

COMPORTAMIENTO DE LA ACUMULACIÓN Y DISTRIBUCIÓN DE BIOMASA EN GENOTIPOS DE PAPA ESTABLECIDOS EN CONDICIONES DE SECANO

R. Mora-Aguilar¹; J. Ortiz-Cereceres²; A. Rivera-Peña³; M. C. Mendoza-Castillo²; Ma. T. Colinas-León¹; H. Lozoya-Saldaña¹; J. E. Rodríguez-Pérez¹.

¹Instituto de Horticultura, Universidad Autónoma Chapingo. Chapingo, Estado de México. C.P. 56230. MÉXICO. Tel. (595) 95221642 ó 9521643 Correo-e: mar@correo.chapingo.mx (¹Autor responsable).

²Programa de Fisiología Vegetal, Instituto de Recursos Genéticos y Productividad. Colegio de Postgraduados. Montecillo, Estado de México. C. P. 56230. MÉXICO

³Programa de Mejoramiento Genético de Papa. CAE-Toluca-CIRCE-INIFAP-SAGAR. Metepec, Estado de México. MÉXICO.

RESUMEN

El estudio se realizó durante el periodo de secano de 1996, en Metepec, México, para determinar el comportamiento de la acumulación y distribución de biomasa en los diferentes órganos y en la planta completa de cinco genotipos de papa; éstos fueron establecidos en surcos de 90 cm de anchura y 30 cm de distancia entre plantas de un sólo tallo. Después de la emergencia, a intervalos de 7±1 días, fueron cosechadas cinco plantas en competición completa y disecadas la parte aérea (hojas, tallo principal y tallo de ramas) y subterránea (raíces, estolones, tubérculos y sección enterrada del tallo principal). Posteriormente fueron puestas a secar en una estufa con aire forzado a 75 °C por 72 h hasta alcanzar su peso seco constante. El comportamiento de la acumulación y distribución de biomasa hacia los diferentes órganos de la planta estuvo asociada, en la mayoría de los casos, con el hábito de crecimiento de los genotipos: determinado en 'Alpha', 'Norteña' y 'C-771A11', o indeterminado en 'Puebla' y 'C-676014'. Las curvas de acumulación fueron similares entre genotipos y su tendencia general se ajustó a modelos de tipo logístico o polinomial. A partir de los 45 a 50 días después la emergencia, la acumulación de biomasa en la parte subterránea y la planta completa fue casi paralela. La duración de la etapa de tuberización afectó la acumulación de biomasa en los tubérculos de manera que los genotipos de ciclo intermedio, como 'Norteña' y 'C-676014', fueron más eficientes (272 y 294 g.planta⁻¹) que los precoces o tardíos. Entre los órganos aéreos, las hojas acumularon más biomasa (40-53 y 79-81 g.planta⁻¹), independientemente del hábito de crecimiento de los genotipos.

PALABRAS CLAVE ADICIONALES: ontogenia, modelos de crecimiento, tubérculo, rendimiento, fenología.

BEHAVIOR OF BIOMASS ACCUMULATION AND DISTRIBUTION IN POTATO GENOTYPES ESTABLISHED UNDER RAINFED CONDITIONS

ABSTRACT

The study was carried out during the rainfed period of 1996 in Metepec, Mexico, to determine the behavior of biomass accumulation and distribution in the different organs and whole plant of five potato genotypes; these genotypes were established in rows separated at 90 cm with one-stem plants every 30 cm within rows. After emergence, at 7±1 day intervals, five plants under full competition were harvested and dissected for both aerial (leaves, main stem and branch stems) and underground (roots, stolons, tubers and underground main stem section) parts. Later plants were dried in a forced-air stove at 75 °C for 72 h until they reached a constant weight. The behavior of biomass accumulation and distribution towards the different plant organs was associated, in most cases, with the growth habit of the genotypes: determined in 'Alpha', 'Norteña,' and 'C-771A11' or undetermined in 'Puebla' and 'C-676014.' Accumulation curves were similar among genotypes and their general tendency was adjusted to logistic and polynomial models. From 45 to 50 days after emergence, biomass accumulation for the underground part and the whole plant was almost parallel. Tuber stage duration affected tuber biomass accumulation in such way that intermediate genotypes, such as 'Norteña' and 'C-676014,' were more efficient (272 and 294 g.plant⁻¹) than early or late ones. Among aerial organs, leaves accumulated more biomass (40-53 and 79-81 g.plant⁻¹), independently from genotype growth habit.

ADDITIONAL KEY WORDS: ontogeny, growth models, tuber, yield, phenology.

INTRODUCCIÓN

La papa (*Solanum tuberosum* L.) ocupa el tercer lugar en importancia entre las hortalizas producidas en México, con alrededor de 70,000 ha anuales y casi 1'200,000 t de tubérculo (SAGARPA, 2002. <http://www.sagarpa.gob.mx/Comunica/boletines/2002/Abril/B169.pdf>). Esta especie es sembrada en diferentes regiones del país, en condiciones ecológicas, tecnológicas y económicas contrastantes por lo que, en muchos casos, su productividad es escasa; sus rendimientos varían entre 5 y 22 t·ha⁻¹, y son significativamente menores a los obtenidos en otros países (Rubio, 1997).

El rendimiento de los cultivos, es resultado final de los procesos involucrados en la acumulación de biomasa en la planta y su distribución en los diferentes órganos (Khurana y Pandita, 1994). Tales procesos cambian continuamente durante el crecimiento, por lo que su conocimiento es de importancia para definir estrategias de mejoramiento genético y de manejo agronómico que permitan incrementar la productividad (Heemst, 1986; Victorio *et al.*, 1986; Errebhi *et al.*, 1999). El análisis del crecimiento es una técnica útil para entender el comportamiento de las plantas como un todo (Dawes *et al.*, 1983; Rajwade *et al.*, 2000), porque representa el primer paso en el análisis de la producción primaria y es, además, uno de los métodos más prácticos para estimar la fotosíntesis neta (Sivakumar y Shaw, 1978).

