

Growth, yield and sugar content of potato tubers at different physiological ages

Crecimiento, rendimiento y contenido de azúcares a diferente edad fisiológica del tubérculo de papa

Sigfrido David Morales-Fernández^{1*}; Rafael Mora-Aguilar²; Yolanda Salinas-Moreno³; Juan Enrique Rodríguez-Pérez²; María Teresa Colinas-León²; Héctor Lozoya-Saldaña²

¹Universidad Tecnológica de la Selva. Departamento de Investigación y Desarrollo.

Carretera Ocosingo - Altamirano km 0.5, Ocosingo, Chiapas, C. P. 29950, MÉXICO.

Correo-e: moralesuno1@hotmail.com, teléfono: 9191163799 (*Autor para correspondencia).

²Instituto de Horticultura. Departamento de Fitotecnia. Universidad Autónoma Chapingo. Carretera

México - Texcoco km 38.5, Chapingo, Estado de México. C. P. 56230, MÉXICO.

³Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias. Centro - Altos de Jalisco.

Carretera Tepatitlán - Lagos de Moreno km 8, colonia Rancho las Cruces, Tepatitlán de Morelos, Jalisco, C.P. 47600, MÉXICO.

Abstract

Potato tuber sugar content is an indicator of management conditions during crop growth, since it affects the degree of maturity, quality and sprouting. In this study, potato growth and yield under field conditions were assessed. Soluble sugar content in tubers at different physiological ages was determined, as was the effect these sugars have on seed-tuber sprouting during storage. To this end, four tuber samplings were carried out in four potato cultivars: one during tuber dormancy and three at different physiological ages. Determinations were made using high-performance liquid chromatography (HPLC). The variety Alpha had the longest biological cycle among all genotypes, and its yield was similar to that of the varieties Gigant and Vivaldi (659 g), which had yields 58 % greater than that of the variety Atlantic. Potato tubers with the physiological age of apical dominance (109 days after harvest, DAH), multiple sprouting (153 DAH) and senescence (237 DAH) had the highest sucrose, glucose and fructose contents (7.10 to 7.89 mg·g⁻¹), and the variety Vivaldi had the highest amount of sucrose and reducing and total sugars. The length and dry weight of the potato sprout showed a high positive and significant association with the content of reducing and total sugars.

Keywords: *Solanum tuberosum* L., phenology, tuber weight, soluble sugars, sprouting.

Resumen

El contenido de azúcares en el tubérculo de papa permite conocer las condiciones de manejo durante el crecimiento del cultivo; el grado de madurez, la calidad y su efecto en la brotación. En la presente investigación se evaluó el crecimiento y rendimiento de papa en condiciones de campo. Se determinó el contenido de azúcares solubles de tubérculos en diferentes edades fisiológicas, así como el efecto que tienen en la brotación de semilla-tubérculo durante su almacenamiento. Para ello, en cuatro cultivares de papa se realizaron cuatro muestreos de tubérculo: uno durante el reposo y tres en diferentes edades fisiológicas. Las determinaciones se realizaron mediante cromatografía líquida de alta resolución (HPLC). La variedad Alpha tuvo el ciclo biológico más largo entre todos los genotipos, y su rendimiento fue similar al de Gigant y Vivaldi (659 g) quienes resultaron 58 % mayor que Atlantic. En los tubérculos de papa, con edad fisiológica de dominancia apical (109 días después de la cosecha, DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senectud (237 DDC), fue donde se presentaron los mayores contenidos de sacarosa, glucosa y fructosa (7.10 a 7.89 mg·g⁻¹), y en los que Vivaldi registró la mayor cantidad de sacarosa, azúcares reductores y totales. La longitud y peso seco del brote de papa presentaron alta asociación positiva y significativa con el contenido de azúcares reductores y totales.

Palabras clave: *Solanum tuberosum* L., fenología, peso de tubérculos, azúcares solubles, brotación.



Introduction

The potato (*Solanum tuberosum* L.) is the fourth most important crop in the world (Sonnewald & Sonnewald, 2014). Tuber formation depends on, among other factors, the availability of assimilates and the ability of tubers to accumulate them. At the start of crop development, photoassimilates are mainly directed towards the development of leaves, stems and roots. However, this behavior changes with tuber initiation and growth because they increase the demand for assimilates (Wolf, 1993), and, consequently, the carbohydrates produced in the leaves throughout the crop cycle are translocated to tuber structures.

During tuber initiation, starch content is low but that of sugars is high, since the rate of transport of sugars produced in the leaves exceeds the rate of conversion to starch. As a result, when the tuber reaches physiological maturity the maximum dry matter accumulation and minimum amount of sugars are obtained. The latter are the main source of energy for promoting respiration or obtaining metabolic energy and cellular biosynthesis (Stark & Love, 2003).

At harvest, potato tubers are dormant and will not sprout, even when placed in a favorable environment, due to internal conditions such as the hormonal balance of promoters and inhibitors. As storage time goes on, the amount of promoters increases and sprout growth begins (Suttle, 2004). In this context, tubers have three development stages: apical dominance, multiple sprouting and senescence. In the first, dormancy is broken and a single sprout develops at the apex of the tuber; in the second, several sprouts distributed throughout the tuber start their growth and the last is characterized by long, branched, thin and weak sprouts; also, turgor loss occurs in the tuber (Wiersema, 1985).

The amount of sucrose in potato tubers is associated with the crop's degree of chemical maturity and the type of processing to be performed after storage, while the concentration of reducing sugars (glucose and fructose) is associated with frying quality (Sabba et al., 2007). Sugar content in tubers can be affected by the variety, its growth stage and environmental factors (crop management) (Thompson, Love, Sowokinos, Thornton, & Shock, 2008).

At harvest, Van Es and Hartmans (1981) reported concentrations of 1.28 % total sugars and 0.55 % reducing sugars in potato tubers. In other studies, Rodríguez-Saona and Wrolstad (1997) reported values of 0.13 % sucrose, 0.04 % glucose and 0.03 % fructose, while Sabba et al. (2007) indicate values of 0.11 % sucrose and 0.05 % glucose in dormant tubers.

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo más importante en el mundo (Sonnewald & Sonnewald, 2014). La formación de tubérculos depende, entre otros factores, de la disponibilidad de asimilados y la habilidad de los tubérculos para acumularlos. Al inicio del desarrollo del cultivo, los fotoasimilados se destinan principalmente al desarrollo de hojas, tallos y raíces. Sin embargo, este comportamiento cambia al iniciar la tuberización y crecimiento de los tubérculos debido a que incrementan la demanda de asimilados (Wolf, 1993), de tal forma que: los carbohidratos producidos, en las hojas a lo largo del ciclo del cultivo, son trasladados a estas estructuras.

Durante el inicio de la tuberización, el contenido de almidón es bajo y el de azúcares es alto, ya que la tasa de transporte de azúcares, producidos en las hojas, supera la de conversión a almidón; de tal forma que cuando el tubérculo alcanza la madurez fisiológica, se obtiene la máxima acumulación de materia seca y mínima cantidad de azúcares. Éstos últimos constituyen la principal fuente de energía para la respiración u obtención de energía metabólica y biosíntesis celular (Stark & Love, 2003).

Al momento de la cosecha, los tubérculos de papa se encuentran en condiciones de reposo y no tienen capacidad de brotación; aun cuando se coloquen en un ambiente favorable, debido a condiciones internas como el balance hormonal de promotores e inhibidores. Conforme transcurre el almacenamiento, la cantidad de promotores incrementa y comienza el crecimiento del brote (Suttle, 2004); esto pretende definir tres estados de desarrollo del tubérculo: dominancia apical, brotación múltiple y senectud. En la primera se rompe el reposo y se desarrolla un sólo brote en el ápice del tubérculo; en la segunda, varios brotes distribuidos en el tubérculo inician su crecimiento, y la última se caracteriza por largos brotes ramificados, delgados y débiles; además ocurre la pérdida de turgencia en el tubérculo (Wiersema, 1985).

La cantidad de sacarosa en los tubérculos de papa se asocia al grado de madurez química del cultivo y al tipo de procesamiento a realizar después del almacenamiento; en tanto que, la concentración de azúcares reductores (glucosa y fructosa) está asociada con la calidad en el freído (Sabba et al., 2007). El contenido de azúcares en los tubérculos puede ser afectado por la variedad, por su estado fenológico y por factores ambientales (manejo del cultivo) (Thompson, Love, Sowokinos, Thornton, & Shock, 2008).

Al momento de la cosecha de los tubérculos de papa, Van Es y Hartmans (1981) reportaron concentraciones

The results of studies on the role of sugars in tuber sprouting are ambiguous. Dogras, Siomos, and Psomakelis (1989) observed an increase in the concentration of total and reducing sugars in sprouted tubers of the variety Spunta, whereas in cv. Sebago the content remained constant. Debast et al. (2011) indicate that the transport of sucrose to the tuber buds is a prerequisite to induce sprouting, and during this stage the soluble sugar content decreases until the tuber sprouts reach approximately 1 g dry matter (Viola et al., 2007).

Therefore, the objective of this research was to assess the growth and yield of four potato varieties, and to determine the sugar content in tubers at different physiological ages and the effect these sugars have on seed-tuber sprouting.

Materials and methods

This research was conducted in the municipality of San Lorenzo Cuapixtla, Tlaxcala (19° 18' N, 97° 46' W and 2,410 masl), under irrigated conditions. The region's climate classification is C (Wo) (w) b (i') C (Wo) (García, 1988) and it has regosol-type soil.

Four varieties were evaluated: Alpha, Atlantic, Gigant and Vivaldi. At planting, minitubers of 16 to 28 mm in diameter, in a state of apical dominance, were used. The experimental unit consisted of a row of 5 m long and 0.90 m wide, with 0.25 m spacing between plants; in each row, 20 minitubers were deposited at a depth of 10 cm.

At planting, and 20 days after emergence, the minitubers were fertilized with the formula 250-60-350-91-63 (N, P, K, Ca and Mg). During the growing season it was spray irrigated according to crop water requirements. From emergence to tuber physiological maturity, the maximum and minimum air temperature (°C) was recorded with a Taylor® model 5458 mercury thermometer; using these data, the mean temperature was obtained.

