Guerra. 1997. Expression of a synthetic antifreeze protein in potato reduces electrolyte release at freezing temperatures. *Plant Mol Biol.* 23: 377-385.
- Willey, R.W. y Health, S.B, 1969. The quantitative relationships between plant population and crop. *Advances en Agronomy*, 21:291-321.
- Wisniewski M & M. Fuller. 2001. Ice nucleation and deep supercooling in plants: new insights using infrared thermography. In: Margesin R & F. Schinner. (Eds). *Cold-adapted organisms. Ecology physiology enzymology and molecular biology.* Springer. Berlin. p. 105-118.
- Wisniewski M., S.E, Lindow & E.N. Ashworth. 1997. Observation of ice nucleation and propagation in plants using infrared video thermography. *Plant Physiology.* 113: 327-334.
- Workmaster B.A.A., J.P. Palta & M. Wisniewski. 1999. Ice nucleation and propagation in cranberry uprights and fruit using infer red video termography. *J Am Soc Hort Sci.* 124: 619-625.

- Worrall D., L. Elias., D. Ashford., M. Smallwood., C. Sidebottom., P. Lillford., J. Telford., C. Hold & D. Bowles. 1998. A carrot leucine-rich-repeat protein that inhibits ice recrystallization. *Science*. 282: 115-117.
- Wright, I.J., P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, F. S. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, Ü. Niinemets, J. Oleksyn, N. Osada, H. Poorter, P. Poot, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, R. Villar. 2004. The world-wide leaf economics spectrum. *Nature* **428**: 821-827.
- Xi Z & J. Browse. 2000. Cold comfort farm: the acclimation of plants to freezing temperatures. *Plant Cell and Environment*. 23: 893-902.
- Xu X., D. Vreugdenhil & A.A.M. van Lammeren. 1998a. Cell division and cell enlargement during potato tuber formation. *J Exp Bot*. 49: 573-582.
- Xu X., A.A.M. van Lammeren., E. Vermeer & D. Vreugdenhil. 1998b. The role of gibberellin, abscisic, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. *Plant Physiol*. 117: 575-584.
- Yang J, Peng S, Zhang Z, Wang Z, Visperas RM, Zhu Q. 2002a. Grain and dry matter yields and partitioning of assimilates in japonica/indica Irbid rice. *Crop Science* 42: 766–772.
- Yancey P.H., M.E. Clark., S.C. Hand., R.D. Bowlus & G.N. Somero. 1982. Living with water stress: evolution of osmolyte systems. *Science*. 217: 1214-1222.

- Yancey P.H. 1999. Compatible and counteracting solutes. In: Strange K. (Ed). Cellular and Molecular Physiology of Cell Volume Regulation. Boca Raton. Florida. CRC Press. p. 81-109.
- Yanofsky M.J., M. Izaguirre., J.A. Wagmaister., S.D. Jackson., B. Thomas & J.J. Casal. 2000. Phytochrome A resets the circadian clock and delays tuber formation under long days in potato. *Plant J.* 23: 223-232.
- Zámečník J., J. Bieblova. & M. Grospietch. 1994. Safety zone as a barrier to root-shoot ice propagation. *Plant Soil.* 167: 149-155.
- Yu X-M & M. Griffith. 1999. Antifreeze proteins in winter rye leaves form oligomeric complexes. *Plant Physiology.* 119: 1361-1369.
- Zaag V. 1992. Potatoes and their cultivations in the Netherlands. Ministry of Agriculture and Fisheries. Published jointly by the Netherlands Potatoes Consultative Institute. Den Haag. p. 7-43.
- Zar J.H. 1990. Biostatistics. p.1432.
- Zhu J-J. & E. Beck. 1991. Water relation of *Pachysandra* leaves during freezing and thawing. *Plant Physiology.* 97: 1146-1153.
- Zinoni F. 2004. Impact of climate change on frost risk (early and late frosts). ARPA Report (Regional Meteorological Services). Italy.
- Zrenner R., M. Salanabout., L. Willmitzer & U. Sonnewald. 1995. Evidence of the crucial role of sucrose synthase for sink strength using transgenic potato plants. *Plant J.* 7: 97-107.