El estrés por temperatura elevada, exceso o déficit de humedad e incidencia de plagas y enfermedades, provoca problemas fisiológicos que afectan el crecimiento de los cultivos y su rendimiento. En papa, esos problemas están relacionados, principalmente, con el desarrollo del follaje y su reemplazo después que inicia la tuberización, características que varían ampliamente entre y dentro de genotipos en diferentes ciclos de cultivo, aún con abastecimiento óptimo de humedad, nutrientes y control de plagas y enfermedades. En algunos genotipos, el área foliar es reducida y de corta duración, y bajo condiciones de altas temperaturas y periodos prolongados de sequía, los folíolos están expuestos al daño por calor, siendo la falta de humedad el factor estresante de mayor importancia para la planta (Susnoschi y Shimshi, 1985).

La acumulación y distribución de biomasa en los vegetales son características genotípicas fácilmente afectadas por el ambiente y su interacción (Manrique y Bartholomew, 1991; Rajwade *et al.*, 2000). Así, la proporción de biomasa asignada a hojas, tallos y tubérculos en cada momento del desarrollo, depende de la cinética de crecimiento y de la tasa de distribución, que están gobernadas por el área foliar, clima y disponibilidad de nutrientes (Heemst, 1986). Al fraccionar el vástago en hojas, ramas y tallos, Sale (1973), observó que su comportamiento de crecimiento son similares y que la cantidad de biomasa que se distribuye hacia las ramas casi

no disminuye, o lo hace muy poco, con respecto a lo que ocurre en el tallo principal durante la senescencia del follaje. En papa, la fase lineal del crecimiento de los tubérculos puede prolongarse hasta que el índice de área foliar disminuye a casi 1.0, mientras que la raíz crece rápidamente sólo hasta después de la mitad del ciclo biológico y luego disminuye a los 80 días después de la emergencia, lo que coincide con la pérdida de biomasa en el follaje (Lesczynski y Tanner, 1976; Aguilar *et al.*, 2001).

El comportamiento de acumulación de biomasa en *S. tuberosum*, como en otros vegetales, describe una curva sigmoideal (Moorby, 1970); los órganos aéreos y las raíces acumulan mayor cantidad de materia seca durante la mitad inicial del ciclo biológico y posteriormente disminuye parte de ésta debido a la pérdida de hojas y traslocación de fotosintatos hacia los tubérculos (Ezeta y McCollum, 1972; Kooman *et al.*, 1996; Aguilar *et al.*, 2001).

El crecimiento de los tubérculos está determinado, principalmente, por las tasas de acumulación y de distribución de biomasa en los diferentes órganos de la planta, que son afectadas por la etapa fenológica y por los factores ambientales (Khurana y Pandita, 1994; Kooman *et al.*, 1996). En ambientes favorables, más de 90 % de los fotosintatos producidos en las hojas son traslocados hacia los tubérculos (Wolf *et al.*, 1990); también, esos productos contribuyen al crecimiento del dosel, por lo que se da una relación de competición entre éste y los tubérculos (Ezeta y McCollum, 1972; Susnoschi y Shimshi, 1985).

Con el fin de generar conocimiento básico acerca de las diferentes características del desarrollo de *Solanum tuberosum*, en el presente estudio se determinó el comportamiento de acumulación de biomasa y su distribución en los diferentes órganos y en la planta en cinco genotipos establecidos en condiciones de secano.

MATERIALES Y MÉTODOS

El estudio fue realizado en Metepec, México (19° 17' N, 99° 41' O; 2,680 msnm), entre el 25 de mayo y el 20 de septiembre de 1996, en condiciones de secano. En esta región predomina el clima C(w2)(w)big (García, 1988) y los suelos son de origen aluvial.

Se compararon los genotipos 'Alpha', 'Puebla', 'Norteña', 'C-771A11' y 'C-676014' (Cuadro 1), sembrados en cinco surcos contiguos de 60 m de longitud y 0.90 m de anchura, con 0.30 m de separación entre plantas; para la siembra se utilizó semilla-tubérculo libre de virus, uniforme en tamaño (70±5 g) y en desarrollo de brotes. El cultivo se manejó agronómicamente de acuerdo con las recomendaciones técnicas indicadas para la región (Rubio, 1997), y las plantas fueron mantenidas con solo un tallo durante todo el ciclo biológico.

CUADRO 1. Características agronómicas de cinco genotipos de papa.

Genotipo	Número del CIP	Año de Liberación	Origen Taxonómico ²	Resistencia a <i>P. infestans</i>	Tipo de Planta	Ciclo Biológico	Días a Madurez ¹	Productividad
'Alpha'	800050	1925	tbr	Muy baja	Compacta baja	Intermedio	90	Alta
'Puebla'	750851	1984	tbr, and	Baja	Compacta alta	Tardío	95	Media
'Norteña'	750815	1992	tbr, and, dms	Alta	Compacta baja	Intermedio	105	Alta
'C-771A11'	-	-	tbr, and, dms	Muy alta	Compacta baja	Intermedio	-	Alta
'C-676014'	-	-	tbr, and, dms	Muy alta	Compacta alta	Intermedio	-	Alta

¹tbr: tuberosum; and: andígena; dms: demissum.

²tbr: Niklaus *et al.* (2002).

Desde la emergencia y hasta la madurez comercial de los tubérculos se hicieron 12 muestreos destructivos a intervalos de 7 ± 1 días, cada uno de cinco plantas en competición completa por genotipo. Las plantas cosechadas fueron disecadas en: 1) Órganos aéreos (BAER), que incluyó las hojas (HOJ), el tallo principal y los tallos de ramas (TAL), y 2) Órganos subterráneos (BSUB), que comprendió las raíces (RAI), estolones (EST), tubérculos (TUB) y la sección enterrada del tallo principal (TSU). La biomasa total de la planta (BTOT) se obtuvo al sumar la de los órganos aéreos y subterráneos (BAER + BSUB). Los órganos así separados, fueron colocados en bolsas de papel y puestos a secar por 72 h en una estufa con circulación forzada de aire caliente (75 °C), hasta peso seco constante (g). Los órganos en senescencia o muertos al realizar los muestreos, no fueron considerados en el estudio.