A randomized complete block experimental design with four replications was used, and the experimental unit consisted of four rows.

From emergence the number of growing degree-days (GDD) accumulated at the beginning of each phase, and during each phenological stage of the crop, was determined with the classical residual method and 6 °C base temperature (Cao & Tibbitts, 1995). The emergence phase (E) occurred when 50 % of the plants of each experimental unit had emerged. The stolon initiation (SI) phase began when the stolon appeared on the main stem. Tuber initiation or growth (T) was

de 1.28 % de azúcares totales y 0.55 % de azúcares reductores. En otros estudios, Rodríguez-Saona y Wrolstad (1997) reportaron valores de 0.13 % de sacarosa, 0.04 % de glucosa y 0.03 % de fructosa; mientras que, Sabba et al. (2007) indican valores de 0.11 % de sacarosa y 0.05 % de glucosa en tubérculos en estado de reposo.

Los resultados de estudios sobre el papel de los azúcares en la brotación de los tubérculos son poco claros. Dogras, Siomos, y Psomakelis (1989) observaron incremento en la concentración de azúcares totales y reductores en tubérculos brotados de la variedad Spunta; en tanto que, en cv Sebago el contenido se mantuvo constante. Debast et al. (2011) indican que el transporte de sacarosa, a las yemas del tubérculo, es prerequisite para inducir la brotación; y durante ésta el contenido de azúcares solubles disminuye hasta que los brotes del tubérculo alcanzan aproximadamente 1 g de materia seca (Viola et al., 2007).

Por lo anterior, la presente investigación tuvo como objetivo evaluar el crecimiento y rendimiento de cuatro variedades de papa, determinar el contenido de azúcares en tubérculos con diferente edad fisiológica y el efecto que tienen estos en la brotación de la semilla-tubérculo.

Materiales y métodos

La presente investigación se realizó en el municipio de San Lorenzo Cuapixtla, Tlaxcala (19° 18' N, 97° 46' O y 2,410 msnm), bajo condiciones de riego. La región posee clima C (Wo) (w) b (i') C (Wo) (García, 1988) y suelo de tipo regosol.

Se evaluaron las variedades Alpha, Atlantic, Gigant y Vivaldi. En la siembra se usaron minitubérculos, de 16 a 28 mm de diámetro, en estado de dominancia apical; la unidad experimental consistió en un surco de 5 m de longitud con 0.90 m de ancho y 0.25 m entre plantas, en cada surco se depositaron 20 minitubérculos a 10 cm de profundidad.

En la siembra, y 20 días después de la emergencia, se fertilizó con la fórmula 250-60-350-91-63 (N, P, K, Ca y Mg). Durante el ciclo de cultivo se irrigó por aspersión de acuerdo con las necesidades hídricas del mismo. Desde la emergencia y hasta la madurez fisiológica del tubérculo, se registró la temperatura máxima y mínima del aire (°C) con un termómetro de columna de mercurio marca Taylor® modelo 5458; con esos datos se obtuvo la temperatura media.

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

identified as the time at which the apex of the stolon thickened. Tuber physiological maturity (TM) was visually identified by the loss of the foliage's green color or onset of senescence.

The vegetative stage (VS) was considered as the time from emergence to the beginning of the stolon phase, during which shoot growth and root system establishment occur. The initial reproductive stage (RS 1) includes the interval between the onset of the stolon stage and tuberization, and is characterized by stolon generation and growth. The final reproductive stage (RS 2) runs from the beginning of tuberization to tuber physiological maturity, where tuber growth occurred (Morales-Fernández et al., 2011).

At harvest, the number (NCTP) and weight (WCTP, g) of commercial tubers per plant (with a greater than 20-mm diameter) were quantified, as were the number (NNCTP) and weight (WNCTP, g) of non-commercial tubers per plant (with a 20-mm diameter), characterized by being deformed, cracked and green. The total number of tubers per plant (TNTP) was obtained by adding NCTP and NNCTP. The total weight of tubers per plant (TWTP, g) was the sum of WCTP plus WNCTP. The average tuber weight per plant (ATWP) was obtained by dividing TWTP by TNTP.

Storage conditions

At harvest, the tubers of four randomly-selected plants per experimental unit were placed in paper bags to be later stored in the laboratory with ambient light, under the temperature and relative humidity conditions shown in Table 1, until showing maximum sprout development. It was considered that the tubers contained in the paper bags left dormancy when in 50 of them the main sprout measured 4 ± 2 mm. Sprout length (mm) and dry weight (mg) were recorded in five tubers selected

A partir de la emergencia se determinó el número de grados día (GD) acumulados al inicio de cada fase, y durante cada etapa fenológica del cultivo, con el método residual clásico y la temperatura base de 6 °C (Cao & Tibbitts, 1995). La fase de emergencia (E) ocurrió cuando 50 % de las plantas, de cada unidad experimental, habían emergido. El inicio de estoloneo (ES) fue cuando apareció el estolón en el tallo principal. El inicio de tuberización o de crecimiento del tubérculo (T) se identificó como el momento en que engrosó el ápice del estolón. La madurez fisiológica del tubérculo (MT) se identificó visualmente por la pérdida del color verde del follaje o inicio de la senescencia de éste.

La etapa vegetativa (EV) se consideró como el periodo transcurrido desde la emergencia hasta el inicio de estoloneo, durante el cual ocurre el crecimiento de la parte aérea y el establecimiento del sistema radical. La etapa reproductiva inicial (ER 1) incluyó el intervalo entre el inicio de estoloneo y el de tuberización, y se caracterizó por la generación y crecimiento de estolones. La etapa reproductiva final (ER 2) va desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica del tubérculo; donde ocurrió el crecimiento de este órgano (Morales-Fernández et al., 2011).

Durante la cosecha se cuantificó el número de tubérculos por planta (NCTP) y peso de tubérculos por planta (PTCP, g) de tubérculos comerciales por planta (con diámetro mayor de 20 mm); número (NTNCP) y peso (PTNCP, g) de tubérculos no comerciales por planta (con diámetro menor de 20 mm), deformes, rajados y verdes. El número total de tubérculos por planta (NTTP) que se obtuvo al sumar NTNCP más NCTP. El peso total de tubérculos por planta (PTTP, g) fue la suma de PTCP más PTNCP. El peso promedio de tubérculo por planta (PPTP) se obtuvo al dividir PTTP entre NTTP.

Table 1. Air temperature and relative humidity recorded during storage of potato seed-tubers after harvest.
Cuadro 1. Temperatura del aire y humedad relativa registradas durante el almacenamiento de la semilla-tubérculo de papa después de la cosecha.

| ELEMENT/ELEMENTO | 2008 | | | | | 2009 | | | | | | |
|--|-------------|-----|-----|-----|-------------|------|-----|-----|-------------|-----|-----|--|
| | AGO/ AUG | SEP | OCT | NOV | DIC/ DEC | ENE | FEB | MAR | ABR/ APR | MAY | JUN | |
| Temperature (°C)/ Temperatura (°C) | | | | | | | | | | | | |
| Maximum/Máxima | 26 | 24 | 21 | 17 | 16 | 15 | 17 | 21 | 24 | 26 | 27 | |
| Minimum/Mínima | 18 | 18 | 16 | 12 | 12 | 11 | 14 | 14 | 17 | 21 | 20 | |
| Mean/Media | 22 | 21 | 18 | 14 | 14 | 13 | 15 | 17 | 20 | 23 | 23 | |
| Humedad relativa (%)/ Relative humidity (%) | | | | | | | | | | | | |
| Maximum/Máxima | 42 | 44 | 35 | 30 | 30 | 31 | 33 | 32 | 34 | 36 | 46 | |

at random from the experimental unit during: apical dominance (a single sprout), multiple sprouting (more than one sprout) and senescence (more than one sprout and turgor loss in tubers). On each occasion the longest sprout was measured, and from multiple sprouting all sprouts were measured for dry weight.

Quantification of soluble carbohydrates by high-performance liquid chromatography (HPLC)

Sample collection

Four samplings were performed during the storage period; the first during dormancy and the other three during the physiological ages of apical dominance, multiple sprouting and senescence of the tuber of each variety. On each occasion a tuber contained in the paper bags was taken and a sample obtained from it, with two replications being made for the larger tubers. Average tuber weights for the sampling process ranged between 152 and 181 g (Table 2).

From the central part of each tuber, between the basal and apical end, a sample of 5 ± 1 g was extracted and placed in liquid nitrogen (-196°C) until analysis.

Extraction of soluble carbohydrates

The frozen tuber samples were individually ground in a blender with 20 mL of 70 % HPLC-grade ethanol and

Condiciones de almacenamiento

En la cosecha, los tubérculos de cuatro plantas por unidad experimental seleccionadas al azar fueron colocados en bolsas de papel, para ser almacenados en laboratorio con luz ambiental; bajo las condiciones de temperatura y humedad relativa que se muestran en el Cuadro 1, hasta que mostraron el máximo desarrollo de brote.

Se consideró que los tubérculos contenidos en las bolsas de papel dejaron la condición de reposo cuando en 50 % de estos el brote principal midió 4 ± 2 mm. La longitud (mm) y peso seco (mg) del brote se registró en cinco tubérculos elegidos al azar de la unidad experimental en: dominancia apical (un solo brote), brotación múltiple (más de un brote) y senescencia (más de un brote y pérdida de turgencia de los tubérculos). En cada ocasión se midió el brote de mayor longitud, y a partir de la brotación múltiple se consideraron todos los brotes para medir el peso seco.

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

Obtención de la muestra

Durante el periodo de almacenamiento se realizaron cuatro muestreos; el primero en condiciones de reposo y los otros tres correspondieron a las edades fisiológicas de dominancia apical, brotación múltiple

Table 2. Seed-tuber weight at different physiological states of four potato varieties.

Cuadro 2. Peso de semilla-tubérculo en diferentes estados fisiológicos de cuatro variedades de papa.

| Variety/ Variedad | Seed-tuber physiological state / Estado fisiológico de semilla-tubérculo | | | | | | | |
|----------------------|--|--|---|--------------------------|--|--------------------------|-----------------------------|--------------------------|
| | Dormancy / Reposo | | Apical dominance / Dominancia apical | | Multiple sprouting / Brotación múltiple | | Senescence / Senescencia | |
| | DAH ^z / DDC ^z | Weight ^y (g) / Peso ^y (g) | DAH/ DDC | Weight (g) / Peso (g) | DAH/ DDC | Weight (g) / Peso (g) | DAH/ DDC | Weight (g) / Peso (g) |
| Alpha | 22 | 191 | 112 | 182 | 148 | 163 | 223 | 150 |
| Atlantic | 22 | 142 | 147 | 151 | 216 | 145 | 280 | 130 |
| Gigant | 22 | 205 | 77 | 238 | 98 | 228 | 223 | 200 |
| Vivaldi | 22 | 188 | 98 | 146 | 148 | 149 | 223 | 130 |
| Mean/ Media | 22 | 181 | 109 | 179 | 153 | 171 | 237 | 152 |

^zDDC: days after harvest; ^yaverage value of two tubers.

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

brought to boiling temperature for 5 min. The extract was decanted, and a second extraction was made from the residue with 10 mL of ethanol; at the end, the extracts were mixed. Subsequently, the extract was centrifuged for 15 min at 4000 x g in a HERLE model Z230A centrifuge (Labnet International, Inc. Edison, NJ. USA), filtered with Whatman No. 4 paper and mannitol was added at a concentration of 4 mg·mL⁻¹ as internal standard. Finally, the extract was gauged to 25 mL with the same kind of solvent used for the extraction.

Then 10 mL of the extract were taken and concentrated to dryness with reduced pressure and low temperature (40 °C) in a BUCHI R-215 rotary evaporator (Switzerland). The residue was resuspended in 2 mL of HPLC-grade water in order to pass it through a column containing ion-exchange resins, one basic (0.5 mL of Dowex - 1 x 8 - Fluka) and the other acidic (0.5 mL of Dowex - 50W X8 - Fluka) at a ratio of 1:1 (w/w). The purified sample was passed through a 0.45-µm nylon acrodisc in order to collect the sample in a 1.5 mL vial.

HPLC sugar analysis

A Perkin Elmer series 200 high-performance liquid chromatography system (Boston Ma. USA), consisting of an autosampler, quaternary pump, degasser, refractive index detector and a column oven, was used. The system is operated with TotalChrom version 6.2.1 software. A Rezex RCM-monosaccharide Ca⁺² (8 %) column, 30 cm in length and 7.8 mm in diameter, was used. As the mobile phase, HPLC-grade water was used. The flow rate was 0.6 mL·min⁻¹, the sample injection volume 20 µL and the running time 25 min. Column temperature was maintained at 85 °C. Pattern curves were prepared using commercial sucrose, glucose and fructose standards (Sigma, MN), at concentrations of 0.5, 1.0, 2.5 and 5 mg·mL⁻¹ (Rodríguez-Saona & Wrolstad, 1997). At each point of the curves it was injected at least three times to obtain the data of the area associated with each concentration area; using this information, the regression equations for each sugar were obtained.

Analyses of variance and regression were performed with the data obtained. Also, Tukey's test was applied using the Statistical Analysis System package (SAS, 2004).

Results and discussion

Temperature

The air temperature fluctuated during the growing season (Figure 1), with the maximum varying between 17 and 36 °C. Temperatures above 23 °C were recorded from 8 to 54 days after emergence, and coincided with the vegetative (VS) and initial reproductive (RS1) stages, and half of the final reproductive stage (RS 2).

y senescencia del tubérculo de cada variedad. En cada ocasión se tomó un tubérculo contenido en las bolsas de papel, el de mayor tamaño, en dos repeticiones; con pesos promedio entre 152 y 181 g (Cuadro 2), del que se obtuvo la muestra.

De la parte central de cada tubérculo, entre el extremo basal y apical, se extrajo una muestra de 5 ± 1 g, que se colocó en nitrógeno líquido (-196 °C) hasta su análisis.

Extracción de carbohidratos solubles

Las muestras congeladas de tubérculo fueron molidas en licuadora, individualmente, con 20 mL de etanol grado HPLC a 70 % y llevadas a temperatura de ebullición durante 5 min. El extracto se decantó, y al residuo se le realizó una segunda extracción con 10 mL de etanol; al final los extractos se mezclaron. Posteriormente, el extracto se centrifugó por 15 min a 4000 x g en una centrífuga HERLE modelo Z230A (Labnet International, Inc. Edison, NJ. U.S.A), se filtró con papel Whatman número 4 y se agregó manitol en concentración de 4 mg·mL⁻¹ como estándar interno. Finalmente, el extracto se aforó a 25 mL con el mismo tipo de solvente empleado para la extracción.

Del extracto aforado se tomaron 10 mL para concentrar a sequedad con presión reducida y baja temperatura (40 °C), en un rotoevaporador BUCHI R-215 (Switzerland). El residuo se resuspendió en 2 mL de agua, grado HPLC, para pasarlo por una columna que contenía resinas intercambiadoras de iones, una básica (0.5 mL de Dowex - 1 x 8 - Fluka) y la otra ácida (0.5 mL de Dowex - 50W X8 - Fluka) en proporción 1:1 (p/p). La muestra purificada se pasó por un acrodisc de nylon de 0.45 µm con el fin de coleccionar la muestra en un vial de 1.5 mL.

Análisis de azúcares en HPLC

Se utilizó un equipo de cromatografía líquida de alta resolución, serie 200 Perkin Elmer (Boston Ma. U.S.A); compuesto por un auto muestreador, bomba cuaternaria, degasificador, detector de índice de refracción y horno para columnas. El sistema se operó con el programa computacional TotalChrom versión 6.2.1. Se usó una columna Rezex, RCM-monosaccharide Ca⁺² (8 %) de 30 cm de longitud y 7.8 mm de diámetro. Como fase móvil se empleó agua grado HPLC. La velocidad de flujo fue de 0.6 mL·min⁻¹; el volumen de muestra inyectado de 20 µL y el tiempo de corrida 25 min. La temperatura de la columna se mantuvo a 85 °C. Se elaboraron curvas patrón usando estándares comerciales de sacarosa, glucosa y fructosa (Sigma, MN); en concentraciones de 0.5, 1.0, 2.5 y 5 mg·mL⁻¹ (Rodríguez-Saona & Wrolstad, 1997). En cada punto de las curvas se inyectó al menos tres veces, para obtener los datos del área asociada a

The minimum ranged between 7 and 16 °C and even though in some periods it was less than 10 °C, it did not affect plant growth and yield, since it is considered that potato tolerates low temperatures, with 6 °C being its base temperature (Cao & Tibbitts, 1995).

The mean temperature was 19 °C, similar to that reported by Cao and Tibbitts (1994) to obtain high biomass and tuber production (20 °C). Struik, Haverkort, Vreugdengil, Bus, and Dankert (1990) stress the importance of high temperatures during RS 1, as they promote stolon branching, an important condition for yield because the number of tubers formed is closely related to the number of stolons (Haverkort, Van De Waart, & Bodlaender, 1990).

Crop Phenology

In general, there were differential genotypic effects ($P \leq 0.05$) in crop phenology. The variety Alpha required more GDD to reach the stolon (167), tuberization (261) and tuber physiological maturity (154) stages of the tuber; its life cycle was significantly longer than in the other varieties. Vivaldi was the variety that reached maturity the fastest, because it needed 15 % fewer GDD than Alpha (Table 3).

cada concentración; con esta información se obtuvieron las ecuaciones de regresión para cada azúcar.

Con los datos obtenidos se realizaron un análisis de varianza y de regresión; además se aplicaron pruebas de comparación de medias de Tukey; para ello se empleó el paquete Statistical Analysis System (SAS, 2004).

Resultados y discusión

Temperatura

La temperatura del aire fue fluctuante durante el ciclo de cultivo (Figura 1), la máxima varió entre 17 y 36 °C. Superiores a 23 °C se registraron desde los 8 hasta los 54 días después de la emergencia, y coincidieron con la etapa vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y mitad de la reproductiva final (ER 2). La mínima osciló entre 7 y 16 °C y a pesar de que en algunos periodos fue inferior a 10 °C, no afectó al crecimiento y rendimiento de la planta, ya que se considera que la papa resiste bajas temperaturas, siendo su base 6 °C (Cao & Tibbitts, 1995).

La temperatura media fue de 19 °C, similar a la reportada por Cao y Tibbitts (1994) para obtener alta

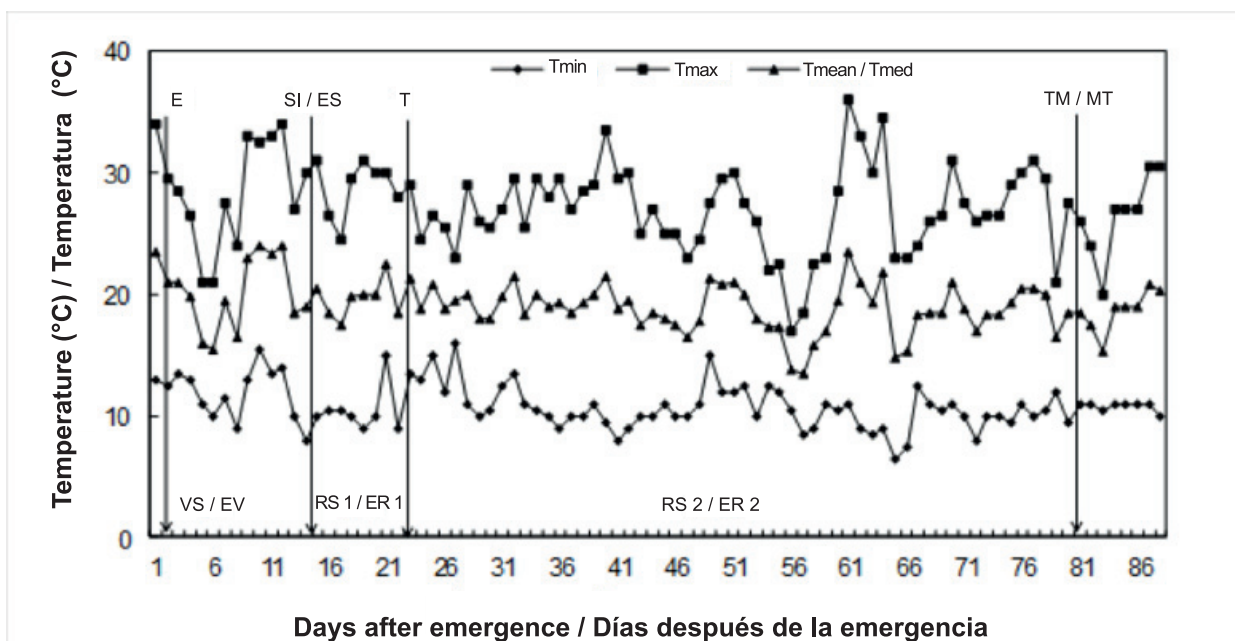


Figure 1. Air temperature recorded during the potato growing season under field conditions. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Spring-Summer Cycle, 2008. The arrows indicate the phases of emergence (E), stolon initiation (SI), tuberization (T) and tuber physiological maturity (TM), and the intervals between them at the vegetative (VS), initial reproductive (RS 1) and final reproductive (RS 2) stages. Average values of four varieties.