Con los datos obtenidos se calcularon los promedios de cada variable y fueron utilizados para elaborar gráficas de acumulación de biomasa, cuya tendencia se ajustó por medio de los modelos $Y = K/(1+be^{-at})$ o $Y = b_0 + b_1t + b_2t^2 + b_3t^3 + \dots + b_5t^{0.5}$, donde K representa la biomasa alcanzada a los t días después de la emergencia (dde) y b al coeficiente de regresión; la función de mayor ajuste se escogió, de acuerdo con Torres (1983), al considerar el mayor coeficiente de determinación (R^2).

La distribución de biomasa en los órganos de la planta se evaluó durante las etapas y fases fenológicas siguientes: vegetativa, inicio de la tuberización, floración, plena tuberización y madurez comercial de tubérculos, que ocurrieron a los 7, 23 a 35, 43 a 50, 64 y 85 dde, respectivamente, según el genotipo (Mora, 1999). La distribución se expresó en porcentaje, al dividir la cantidad de biomasa de cada órgano entre la cantidad de biomasa total: HOJ/BTOT, TAL/BTOT, RAI/BTOT, EST/BTOT, TUB/BTOT, TSU/BTOT.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Acumulación de biomasa

La acumulación de biomasa en los diferentes órganos mostraron diferencias entre genotipos, debido a su origen

genético; existieron modelos que se ajustaron mejor a los datos observados (Cuadro 2). Resultados similares, con respecto al crecimiento, fueron obtenidos por otros autores (Collins, 1977; Kleinkopf *et al.*, 1981; Dawes *et al.*, 1983; Manrique y Bartholomew, 1991; Malik *et al.*, 1992), y sugieren que los genotipos tienen diferentes requerimientos de temperatura, humedad y radiación, entre otros, para la expresión fenotípica potencial en acumulación de biomasa total y en los tubérculos, por lo que las condiciones del ambiente de producción y el manejo agronómico, integradas en las recomendaciones técnicas para optimizar la producción, como la fecha de siembra, distancia entre surco y plantas y dosis de fertilización, también deben ser diferentes.

Los genotipos exhibieron los dos hábitos de crecimiento típicos de la especie: determinado e indeterminado (Figura 1), que también han sido observados por otros investigadores (Collins, 1977; Kleinkopf *et al.*, 1981; Malik *et al.*, 1992). El hábito determinado que se caracteriza por tener plantas compactas, de porte bajo y maduración precoz-intermedia o precoz (60 a 80 días) fue mostrado por 'Alpha', 'Norteña' y 'C-771A11', mientras que el indeterminado que tiene plantas semi-erectas o erectas, altas y de maduración intermedia a tardía (>100 días) se observó en 'Puebla' y 'C-676014'. Estas características, en conjunto, sugieren la necesidad de utilizar prácticas agronómicas acordes con el hábito de crecimiento de cada genotipo, como son la fecha y densidad de siembra, dosis de fertilización, frecuencia y lámina de riego, entre otras, con el fin de hacer un uso eficiente de los insumos y mano de obra, optimizando la producción.

La acumulación de biomasa, en general, fue similar en todos los genotipos (Figura 1), lo que coincide con los resultados de otros estudios (Sale, 1973; McCollum, 1978; Kleinkopf *et al.*, 1981). En la planta completa (BTOT) y los órganos subterráneos (BSUB), la acumulación de biomasa siguió la tendencia sigmoideal, indicada por otros autores (Moorby, 1970; Ezeta y McCollum, 1972; Collins, 1977; Dawes *et al.*, 1983), mientras que en los órganos aéreos (BAER) tuvo un comportamiento curvilíneo porque entre los 65 y 70 dde, principalmente en los genotipos con crecimiento determinado, disminuyó después del máximo valor debido a la senescencia foliar y transporte de

CUADRO 2. Modelos matemáticos que explican el comportamiento del crecimiento de la planta y de sus órganos aéreos y subterráneos en cinco genotipos de papa.

Genotipo	Planta completa		Órganos aéreos		Órganos subterráneos	
	Modelo	R ²	Modelo	R ²	Modelo	R ²
'Alpha'	$Y=270.9146/(1+275.3596e^{0.1117t})$	0.97**	$Y=293.5 \times 10^{-4}t^2 - 31 \times 10^{-7}t^4$	0.94**	$Y=231.8087/(1+1315.0217e^{0.1243t})$	0.98**
'Norteña'	$Y=479.8629/(1+318.6235e^{0.0833t})$	0.95**	$Y=25.9 \times 10^{-3}t^2 + 24.5 \times 10^{-7}t^4$	0.93**	$Y=411.4644/(1+1972.6618e^{0.1007t})$	0.86**
'C-771A11'	$Y=500.4098/(1+212.90e^{0.0726t})$	0.79**	$Y=81.1774/(1+128.6533e^{0.1178t})$	0.72**	$Y=235.8825/(1+21.5061e^{0.0547t})$	0.81**
'Puebla'	$Y=341.8703/(1+638.1956e^{0.1009t})$	0.92**	$Y=187.3630/(1+278.2374e^{0.0919t})$	0.87**	$Y=221.5609/(1+1972.6616e^{0.1007t})$	0.86**
'C-676014'	$Y=446.2436/(1+571.0545e^{0.1062t})$	0.98**	$Y=152.9047/(1+176.2425e^{0.102t})$	0.98**	$Y=297.3739/(1+3393.6728e^{0.1258t})$	0.96**

**, significativo a una $P \leq 0.01$.

fotosintatos hacia otros órganos aún en crecimiento, como fue observado por otros investigadores (Ezeta y McCollum, 1972; Kleinkopf *et al.*, 1981; Susnoschi y Shimshi, 1985; Manrique y Hodges, 1989; Manrique y Bartholomew, 1991).

tre 167 a 205 y 177 g-planta⁻¹, respectivamente (Figura 1), y superó los 110 a 134 g-planta⁻¹ obtenidos por Rajwade *et al.* (2000).