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

The vegetative and initial reproductive stages accounted for 45 % of the total duration of the crop cycle in Alpha, unlike the other varieties in which they accounted for only 26 %, while the final reproductive stage accounted for 55 % in Alpha and 74 % in the other varieties (Table 3). The greater precocity of Vivaldi, with respect to the other varieties, may be due to the lower GDD requirement in the vegetative and initial reproductive stages, because the shorter duration of these stages affects the crop growth period (Kooman, Fahem, Tegera, & Haverkort, 1996).

Yield and its components

Yield, expressed as total tuber weight per plant, was similar ($P \leq 0.05$) in the varieties Alpha, Gigant and Vivaldi (659 g), which had a 58 % greater yield than the variety Atlantic (Table 4).

The components that contributed most to the yields of the varieties were: the number and weight of commercial and non-commercial tubers per plant, in the varieties Alpha and Vivaldi; and number, weight of commercial tubers per plant and average tuber weight per plant in Gigant. The variety Alpha had a significantly higher total number of tubers per plant, exceeding Atlantic by 60 % and Gigant and Vivaldi by 29 % (Table 4); however, it had a lower proportion of commercial tubers per plant (67 %) compared to the other varieties (72 %). This indicates that the increase in

producción de biomasa y tubérculos (20 °C). Struik, Haverkort, Vreugdengil, Bus, y Dankert (1990) destacan la importancia de la presencia de altas temperaturas durante la ER 1; ya que éstas promueven la ramificación del estolón, condición importante para el rendimiento puesto que el número de tubérculos, formados, está estrechamente relacionado con el número de estolones (Haverkort, Van De Waart, & Bodlaender, 1990).

Fenología del cultivo

En general, hubo efectos genotípicos diferenciales ($P \leq 0.05$) en la fenología del cultivo. La variedad Alpha requirió más GD para alcanzar las fases de estoloneo (167), tuberización (261) y madurez fisiológica del tubérculo (154); su ciclo biológico fue significativamente más prolongado que en las demás variedades. Vivaldi fue la variedad que alcanzó más rápidamente la madurez, pues necesitó 15 % menos GD que Alpha (Cuadro 3).

La etapa vegetativa y reproductiva inicial contribuyeron con 45 % en la duración total del ciclo de cultivo en Alpha, a diferencia de las otras variedades en que solo fue 26 %; en tanto que la etapa reproductiva final contribuyó con 55 % en Alpha y con 74 % en las variedades (Cuadro 3). La mayor precocidad de Vivaldi, con respecto al resto de las variedades, se puede deber al menor requerimiento de GD en la etapa vegetativa y reproductiva inicial; ya que la menor duración de

Table 3. Growing degree-day requirements to reach the main phenological phases and stages of four potato varieties grown under field conditions. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Spring-Summer, 2008.

Cuadro 3. Requerimientos de grados día para alcanzar las principales fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.

| Variety/Variiedad | Phases (GDD)/Fases (GD) | | | STAGES (GDD)/Etapas (GD) | | |
|-------------------|-------------------------|------|--------|--------------------------|-----------|-----------|
| | SI/ES | T | TM/MT | VS/EV | RS 1/ER 1 | RS 2/ER 2 |
| Alpha | 331a ^z | 524a | 1170a | 331a | 193a | 646c |
| Atlantic | 178b | 274c | 1005bc | 178b | 95b | 731b |
| Gigant | 196b | 303b | 1052b | 196b | 107b | 749ab |
| Vivaldi | 117c | 213d | 990c | 117c | 96b | 776a |
| Mean/Media | 205 | 328 | 1054 | 205 | 123 | 725 |
| HSD/DMSH | 33 | 23 | 57 | 33 | 18 | 38 |

^zValues with the same letter within columns are not statistically different (Tukey at $P \leq 0.05$).

HSD: honestly significant difference.

GDD: growing degree-days; SI: stolon initiation; T: tuber initiation; TM: tuber physiological maturity; VS: vegetative stage; RS 1: initial reproductive stage; RS 2: final reproductive stage.

^aValores con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey a una $P \leq 0.05$).

DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

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

Table 4. Yield and its components of four potato varieties grown under field conditions. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Spring-Summer cycle, 2008.**Cuadro 4. Rendimiento y sus componentes de cuatro variedades de papa, bajo condiciones de campo. San Lorenzo Cuapiaxtla, Tlax. Ciclo Primavera-Verano, 2008.**

| Variety/ Variedad | NCTP/NTCP | WCTP (g) / PTCP (g) | NNCTP/ NTNCP | WNCTP (g)/ PTNCP (g) | TNTP/ NTTP | TWTP (g)/ PTTP (g) | ATWP (g) /PPTP (g) |
|----------------------|-------------------|------------------------|-----------------|-------------------------|---------------|-----------------------|-----------------------|
| Alpha | 7.5a ^z | 619a | 3.7a | 86a | 11.2a | 705a | 63b |
| Atlantic | 3.5b | 255b | 1.0b | 23b | 4.5c | 278b | 62b |
| Gigant | 6.0ab | 666a | 1.6b | 36b | 7.6b | 702a | 92a |
| Vivaldi | 5.2ab | 490a | 3.0a | 81a | 8.2b | 571a | 70ab |
| Mean/Media | 5.5 | 507 | 2.3 | 56 | 7.9 | 564 | 72 |
| HSD/DMSH | 2.8 | 219 | 1.2 | 39 | 2.8 | 202 | 25 |

^aValues with the same letter within columns are not statistically different (Tukey at $P \leq 0.05$).

HSD: Honestly significant difference.

NCTP: number of commercial tubers per plant; WCTP: weight of commercial tubers per plant; NNCTP: Number of non-commercial tubers per plant; WNCTP: weight of non-commercial tubers per plant; TNTP: total number of tubers per plant; TWTP: total weight of tubers per plant; ATWP: average tuber weight per plant.

^aValores con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey a una $P \leq 0.05$).

DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

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

the number of tubers per plant might affect their final size (Walworth & Carling, 2002).

Sugar content in potato tubers

In general, the concentration of soluble sugars in tubers was higher during sprouting than dormancy, when they had, on average, 35, 39, 37 and 37 % lower sucrose, glucose, fructose and total sugar contents, respectively, than in tubers with a different physiological age (Table 5). These results agree with those reported by Sinha, Cash, and Chase (1992) and Sabba et al. (2007), who state that the least amount of sugars occurs during tuber dormancy, a situation that can be attributed, initially, to foliage senescence before harvest, and, consequently, a reduction in the transport of sugars and the conversion of them into starch in the tuber (Stark & Love, 2003).

As tubers left dormancy, their sugar content increased ($P \leq 0.05$). Similar behavior was observed from apical dominance to tuber senescence (Table 5). In this regard, Sowokinos (2001) indicates that after tubers have been stored for prolonged periods they naturally experience increases in sugar content due to the conversion of starch into glucose and fructose. These changes are most evident when tubers are subjected to low temperatures, as occurred in November, December and January in the present study.

las etapas afecta el periodo de crecimiento del cultivo (Kooman, Fahem, Tegera, & Haverkort, 1996).

Rendimiento y sus componentes

El rendimiento, expresado en peso total de tubérculos por planta, fue similar ($P \leq 0.05$) en las variedades Alpha, Gigant y Vivaldi (659 g), que presentaron rendimiento 58 % mayor que Atlantic (Cuadro 4).

Los componentes que más contribuyeron sobre los rendimientos de las variedades fueron: el número y peso de tubérculos comerciales y no comerciales por planta, en las variedades Alpha y Vivaldi; y número, peso de tubérculos comerciales por planta y peso promedio de tubérculo por planta en Gigant. La variedad Alpha tuvo significativamente mayor número total de tubérculos por planta, al superar 60 % a Atlantic y en 29 % a Gigant y Vivaldi (Cuadro 4); no obstante, presentó menor proporción de tubérculos comerciales por planta (67 %) con respecto a las otras variedades (72 %). Lo anterior indica que el incremento, en el número de tubérculos por planta, podría afectar su tamaño final (Walworth & Carling, 2002).

Contenido de azúcares en tubérculos de papa

En general, la concentración de azúcares solubles en el tubérculo fue mayor durante la brotación que en la

Table 5. Sugar content in tubers of four potato varieties at different physiological states, under storage conditions. Chapingo, Mex. 2008-2009.

Cuadro 5. Contenido de azúcares en tubérculos, de cuatro variedades de papa, en diferentes estados fisiológicos, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. 2008-2009.

| Physiological state / Bestado fisiológico | Sugar concentration (mg·g ⁻¹ from sample expressed in fresh weight) / Concentración de azúcares (mg·g ⁻¹ de muestra expresado en peso fresco) | | | |
|--|--|----------------------|------------------------|-----------------|
| | Sucrose / Sacarosa | Glucose / Glucosa | Fructose / Fructosa | Total / Totales |
| Reposo / Dormancy | 2.12b ^z | 1.67b | 0.93b | 4.73b |
| Dominancia apical / Apical dominance | 3.41a | 2.38ab | 1.31ab | 7.10a |
| Brotación múltiple / Multiple sprouting | 3.09a | 2.91a | 1.52a | 7.53a |
| Senescencia / Senescence | 3.28a | 3.01a | 1.59a | 7.89a |
| HSD / DMSH | 0.78 | 0.74 | 0.58 | 1.93 |

^zValues with the same letter within columns are not statistically different (Tukey at $P \leq 0.05$).
HSD: honestly significant difference.

^aValores con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey a una $P \leq 0.05$).
DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

By analyzing the soluble sugars at dormancy and by tuber physiological age (Figure 2), it was found that the total sugar content was similar among varieties ($P \leq 0.05$). However, the varieties Vivaldi and Gigant had a higher concentration of sucrose and glucose (28 and 29 % respectively), whereas Alpha and Gigant were 43 % higher in fructose (Figure 2a).

During apical dominance (Figure 2b), multiple sprouting (Figure 2c) and senescence (Figure 2d) of the tubers, the variety Vivaldi recorded the highest ($P \leq 0.05$) amount of glucose, fructose and total sugars; moreover, in the apical dominance condition, it had 41 % higher sucrose content than the other varieties studied.

The interaction between varieties and tuber physiological age indicated that in soluble sugar content, Vivaldi had significantly greater variation through the physiological states (Table 6). In this respect, studies by Sowokinos (2001) indicate that the storage conditions and genetic load of the varieties may affect the sugar content in the tuber, as there are varieties that are more susceptible to the influence of environmental factors (Park et al., 2009; Pritchard & Adam, 1992).

The variety Alpha, at dormancy, had 67 % less sucrose than Vivaldi had in apical dominance, whereas the varieties Alpha, Atlantic and Vivaldi recorded 69 and 58 % less glucose and total sugars than Vivaldi in the other sprouting states. The variety Atlantic, at

condición de reposo; ya que en promedio tuvieron 35, 39, 37 y 37 % menor contenido de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales, respectivamente, que en aquellos tubérculos con diferente edad fisiológica (Cuadro 5). Estos resultados concuerdan con los reportados por Sinha, Cash, y Chase (1992) y Sabba et al. (2007) quienes indican que la menor cantidad de azúcares se presentan durante el reposo de los tubérculos; situación que puede ser atribuida, inicialmente, a la senescencia del follaje previo a la cosecha, y en consecuencia reducción en el transporte de azúcares y conversión de estos a almidón, en el tubérculo (Stark & Love, 2003).

A medida que los tubérculos dejaron el estado de reposo, aumentó su contenido de azúcares ($P \leq 0.05$); un comportamiento similar se observó a partir de la dominancia apical y hasta la senescencia del tubérculo (Cuadro 5). Al respecto, Sowokinos (2001) indica que después de que los tubérculos son almacenados por periodos prolongados experimentan de manera natural incrementos en el contenido de azúcares debido a la conversión de almidón a glucosa y fructosa. Estos cambios son más evidentes cuando los tubérculos son sometidos a bajas temperaturas como ocurrió en los meses de noviembre, diciembre y enero en la presente investigación.

Al analizar los azúcares solubles en condición de reposo y por edad fisiológica del tubérculo (Figura 2), se observó que el contenido de azúcares totales fue similar entre variedades ($P \leq 0.05$). Sin embargo, las variedades Vivaldi

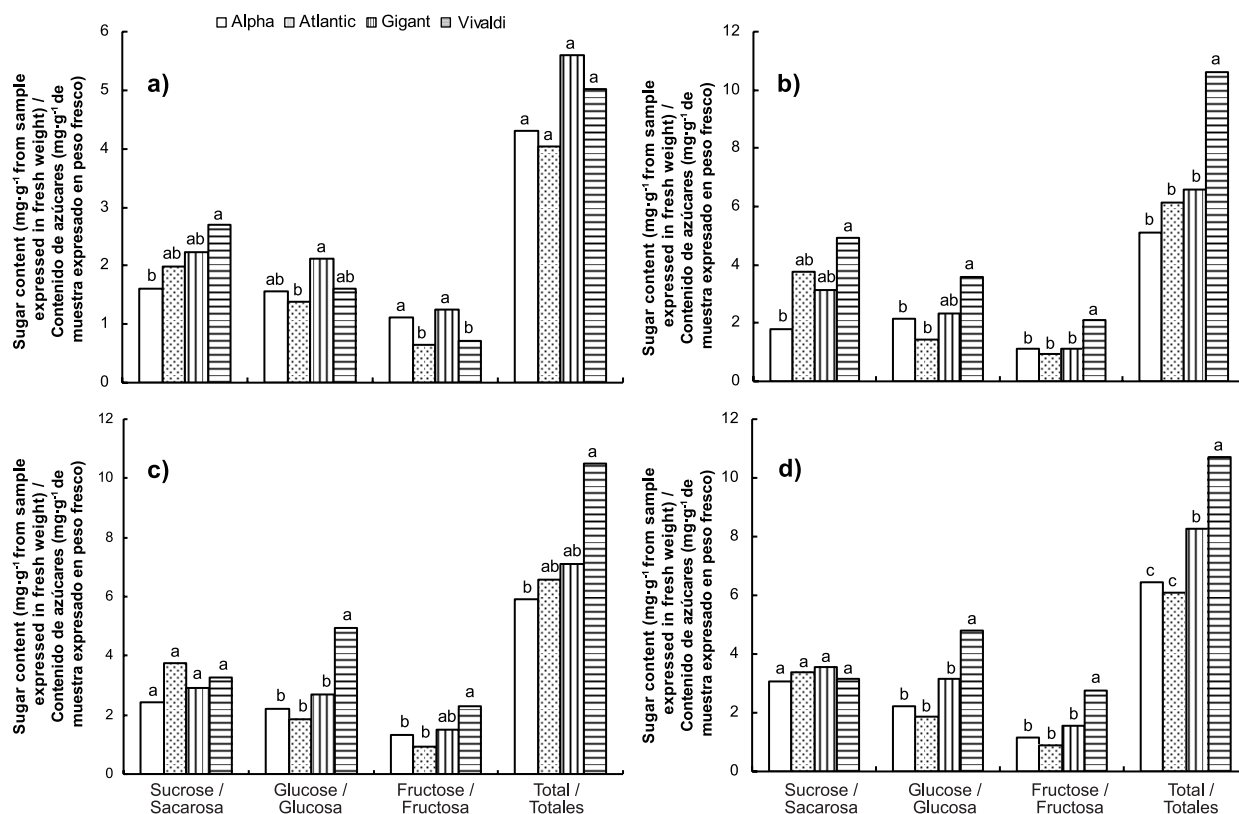


Figure 2. Soluble sugar content in potato tubers in the states of: a) dormancy (22 DAH), b) apical dominance (109 DAH), c) multiple sprouting (153 DAH) and d) senescence (237 DAH) under storage conditions. Chapingo, Mex. Values with the same letter within each type of sugar are not statistically different (Tukey, $P \leq 0.05$).

Figura 2. Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa en los estados de: a) reposo (22 DDC), b) dominancia apical (109 DDC), c) brotación múltiple (153 DDC) y d) senescencia (237 DDC) en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. Valores con la misma letra dentro de cada tipo de azúcar no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

dormancy, was 77 % lower in fructose than Vivaldi in the senescence state (Table 6). These results coincide with those of Sinha et al. (1992), who obtained the least amount of sugars during tuber dormancy. This may be due to the ability of the genotypes to convert soluble sugars into starch (Stark & Love, 2003), coupled with decreased transport of sugars to the tuber due to senescence or foliage defoliation.

The variety Vivaldi recorded the highest sucrose (DA), glucose (BM and S), fructose (S) and total sugars (DA to S) contents among all varieties and physiological states (Table 6). Sowokinos (2001) indicates that tubers, after dormancy, experience an increase in sugar content due to the breakdown of starch into glucose and fructose; therefore, the tuber becomes a source of energy and substrates for subsequent processes (Vreugdenhil, 2004).

Tuber sprouting

The appearance of the tuber sprout marks the end of dormancy (Suttle, 2004). From apical dominance until

and Gigant tuvieron mayor concentración de sacarosa y glucosa (28 y 29 % respectivamente); mientras que, Alpha y Gigant fueron 43 % superiores en fructosa (Figura 2a).

Durante la dominancia apical (Figura 2b), brotación múltiple (Figura 2c) y senescencia (Figura 2d) de los tubérculos, la variedad Vivaldi registró la mayor ($P \leq 0.05$) cantidad de glucosa, fructosa y azúcares totales; además, en la condición de dominancia apical tuvo 41 % mayor contenido de sacarosa que el resto de variedades estudiadas.

La interacción entre variedades y edad fisiológica del tubérculo indicó que el contenido de azúcares solubles en Vivaldi presentó significativamente mayor variación a través de los estados fisiológicos (Cuadro 6). Al respecto, estudios hechos por Sowokinos (2001) indican que, las condiciones de almacenamiento y la carga genética de las variedades pueden afectar el contenido de azúcares en el tubérculo; ya que existen variedades que son más susceptibles a la influencia de factores ambientales (Park et al., 2009; Pritchard & Adam, 1992).