De acuerdo con algunos autores (Jefferies y Mackerron, 1993; Khurana y Pandita, 1994), el comportamiento anterior puede ser atribuir a las diferencias en radiación interceptada, la eficiencia de su transformación y la duración del área foliar. Los mecanismos fisiológicos que permiten a las plantas mantener la expansión foliar y, en consecuencia, el crecimiento del dosel, están asociados con niveles ambientales óptimos por lo que al pretender obtener alta productividad es necesario propiciar las mejores condiciones para el desarrollo de los cultivos mediante el manejo agronómico y la selección eficiente de los genotipos para cada ambiente de producción (Susnoschi y Shimshi, 1985).

Después de 45 a 50 dde, la cinética de acumulación de biomasa en los órganos subterráneos y en la planta completa fue casi paralela debido a la similitud en las tasas fotosintética y de almacenamiento de fotosintatos en los tubérculos (Ezeta y McCollum, 1972), lo cual evidencia que el crecimiento de los órganos subterráneos, principalmente los tubérculos, influye significativamente en el crecimiento de la planta completa ya que durante la tuberización aumentan su biomasa hasta que maduran comercialmente. Estos resultados, que son similares a los obtenidos por Gmelig y Bodlaender (1981) y Susnoschi y Shimshi (1985), pueden atribuirse al acelerado desarrollo fenológico, mayor ramificación, vigor y tamaño del dosel de las plantas con crecimiento determinado, y destacan la importancia de generar recomendaciones de manejo agronómico específicas para cada cultivar, entre las que está la dosis y oportunidad de fertilización nitrogenada (Kleinkopf *et al.*, 1981; Rajwade *et al.*, 2000), fosfórica (McCollum, 1978) y potásica (Ezeta y McCollum, 1972); la programación de láminas y frecuencia de riego (Heuer y Nadler, 1995), así como el momento de realizar las escardas.

Para programar y realizar eficientemente las diferentes prácticas agronómicas, tendientes a optimizar el uso de los factores ambientales y la expresión fenotípica en los órganos de interés antropocéntrico, se debe conocer

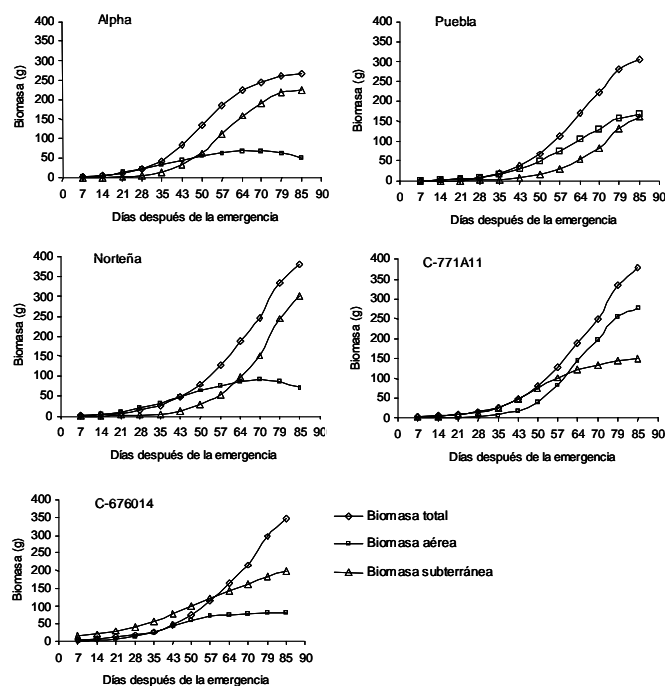


FIGURA 1. Acumulación de biomasa en la planta completa y los órganos aéreos y subterráneos, en cinco genotipos de papa. Datos promedio ajustados de cinco observaciones.

Biomasa total

La acumulación de biomasa en la planta completa aumentó gradualmente a través del tiempo. Durante la fase inicial del crecimiento (7 a 28 dde), los genotipos con crecimiento determinado acumularon más biomasa (15 a 21 g-planta⁻¹) que los de crecimiento indeterminado (9.0 g-planta⁻¹) en los que destacó 'Puebla'; en la fase exponencial (28 a 49 dde), la mayoría de los genotipos alcanzaron entre 47 y 54 g-planta⁻¹ y sólo 'Alpha' acumuló 21 g-planta⁻¹ en el lapso de 7 días (28 a 35 dde). En la fase lineal, comprendida entre los 50 a 79 y 36 a 60 dde en cada grupo de genotipos, la biomasa acumulada varió en-

la producción total de biomasa porque permite hacer inferencias útiles sobre de la demanda total de nutrimentos, de la intensidad de absorción de éstos en diferentes etapas fenológicas, de los posible efectos residuales de fertilizantes y de las relaciones entre la concentración de nutrimentos en los diferentes órganos de la planta con el rendimiento (Ezeta y McCollum, 1972).

Organos aéreos

El crecimiento de los órganos aéreos se ajustó a los modelos propuestos (Cuadro 3) y coincidió con lo observado en otras investigaciones (Moorby, 1970; Ezeta y McCollum, 1972; Torres, 1983). Los genotipos con crecimiento indeterminado acumularon más biomasa en el vástago (79 a 81 g.planta⁻¹) que aquellos con crecimiento determinado (40 a 53 g.planta⁻¹); similar comportamiento se apreció en los tallos, que alcanzaron de 68 a 81 y de 24 a 40 g.planta⁻¹, respectivamente (Figura 2). En este último caso destacó el cv. Alpha, que por tener dosel compacto y porte bajo, acumuló menos biomasa en sus hojas (40 g) y tallos (24 g), incluyendo en éstos a las ramas (19 g) y al tallo principal (5 g), lo que pone de manifiesto la importancia del potencial genético en la producción de biomasa, tanto en los órganos aéreos como subterráneos, y de las relaciones fuente-demanda que se establecen entre ellos para determinar la producción de tubérculo (Susnoschi y Shimshi, 1985).