Table 6. Comparison of means of variety interaction by physiological state with the sugar content of potato tubers under storage conditions. Chapingo, Mex.**Cuadro 6. Comparación de medias de la interacción variedad por estado fisiológico del contenido de azúcares de tubérculos de papa, en condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx.**

| Variety/ Variedad | Physiological state/ Estado fisiológico | Sugar concentration (mg·g ⁻¹ from sample expressed in fresh weight)/ Concentración de azúcares (mg·g ⁻¹ de muestra expresado en peso fresco) | | | |
|----------------------|--|---|---------------------|-----------------------|---------------|
| | | Sucrose/ Sacarosa | Glucose/ Glucosa | Fructose/ Fructosa | Total/Totales |
| Alpha | D/R (22 DDC) | 1.61d ^z | 1.56d | 1.12de | 4.30c |
| Alpha | AD/DA (112 DDC) | 1.81cd | 2.17bcd | 1.13de | 5.11bc |
| Alpha | MS/BM (148 DDC) | 2.41bcd | 2.20bcd | 1.32cde | 5.93bc |
| Alpha | S (223 DDC) | 3.07bcd | 2.23bcd | 1.15de | 6.45bc |
| Atlantic | D/R (22 DDC) | 1.98cd | 1.39d | 0.64e | 4.03c |
| Atlantic | AD/DA (147 DDC) | 3.77ab | 1.45d | 0.92de | 6.14bc |
| Atlantic | MS/BM (216 DDC) | 3.76ab | 1.87cd | 0.93de | 6.57bc |
| Atlantic | S (280 DDC) | 3.37abc | 1.85cd | 0.89de | 6.11bc |
| Gigant | D/R (22 DDC) | 2.22bcd | 2.13bcd | 1.24cde | 5.59bc |
| Gigant | AD/DA (77 DDC) | 3.13bcd | 2.33bcd | 1.11de | 6.57bc |
| Gigant | MS/BM (98 DDC) | 2.93bcd | 2.67bcd | 1.52bcde | 7.12abc |
| Gigant | S (223 DDC) | 3.55abc | 3.15bc | 1.57bcd | 8.27ab |
| Vivaldi | D/R (22 DDC) | 2.69bcd | 1.60d | 0.71de | 5.01bc |
| Vivaldi | AD/DA (98 DDC) | 4.93a | 3.56ab | 2.10abc | 10.59a |
| Vivaldi | MS/BM (148 DDC) | 3.28abcd | 4.92a | 2.31ab | 10.52a |
| Vivaldi | S (223 DDC) | 3.14bcd | 4.82a | 2.77a | 10.73a |
| HSD/DMSH | | 1.74 | 1.47 | 0.90 | 3.86 |

^aValues with the same letter within columns are not significantly different (Tukey at $P \leq 0.05$).

HSD: honestly significant difference.

D: dormancy; AD: apical dominance; MS: multiple sprouting; S: senescence; DAH: days after harvest.

^aValores con la misma letra dentro de columnas no difieren estadísticamente (Tukey a una $P \leq 0.05$).

DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

R: reposo; DA: dominancia apical; BM: brotación múltiple; S: senescencia; DDC: días después de la cosecha.

multiple sprouting of the tuber, the varieties Gigant and Vivaldi had significantly greater ($P \leq 0.05$) sprout length (31 and 34 %) (Figure 3a) and dry weight (66 and 59 %) (Figure 3b), respectively, than the varieties Atlantic and Alpha. In senescent tubers, sprout length and dry weight reached the highest values. The varieties Gigant, Vivaldi and Atlantic had 34 % longer sprouts than Alpha. Gigant had 60 % higher sprout dry weight than Alpha and Atlantic (Figure 3).

Some research indicates that the diversification among varieties, in sprout length and dry matter, could be

La variedad Alpha, en condiciones de reposo, tuvo 67 % menos sacarosa que Vivaldi en la dominancia apical; en tanto que, las variedades Alpha, Atlantic y Vivaldi registraron 69 y 58 % menor cantidad de glucosa y azúcares totales que Vivaldi en los demás estados de brotación. La variedad Atlantic en reposo fue 77 % inferior en fructosa que Vivaldi en el estado de senescencia (Cuadro 6). Estos resultados concuerdan con los de Sinha et al. (1992) quienes obtuvieron la menor cantidad de azúcares durante el reposo de los tubérculos de papa. Lo anterior puede ser debido a la habilidad de los genotipos para la conversión de

due to the length of the crop cycle because, during tuber sprouting, sprout length is shorter in late than early varieties (Knowles, Driskill, & Knowles, 2009), as occurred with the Alpha variety in the present study, which had the longest life cycle. Other studies attribute it to tuber size (Park et al., 2009) and the ability varieties have to breakdown the starch into reducing sugars, which are remobilized towards sprout formation and growth (Vreugdenhil, 2004).

azúcares solubles hacia almidón (Stark & Love, 2003), aunado a la disminución del transporte de azúcares al tubérculo por la senescencia o defoliación del follaje. La variedad Vivaldi registró el mayor contenido de sacarosa (DA), glucosa (BM y S), fructosa (S) y azúcares totales (DA a S), entre todas las variedades y estados fisiológicos (Cuadro 6). Sowokinos (2001) indica que los tubérculos, después del reposo, experimentan un incremento en el contenido de azúcares debido al

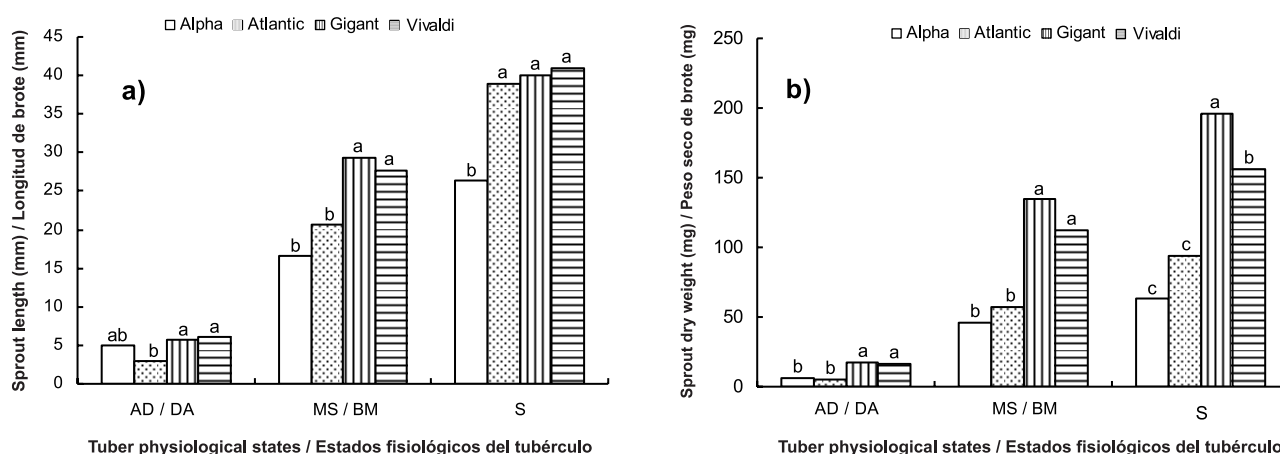


Figure 3. Sprout length (a) and dry weight (b) in the physiological states of apical dominance (AD), multiple sprouting (MS) and senescence (S) in four potato varieties under storage conditions. Chapingo, Mex Values with the same letter within each state are not statistically different (Tukey, $P \leq 0.05$).

Figura 3. Longitud (a) y peso seco (b) de brote en los estados fisiológicos de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S), en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. Valores con la misma letra dentro de cada estado no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

Sugar content in the tuber sprouting process

During tuber sprouting, sprout length and dry weight had a high significant association with soluble sugar content (Figure 4). Increased sprout length (Figure 4a and 4b) and weight (Figure 4c and 4d) were accompanied by an increase, on average, in the concentration of reducing (glucose and fructose) and total sugars in apical dominance, multiple sprouting and senescence of the four varieties.

In the varieties Alpha (Figure 5a and 5b) and Gigant (Figure 5c and 5d), sprout length and weight increased as total sugars did; Vivaldi showed similar behavior in the content of reducing sugars (Figure 5e and 5f).

Sugar content at harvest is one of the most important parameters that determine maturity and, during sprouting, sprout vigor in potato tubers (Ap Rees & Morrell, 1990). In the present study, the average behavior of varieties (Figure 4) and individually in Alpha, Gigant and Vivaldi (Figure 5) showed

desdoblamiento del almidón a glucosa y fructosa; por lo que el tubérculo se convierte en una fuente que provee energía y sustratos para los procesos subsecuentes (Vreugdenhil, 2004).

Brotación de los tubérculos

La aparición del brote en el tubérculo marca el fin del estado de reposo (Suttle, 2004). A partir de la dominancia apical y hasta la brotación múltiple del tubérculo, las variedades Gigant y Vivaldi tuvieron significativamente mayor ($P \leq 0.05$) longitud (31 y 34 %) (Figura 3a) y peso seco del brote (66 y 59 %) (Figura 3b), respectivamente, al de Atlantic y Alpha. En los tubérculos senescentes, la longitud y peso seco del brote alcanzaron los mayores valores. Las variedades Gigant, Vivaldi y Atlantic tuvieron brotes 34 % más largos que Alpha. Gigant tuvo 60 % mayor peso seco de brote que Alpha y Atlantic (Figura 3).