Órganos subterráneos

El crecimiento de los órganos subterráneos fue ajustado mediante los modelos propuestos (Cuadro 4), de igual manera a lo indicado previamente por Moorby (1970), Ezeta y McCollum (1972) y Torres (1983).

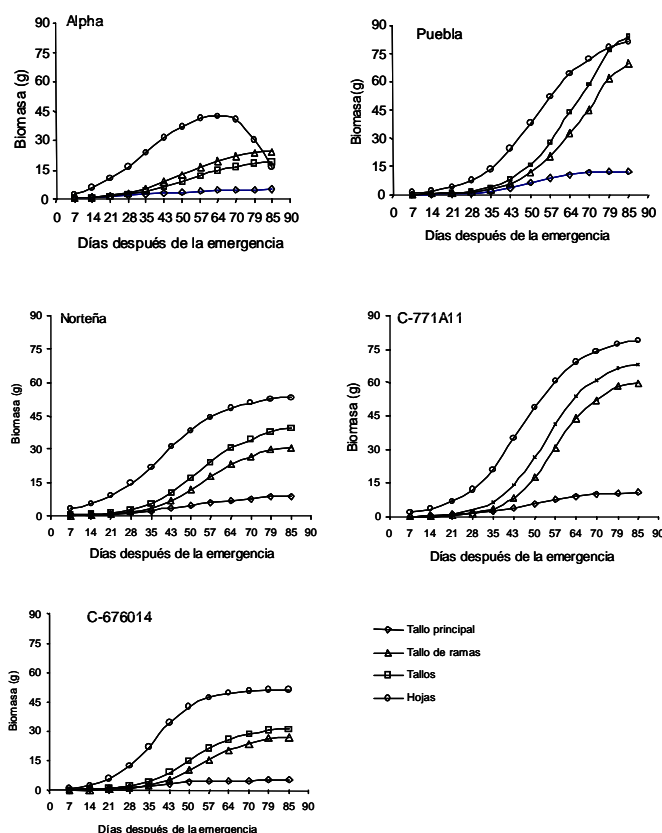


FIGURA 2. La acumulación de biomasa en los órganos aéreos de la planta, en cinco genotipos de papa. Datos promedio ajustados de cinco observaciones.

La acumulación de biomasa en los tubérculos fue similar a la indicada por varios autores (Moorby, 1970; Ezeta y McCollum, 1972; Susnoschi y Shimshi, 1983; Torres,

CUADRO 3. Modelos matemáticos que explican el comportamiento del crecimiento de los órganos aéreos la planta en cinco genotipos de papa.

Genotipo	Modelo	R ²	Modelo	R ²
	Hojas		Tallos de ramas	
‘Alpha’	Y=0.01929t ² -24.51x10 ⁻⁷ t ⁴ +0.5705t ^{0.5}	0.93**	Y=20.2869/(1+72.9629e ^{0.0814t})	0.88**
‘Norteña’	Y=54.0749/(1+30.7635e ^{0.0867t})	0.94**	Y=31.5763/(1+401.8835e ^{0.11t})	0.97**
‘C-771A11’	Y=51.5731/(1+97.1789e ^{0.1226t})	0.73**	Y=27.6845/(1+586.4259e ^{0.1165t})	0.65*
‘Puebla’	Y=84.2846/(1+161.4879e ^{0.0975t})	0.91**	Y=82.1881/(1+937.1588e ^{0.1006t})	0.73**
‘C-676014’	Y=80.2356/(1+91.6625e ^{0.0992t})	0.97**	Y=61.1147/(1+2053.6995e ^{0.1343t})	0.98**
	Tallo principal		Tallos totales	
‘Alpha’	Y=5.3026/(1+19.061e ^{0.07t})	0.95**	Y=24.8964/(1+99.3112e ^{0.092t})	0.90**
‘Norteña’	Y=9.5885/(1+40.4283e ^{0.073t})	0.97**	Y=40.7183/(1+231.0656e ^{0.1019t})	0.97**
‘C-771A11’	Y=5.3093/(1+40.2808e ^{0.0996t})	0.69**	Y=31.5836/(1+344.7559e ^{0.1157t})	0.68*
‘Puebla’	Y=12.6086/(1+521.4778e ^{0.1257t})	0.99**	Y=95.4149/(1+908.8946e ^{0.1038t})	0.81**
‘C-676014’	Y=11.0086/(1+105.5153e ^{0.0955t})	0.99**	Y=69.6166/(1+787.0566e ^{0.1231t})	0.99**

**: significativo a una $P \leq 0.01$.

CUADRO 4. Modelos matemáticos que explican el comportamiento del crecimiento de los órganos subterráneos de la planta en cinco genotipos de papa.

Genotipo	Modelo	R ²	Modelo	R ²
	Sección subt. de tallo		Raíz	
'Alpha'	$Y=1.8138/(1+12.1322e^{0.0729t})$	0.95**	$Y=733 \times 10^{-6}t^2 - 117 \times 10^{-7}t^3 + 5 \times 10^{-5}t^5 + 0.10024t^{0.5}$	0.62*
'Norteña'	$Y=3.5291/(1+25.2038e^{0.0751t})$	0.94**	$Y=3.8335/(1+47.0662e^{0.0936t})$	0.97**
'C-771A11'	$Y=2.1345/(1+14.4281e^{0.1014t})$	0.66**	$Y=1.5579/(1+9.5009e^{0.0898t})$	0.63*
'Puebla'	$Y=3.7511/(1+56.1483e^{0.0847t})$	0.96**	$Y=5.4100/(1+43.5037e^{0.0665t})$	0.93**
'C-676014'	$Y=4.3843/(1+27.1185e^{0.0672t})$	0.94**	$Y=3.0962/(1+17.6745e^{0.0669t})$	0.95**
	Estolón		Tubérculo	
'Alpha'	$Y=0.5923/(1+16.1806e^{0.0735t})$	0.78**	$Y=-3.1297t+0.1396t^2-85.2 \times 10^{-5}t^3$	0.99**
'Norteña'	$Y=4.3149/(1+87.4959e^{0.0554t})$	0.72**	$Y=0.0137t^2+60.97 \times 10^{-5}t^3$	0.85**
'C-771A11'	$Y=0.733/(1+30.9527e^{0.0967t})$	0.63*	$Y=12.06 \times 10^{-3}t^2+31.55 \times 10^{-7}t^4$	0.80**
'Puebla'	$Y=5.767/(1+455.2285e^{0.0829t})$	0.65*	$Y=-2.3099t+0.0481t^2$	0.78**
'C-676014'	$Y=2.8511/(1+49.9249e^{0.0514t})$	0.69*	$Y=-2.3201t+0.0662t^2+3 \times 10^{-9}t^5$	0.97**

* Significativo a una $P \leq 0.01$.

1983). Entre genotipos con igual hábito de crecimiento, la tendencia fue relativamente diferente debido a las diferencias en el inicio de la tuberización y en la duración de ésta (Mora, 1999). En el cv. Puebla, la tuberización inició hasta los 50 dde y ésta fue corta (35 días) por lo que se acumuló poca biomasa en los tubérculos (Figura 3), con respecto a 'Alpha' y 'C-676014' en que la tuberización inició entre los 28 y 32 dde y ésta fue prolongada (53 a 57 días). En este sentido, Torres (1983) indicó que la duración de la fase lineal de la tuberización (20 a 30 días) y mayor cantidad de biomasa acumulada en estos órganos, se asoció con altas tasas de tuberización y duración prolongada del área foliar, lo cual coincidió con los resultados del presente estudio y otros (Susnoschi y Shimshi, 1985). Además, se ha señalado que las diferencias en duración del ciclo biológico es poco ventajoso para la producción de tubérculo en los genotipos tardíos porque mientras éstos continúan acumulando biomasa en los órganos aéreos, en los precoces cesa y se distribuye hacia los tubérculos (Errebhi *et al.*, 1999).

Los genotipos que mantienen la expansión del dosel por periodos prolongados, al ser establecidos en ambientes no limitantes o cuando la estación de crecimiento es corta, alcanzan alta producción de biomasa total y de tubérculos, (Kleinkopf *et al.*, 1981; Heemst, 1986; Jefferies y Mackerron, 1993), pues el adecuado abastecimiento de fotosintatos depende de la estructura y tamaño del dosel (Collins, 1977); sin embargo, el inicio temprano de la tuberización y altas tasas de acumulación de biomasa durante esta etapa, son factores básicos para lograrlo (Malik *et al.*, 1992). Si el inicio de la tuberización ocurre cuando el área foliar es pequeña, la ramificación y la producción de hojas cesan pronto y las hojas existentes envejecen más rápido debido a efectos de competencia (Torres, 1983), no obstante, el comportamiento entre genotipos puede ser diferencial en estas características, por ejemplo, Susnoschi y Shimshi

(1985) encontraron que el crecimiento de los tubérculos no necesariamente se relaciona con el tamaño de los órganos aéreos, así, aunque el cv. Dessiré superó a 'Cardinal' en la acumulación de biomasa en el vástago, ambas tuvieron similares tasas de crecimiento del tubérculo y alcanzaron igual rendimiento, el cual superó al obtenido en el cv. Alpha, aunque ésta tuvo mayor cantidad de follaje que las primeras.

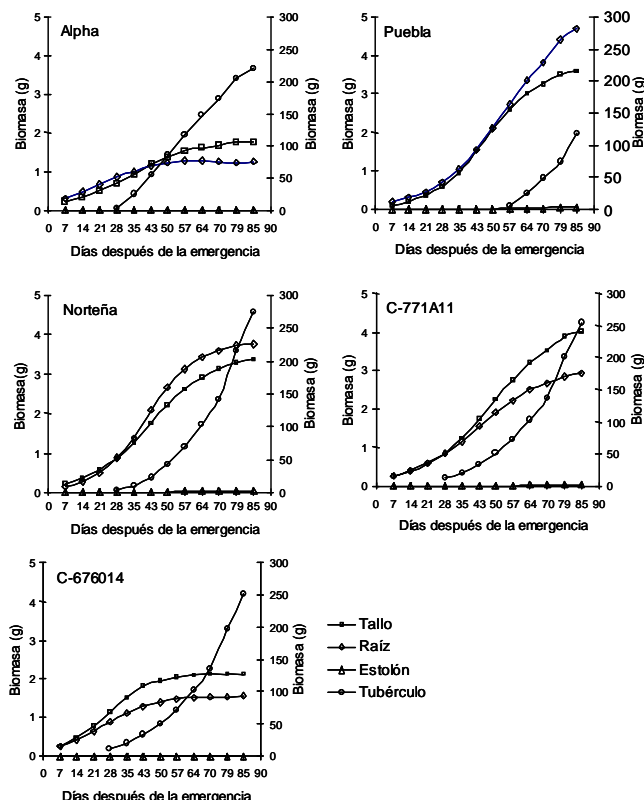


FIGURA 3. Acumulación de biomasa en los órganos subterráneos de la planta, en cinco genotipos de papa. Datos promedio ajustados de cinco observaciones.

Al pasar los 60 dde, los tubérculos alcanzan altas tasas de acumulación de biomasa y demandan más nutrientes, que al ser traslocados desde otros órganos inducen la senescencia precoz del follaje (Ezeta y McCollum, 1972; Kleinkopf *et al.*, 1981), como se apreció en los genotipos 'Alpha', 'Norteña' y 'C-771A11', por lo que es necesario contar con prácticas de fertilización acordes al genotipo y ambiente de producción.