Algunas investigaciones indican que la diversificación entre variedades, en longitud y materia seca del brote, podría deberse a la duración del ciclo de cultivo ya que

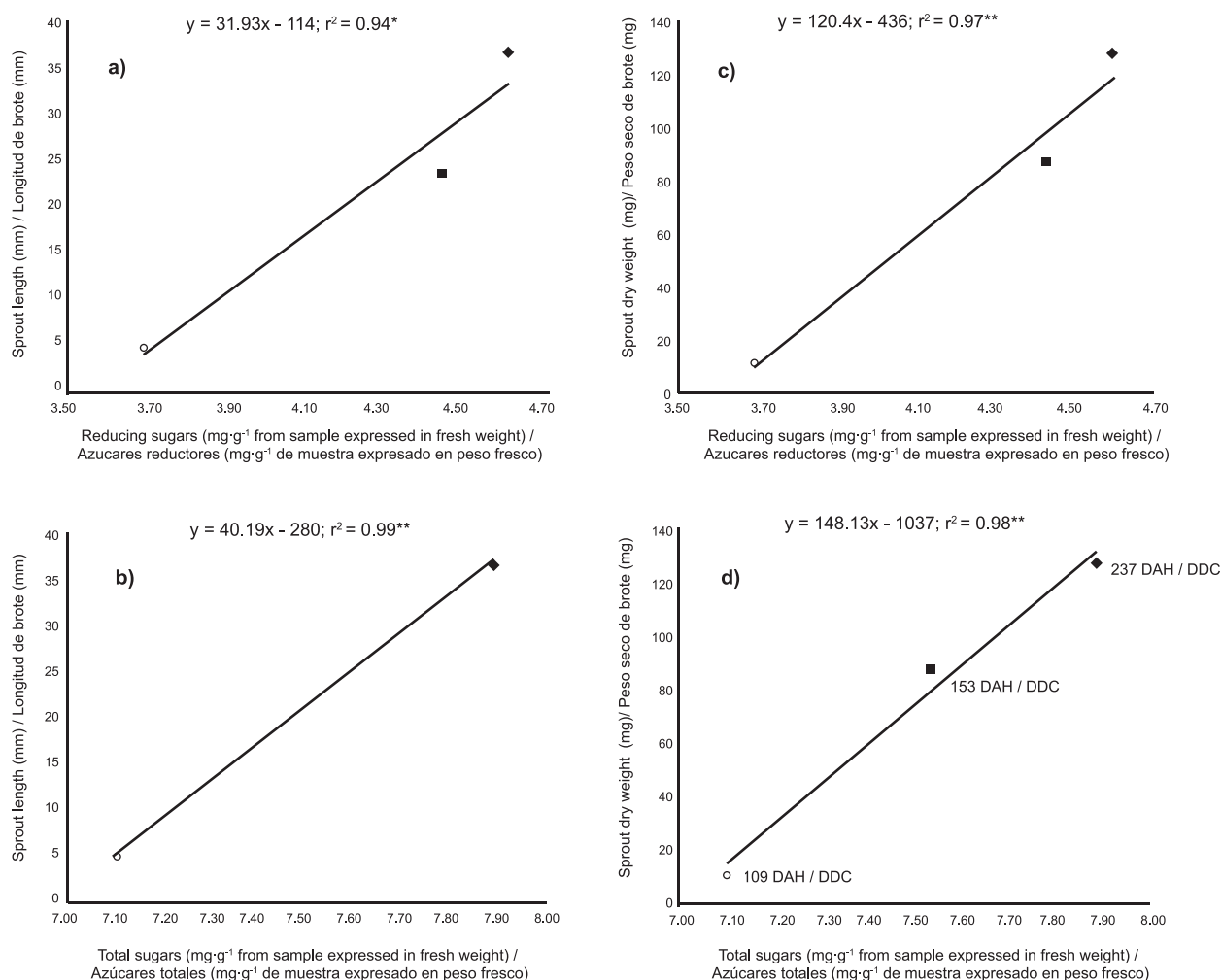


Figure 4. Relationship between sprout length (a and b) and dry weight (c and d) with the content of reducing and total sugars in four potato varieties under storage conditions. Chapingo, Mex. The three points in each graph represent the states of apical dominance (109 DAH), multiple sprouting (153 DAH) and senescence (237 DAH).

Figura 4. Relación entre la longitud (a y b) y peso seco (c y d) del brote, y el contenido de azúcares reductores y totales en cuatro variedades de papa, bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. Los tres puntos en cada gráfica representan a los estados de dominancia apical (109 DDC), brotación múltiple (153 DDC) y senescencia (237 DDC).

increased sprout length and dry weight during apical dominance, multiple sprouting and senescence as the content of reducing and total sugars increased. These results agree with those reported by Davies (1990) and Dogras et al. (1989), who during tuber sprouting recorded high reducing and total sugar contents, possibly due to the ability of some varieties to break down starch into glucose (Vreugdenhil, 2004), to be used as a source of energy and substrates for sprout development. Other studies indicate that when the potato tuber reaches maturity, the capacity for starch synthesis decreases, while the accumulation of sugars in the tuber increases, which contributes to the sprouting process (Viola et al., 2007), as occurred in this work.

durante la brotación del tubérculo la longitud del brote es más corta en variedades tardías que en las precoces (Knowles, Driskill, & Knowles, 2009); como ocurrió con la variedad Alpha en la presente investigación, que fue la de mayor ciclo biológico. Otros estudios lo atribuyen al tamaño del tubérculo (Park et al., 2009) y a la habilidad que tienen las variedades para desdoblar el almidón a azúcares reductores, su removilización hacia la formación y crecimiento del brote (Vreugdenhil, 2004).

Contenido de azúcares en el proceso de brotación del tubérculo

Durante la brotación de los tubérculos, la longitud y peso seco del brote tuvieron alta asociación

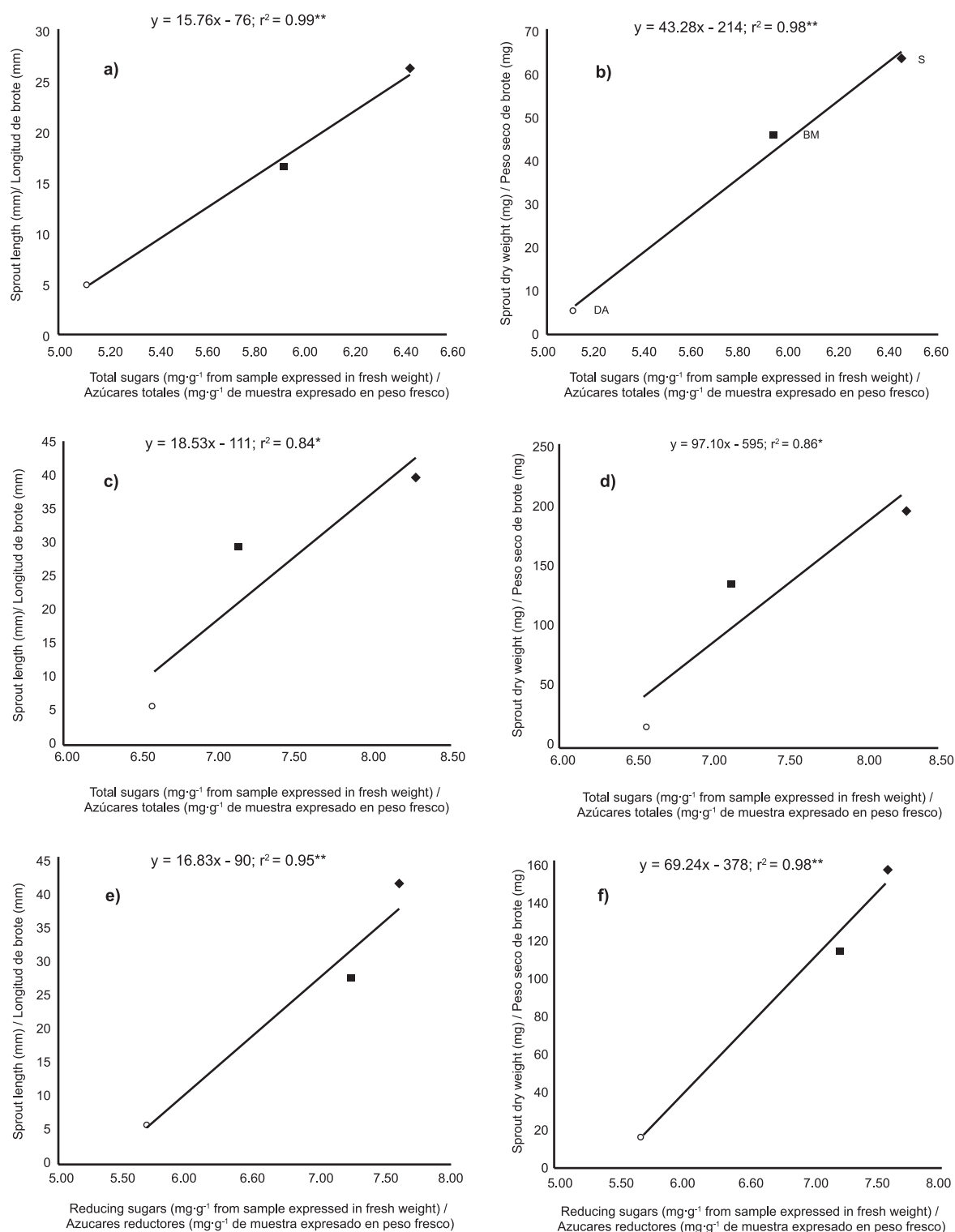


Figure 5. Relationship between sprout length and dry weight with total sugar content in the varieties Alpha (a and b) and Gigant (c and d), and with reducing sugars in Vivaldi (e and f), under storage conditions. Chapingo, Mex. The three points in each graph represent the states of apical dominance (AD), multiple sprouting (MS) and senescence (S).

Figura 5. Relación entre la longitud y peso seco del brote con el contenido de azúcares totales en las variedades Alpha (a y b) y Gigant (c y d), y con los azúcares reductores en Vivaldi (e y f), bajo condiciones de almacenamiento. Chapingo, Méx. Los tres puntos en cada gráfica representan a los estados de dominancia apical (DA), brotación múltiple (BM) y senescencia (S).

In addition to sugars (Viola et al., 2007) and hormones (Sonnewald & Sonnewald, 2014), the genotype (Park et al., 2009), the degree of tuber maturity (Pritchard & Adam, 1992; Sabba et al., 2007) and temperatures during storage (Hertog, Tijskens, & Hak, 1997) can affect sprout growth.

In general, the content of sucrose and glucose, in all varieties studied, was always greater than that of fructose, results that agree with those reported by Rodríguez-Saona and Wrolstad (1997) during dormancy and those of Park et al. (2009) during tuber sprouting. This indicates the importance of these sugars, especially sucrose, which has been considered directly responsible for sprout growth (Debast et al., 2011).

Conclusions

The longer biological cycle of the potato variety Alpha did not result in greater total tuber weight per plant; since it had a similar behavior to that of Gigant and Vivaldi, where the number and weight of commercial tubers per plant were the components that contributed most to yield.

Physiological age (apical dominance, multiple sprouting and senescence) did not imply a higher concentration of soluble sugars in the tubers; in this regard, Vivaldi was the variety that showed the highest content of sucrose and reducing and total sugars.