La acumulación de biomasa en las raíces difirió a lo indicado por Lesczynski y Tanner (1976) y Dawes *et al.* (1983), ya que fue reducida en los primeros 21 dde (0.46 a 0.68 g-planta⁻¹), aumentó hasta alcanzar la máxima expresión y después de esto permaneció asintótica (Figura 3). Mientras que en 'Alpha' y 'C-676014' la máxima acumulación ocurrió a los 57 dde (1.27 a 1.47 g-planta⁻¹), en los demás genotipos sucedió a los 70 dde, siendo mayor en 'Norteña' y 'Puebla' (3.6 a 3.8 g-planta⁻¹), con respecto a 'C-771A11' (2.7 g-planta⁻¹).

El crecimiento de los estolones también fue lento en los primeros 28 dde y después aumentó rápidamente hasta lograr su mayor expresión (Figura 3). En este caso hubo un comportamiento contrastante entre 'Alpha' y 'Puebla' (4.13 y 0.57 g-planta⁻¹), porque la primera genera pocos estolones de longitud, diámetro y vigor reducido, contrario a lo que ocurre en la segunda; los demás cultivares tuvieron un comportamiento intermedio (0.73 a 2.41 g-planta⁻¹). Estos resultados indican diferencias genotípicas en el periodo de funcionamiento radical activo, por lo cual ciertos cultivares pueden ser más eficientes en aprovechar la humedad y nutrientes disponibles en el suelo, lo cual contribuye a prolongar la vida de la planta, promueve mayor acumulación de biomasa e implican diferente manejo agronómico.

Conforme las plantas se desarrollaron, la sección enterrada del tallo creció en sentido radial y acumuló más biomasa que las raíces y los estolones (Figura 3). Dado que esta parte del tallo representa la unión entre los órganos aéreos y subterráneos, se esperaba que su crecimiento tuviera alta relación con el hábito de crecimiento de la planta; sin embargo, no fue así: 'C-771A11', 'Puebla' y 'Norteña' acumularon más biomasa (3.4 a 4.0 g-planta⁻¹) con respecto a 'Alpha' y 'C-676014' (1.8 a 2.1 g-planta⁻¹), lo cual desde un punto de vista práctico y con el fin de lograr altos rendimientos, implicaría diferentes distanciamientos entre surcos y plantas, y número y frecuencia de escardas, acordes con el genotipo.

Distribución de biomasa

La distribución de biomasa hacia los diferentes órganos de la planta siguió la misma tendencia durante todo el ciclo biológico y mostró diferencias genotípicas (Figura 4), lo cual coincidió con los resultados de Collins (1977), Victorio *et al.* (1986), Manrique y Bartholomew (1991).

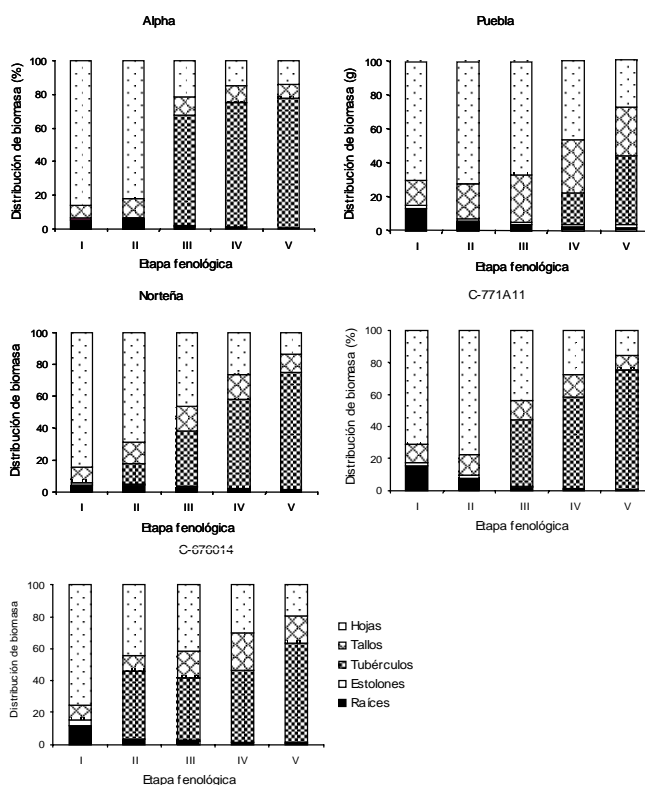


FIGURA 4. Distribución de biomasa en los órganos individuales de la planta, de cinco genotipos de papa, en función de su fenología: I. Etapa vegetativa, II. Inicio de tuberización, III. Antesis, IV. Plena tuberización, V. Madurez comercial de tubérculos. Datos promedio de cinco observaciones.

Entre la etapa vegetativa y la antesis, se distribuyó más biomasa hacia los órganos aéreos, principalmente las hojas; sin embargo, durante la tuberización, esta relación se invirtió por la competición entre los órganos aéreos y subterráneos por fotosíntatos, así como entre los tubérculos con los demás órganos de la planta, como lo mencionaron Manrique y Bartholomew (1991); estos resultados también ilustran las diferencias genotípicas en hábito de crecimiento (Collins, 1977).

La distribución de biomasa en los tubérculos está controlada genéticamente, aunque el ambiente puede modificar este comportamiento (Victorio *et al.*, 1986). Los cultivares Alpha, Norteña y C-771A11 distribuyeron más biomasa hacia los tubérculos, debido al rápido inicio de la tuberización y prolongado periodo de ésta, contrario al comportamiento de 'C-676014' y 'Puebla', lo cual evidentemente es una desventaja para incrementar la productividad ya que no se aprovecha eficientemente la duración de la estación de crecimiento e implica la necesidad de utilizar genotipos similares al cv. Alpha.