A higher content of reducing and total sugars in the tuber resulted in greater sprout length and dry weight.

End of English version

References / Referencias

- Ap Rees, T., & Morrell, S. (1990). Carbohydrate metabolism in developing potatoes. *American Journal of Potato Research*, 67(12), 835-847. doi: 10.1007/BF03044296
- Cao, W., & Tibbitts, T. W. (1994). Phasic temperature change patterns affect growth and tuberization in potatoes. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 119(4), 775-778. Recuperado de: <http://journal.ashspublications.org/content/119/4/775.full.pdf+html>
- Cao, W., & Tibbitts, T. W. (1995). Leaf emergence on potato stems in relation to thermal time. *Agronomy Journal*, 87(3), 474-477. doi: 10.2134/agronj1995.00021962008700030013x
- Davies, H. V. (1990). Carbohydrate metabolism during sprouting. *American potato journal*, 67(12), 815-827. doi: 10.1007/BF03044293
- Debast, S., Nunes-Nesi, A., Hajirezaei, M. R., Hofmann, J., Sonnewald, U., Fernie, A. R., & Börnke, F. (2011). Altering trehalose-6-phosphate content in transgenic

significativa con el contenido de azúcares solubles (Figura 4). El incremento en la longitud (Figura 4a y 4b) y peso del brote (Figura 4c y 4d), estuvieron acompañados del aumento en la concentración de azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales en la dominancia apical, brotación múltiple y senescencia en promedio de las cuatro variedades.

En las variedades Alpha (Figura 5a y 5b) y Gigant (Figura 5c y 5d) aumentó la longitud y peso seco del brote conforme los azúcares totales lo hicieron; similar comportamiento mostró Vivaldi en el contenido de azúcares reductores (Figura 5e y 5f).

El contenido de azúcares, al momento de la cosecha, es uno de los parámetros más importantes que determinan la madurez; y durante la brotación, el vigor del brote en los tubérculos de papa (Ap Rees & Morrell, 1990). En la presente investigación, el comportamiento promedio de variedades (Figura 4), y de manera individual en Alpha, Gigant y Vivaldi (Figura 5), mostraron incremento en la longitud y peso seco del brote en la dominancia apical, brotación múltiple y senescencia, a medida que el contenido de azúcares reductores y totales aumentó. Estos resultados concuerdan con los reportados por Davies (1990) y Dogras et al. (1989), quienes durante la brotación de los tubérculos registraron alto contenido de azúcares reductores y totales; debido, posiblemente, a la habilidad que tienen algunas variedades para desdoblar el almidón a glucosa (Vreugdenhil, 2004), y ser utilizada como fuente de energía y sustratos para el desarrollo del brote. Otros estudios indican que, al momento de la madurez del tubérculo de papa, la capacidad de síntesis de almidón disminuye, mientras que la acumulación de azúcares en el tubérculo aumenta; lo que contribuye al proceso de brotación (Viola et al., 2007), como ocurrió en este trabajo.

Además de los azúcares (Viola et al., 2007) y las hormonas (Sonnewald & Sonnewald, 2014), el genotipo (Park et al., 2009), el grado de madurez del tubérculo (Pritchard & Adam, 1992; Sabba et al., 2007) y las temperaturas durante el almacenamiento (Hertog, Tijskens, & Hak, 1997) pueden influir en el crecimiento del brote.

En general, el contenido de sacarosa y glucosa, en todas las variedades estudiadas, fue siempre mayor al de fructosa; resultados que concuerdan con los reportados por Rodríguez-Saona y Wrolstad (1997) en la condición de reposo y de Park et al. (2009) en la brotación de los tubérculos. Lo que indica la importancia de éstos azúcares, sobre todo la sacarosa, la cual ha sido considerada como la responsable directa en el crecimiento del brote (Debast et al., 2011).

Conclusiones

La mayor duración, en el ciclo biológico de la papa variedad Alpha, no repercutió en mayor peso total

- potato tubers affects tuber growth and alters responsiveness to hormones during sprouting. *Plant physiology*, 156(4), 1754-1771. doi: <http://dx.doi.org/10.1104/pp.111.179903>
- Dogras, C., Siomos, A., & Psomakelis, C. (1989). Sugar content, dry matter and sprouting of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers stored at 6 °C and 10 °C in relation to cultivar and area of production. *Acta Horticulturae*, 258, 547-554. Recuperado de: http://www.actahort.org/books/258/258_62.htm
- García, E. (1988). *Modificación al Sistema de Clasificación Climática de Köppen, para Adaptarlo a las Condiciones de la República Mexicana*. México: UNAM, Instituto de Geografía.
- Haverkort, A. J., Van De Waart, M., & Bodlaender, K. B. A. (1990). The effect of early drought stress on numbers of tubers and stolons of potato in controlled and field studies. *Potato Research*, 33(1), 89-96. doi: 10.1007/BF02358133
- Hertog, M. L. A. T. M., Tijssens, L. M. M., & Hak, P. S. (1997). The effect of temperature and senescence on the accumulation of reducing sugars during storage of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers: a mathematical model. *Postharvest Biology and Technology*, 10(1), 67-69. doi: 10.1016/S0925-5214(97)87276-6
- Knowles, N. R., Driskill, E. P., & Knowles, L. O. (2009). Sweetening responses of potato tubers of different maturity to conventional and non-conventional storage temperature regimes. *Postharvest Biology and Technology*, 52(1), 49-61. doi:10.1016/j.postharvbio.2008.08.015
- 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. *European Journal of Agronomy*, 5(3), 207-217. doi: 10.1016/S1161-0301(96)02032-1
- Morales-Fernández, S. D., Mora-Aguilar, R., Rodríguez-Pérez, J. E., Salinas-Moreno, Y., Colinas-León, M., & Lozoya-Saldaña, H. (2011). Desarrollo y rendimiento de papa en respuesta a la siembra de semilla-tubérculo inmadura. *Revista Chapingo. Serie horticultura*, 17(1), 67-75. doi: dx.doi.org/10.5154/r.rchsh.2011.17.010
- Park, S. W., Jeon, J. H., Kim, H. S., Hong, S. J., Aswath, C., & Joung, H. (2009). The effect of size and quality of potato microtubers on quality of seed potatoes in the cultivar 'Superior'. *Scientia horticulturae*, 120(1), 127-129. doi: 10.1016/j.scienta.2008.09.004
- Pritchard, M. K., & Adam, L. R. (1992). Preconditioning and storage of chemically immature Russet Burbank and Shepody potatoes. *American Potato Journal*, 69(12), 805-815. doi: 10.1007/BF02854188
- Rodríguez-Saona, L. E., & Wrolstad, R. E. (1997). Influence of potato composition on chip color quality. *American Potato Journal*, 74(2), 87-106. doi: 10.1007/BF02851555
- Sabba, R. P., Bussan, A. J., Michaelis, B. A., Hughes, R., Drilias, M. J., & Glynn, M. T. (2007). Effect of planting and vine-kill timing on sugars, specific gravity and skin set in processing potato cultivars. *American Journal of Potato Research*, 84(3), 205-215. doi: 10.1007/BF02986270
- Sinha, N. K., Cash, J. N., & Chase, R. W. (1992). Differences in sugars, chip color, specific gravity and yield of selected potato cultivars grown in Michigan. *American potato journal*, 69(6), 385-389. doi: 10.1007/BF02877489
- Sonnewald, S., & Sonnewald, U. (2014). Regulation of potato tuber sprouting. *Planta*, (239), 27-38. doi: 10.1007/s00425-013-1968-z
- Sowokinos, J. R. (2001). Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes. *American Journal of Potato Research*, 78(3), 221-236. doi: 10.1007/BF02883548
- Stark, J. C., & Love, S. I. (2003). Tuber quality. In Stark, J. C., & Love, S. I. (Eds.), *Potato production systems* (pp. 329-343). Idaho: Center of Potato Research and Education.
- Statistical Analysis System (SAS Institute). (2004). *SAS/STAT 9.1 user's guide*. Cary, NC, USA: Autor.
- Struik, P. C., Haverkort, A. J., Vreugdenhil, D., Bus, C. B., & Dankert, R. (1990). Manipulation of tuber-size distribution of a potato crop. *Potato Research*, 33(4), 417-432. doi: 10.1007/BF02358019
- Suttle, J. C. (2004). Physiological regulation of potato tuber dormancy. *American Journal of Potato Research*, 81(4), 253-262. doi: 10.1007/BF02871767
- Thompson, A. L., Love, S. L., Sowokinos, J. R., Thornton, M. K., & Shock, C. C. (2008). Review of the sugar end disorder in potato (*Solanum tuberosum*, L.). *American Journal of Potato Research*, 85(5), 375-386. doi: 10.1007/s12230-008-9034-2
- Van Es, A., & Hartmans, Y. (1981). Sugars and starch during tuberization, storage and sprouting In Rastovskí, A., & Van Es, A. (eds.), *Storage of potatoes* (pp. 82-98). Wageningen, The Netherlands: Pudoc.
- Viola, R., Pelloux, J., van der Ploeg, A., Gillespie, T., Marquis, N., Roberts, A. G., & Hancock, R. D. (2007). Symplastic connection is required for bud outgrowth following dormancy in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers.

Fin de la versión en español

- Plant Cell Environment*, (30), 973–983. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01692.x
- Vreugdenhil, D. (2004). Comparing potato tuberization and sprouting: Opposite phenomena?. *American journal of potato research*, 81(4), 275-280. doi: 10.1007/BF02871769
- Walworth, J. L., & Carling, D. E. (2002). Tuber initiation and development in irrigated and non-irrigated potatoes. *American journal of potato research*, 79(6), 387-395. doi: 10.1007/BF02871683
- Wiersema, S. G. (1985). *Desarrollo Fisiológico de Tubérculos-Semilla de Papa*. Centro Internacional de la Papa. Lima, Perú.
- Wolf, S. (1993). Effect of leaf age on photosynthesis, carbon transport and carbon allocation in potato plants. *Potato research*, 36(3), 253-262. doi: 10.1007/BF02360534