LITERATURA CITADA

AGUILAR A., J. L.; MARTÍNEZ H., J. J.; VOLKE H., V.; ETCHEVERS B., J.; SÁNCHEZ G., P.; AVENDAÑO S., R. 2001. Acumulación

- y distribución de la material seca en papa cultivada con fertilización por goteo superficial y subsuperficial. *Revista Fitotecnica Mexicana* 24(1): 9-16.
- COLLINS, W. B. 1977. Comparison of growth and tuber development in three potato cultivars with diverse canopy size. *Can. J. Plant Sci.* 57: 797-801.
- DAWES, D. S.; SWELLE, R. B.; KLEINKOPF, G. E.; STEINHORST, K. 1983. Comparative growth analysis of Russet Burbank potatoes at two Idaho locations. *Am. Potato J.* 60: 717-733.
- ERREBHI, M.; ROSEN, C. J.; LAVER, F. I.; MARTIN, M. W.; BAMBERG, J. B. 1999. Evaluation of tuber-bearing species for nitrogen use efficiency and biomass partitioning. *Amer. J. Potato Res.* 76: 143-151.
- EZETA, F.N.; MCCOLLUM, R. E. 1972. Dry matter production and nutrient uptake and removal by *Solanum andigena* in the Peruvian Andes. *Amer. Potato J.* 49: 151-163.
- GARCÍA, E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen; para adaptarlo a las condiciones de la República Mexicana. 4ª edic. Instituto de Geografía, Universidad Nacional Autónoma de México. D. F., México. 132 p.
- GMELING, M.H.D.; BODLAENDER, K.B.A. 1981. Varietal differences in growth, development and tuber production of potatoes. *Neth. J. Agric. Sci.* 29: 113-127.
- HEEMST, H.D.J. VAN. 1986. The distribution of dry matter during growth of a potato crop. *Potato Res.* 29(1): 55-56.
- HEUER, B.; NADLER, A.. 1995. Growth and development of potatoes under salinity and water deficit. *Aust. J. Agric. Res.* 46: 177-186.
- JEFFERIES, R. A.; MACKERRON, K. L. 1993. Responses of potato genotypes to drought. II. Leaf area index, growth and yield. *Ann. Appl. Biol.* 122: 105-112.
- KLEINKOPF, R. E.; WESTERMANN, D.E.; DWELLE, R.B. 1981. Dry matter production and nitrogen utilization by six potato cultivars. *Agron. J.* 73: 799-802.
- KHURANA, S. C.; PANDITA, M. L. 1994. Physiological innovations in potato production. *J. Indian Potato Assoc.* 21(1/2): 47-52.
- KOOMAN, P. L.; FAHEM, M.; TEGERA, P.; HAVERKORT, A. J. 1996. Effects of climate on different potato genotypes. 2. Dry matter allocation and duration of the growth cycle. *Eur. J. Agron.* 5: 207-217.
- LESCZYNSKI, D. B.; TANNER, C. B. 1976. Seasonal variation of root distribution of irrigated, field-grown Russet Burbank potato. *Amer. Potato J.* 53: 69-78.
- MALIK, N. J.; DWELLW, R. B.; THORNTON, M. K.; PAVEK, J. J. 1992. Dry matter accumulation in potato clones under seasonal high temperature conditions in Pakistan. *Amer. Potato J.* 69: 667-676.
- MANRIQUE, L. A.; BARTHOLOMEW, D. P. 1991. Growth and yield performance of potato grown at three elevations in Hawaii: II. Dry matter production and efficiency of partitioning. *Crop Sci.* 31: 367-372.
- MANRIQUE, L. A.; HODGES, T. 1989. Estimation of tuber initiation in potatoes grown in tropical environments based on different methods of computing thermal time. *Am. Potato J.* 66: 425-436.
- MCCOLLUM, R. E. 1978. Analysis of potato growth under differing P regimes. II. Time by P-status interaction for growth and leaf efficiency. *Agron. J.* 70: 58-67.
- MOORBY, J. 1970. The production, storage and translocation of carbohydrates in developing potato plants. *Ann. Bot.* 34: 297-308.
- MORA A., R. 1999. Fenología de la papa. *Revista Agronegocios en México* 36(3): 3-6.
- NIKLAUS, J. G.; CADENA H., M. A.; RUBIO C., O.; RIVERA P., A.; NIEDERHAUSER, J. S.; FRY, W. L. 2002. Potato cultivars from the mexican national program: sources and durability of resistance against late blight. *Phytopathology* 92(7): 58-61.
- RAJWADE, V. B.; BANAFAR, R.N.S.; PATHAK, A.C. 2000. Growth analysis of potato in relation to biodynamic package and organic manures with chemical fertilizers. *J. Indian Potato Assoc.* 27(1/2): 55-58.
- RUBIO C., O. 1997. Aportaciones del programa de papa del INIFAP. Simposium Internacional de la Papa. Campo Experimental Valle de Toluca. Conjunto SEDAGRO. Rancho San Lorenzo, Metepec, Edo. de México, México. pp. 21-30.
- SALE, P. J. M. 1973. Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. I. Growth and development of the potato (*Solanum tuberosum* L.). *Aust. J. Agric. Res.* 24: 233-246.
- SIVAKUMAR, M. V. K.; SHAW, R. H.. 1978. Methods of growth analysis in field-grown soya beans (*Glicine max* (L.) Merrill). *Ann. Bot.* 42: 213-222.
- SUSNOSCHI, M.; D. SHIMSHI. 1985. Growth and yield studies on potato development in an semi-arid region. 2. Effect of water stress and amounts of nitrogen top dressing on growth of several cultivars. *Potato Res.* 28(2): 161-176.
- TORRES, W. 1983. Relaciones del crecimiento de diferentes órganos de plantas de papa (*Solanum tuberosum*, L.) variedad Desireé. *Cultivos Tropicales* 5(3): 481-493.
- VICTORIO, R. C.; MORENO, U.; BLACK, C. C. Jr. 1986. Growth, partitioning and harvest index of tuber-bearing *Solanum* genotypes grown in two contrasting Peruvian environments. *Plant Physiol.* 82: 103-108.
- WOLF, S.; MARANI, A.; RUDICH, J. 1990. Effect of temperature and photoperiod on assimilate partitioning in potato plants. *Ann. Bot.* 66: 513-520.