

Growth and sugar content of potato tubers in four maturity stages under greenhouse conditions

Crecimiento y contenido de azúcares de tubérculo de papa en cuatro estados de madurez en condiciones de invernadero

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

¹Benemérita Universidad Autónoma de Puebla, Facultad de Ingeniería Agrohidráulica. Av. Universidad s/n, San Juan Acateno, Teziutlán, Puebla, C. P. 73695, MÉXICO.

²Universidad Autónoma Chapingo, Departamento de Fitotecnia. 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.

*Corresponding author: moralesuno1@hotmail.com, teléfono: 919 116 37 99.

Abstract

The sugar content in the potato tuber determines the optimum harvest time, the type of processing and its handling during storage. The aim of this study was to evaluate the growth and yield of four potato varieties under greenhouse conditions and to determine the soluble sugar content of this tuber at different maturity stages. For this, potatoes (5 ± 1 g) of four varieties were sampled at four maturity stages, from the beginning of tuberization to physiological maturity, in which the soluble sugar content was determined by high-performance liquid chromatography (HPLC). The Alpha variety had the longest growth cycle (1,230 degree days, $P \leq 0.05$), while Mondial had the highest yield (380 g, $P \leq 0.05$), 75, 31 and 31 % more than Vivaldi, Alpha and Atlantic, respectively, attributed to the highest average tuber weight (61 g, $P \leq 0.05$). The highest content of sucrose, glucose and fructose (7.65, 2.22 and 0.37 mg·g⁻¹, respectively) was recorded 21 days after the start of tuberization, quantities that decreased ($P \leq 0.05$) during tuber development. Atlantic stands out with the lowest levels ($P \leq 0.05$) of sucrose, glucose, fructose and total sugars in the different stages of tuber maturity. Average tuber weight was negatively correlated ($P \leq 0.05$) with the contents of sucrose, reducing sugars (glucose and fructose) and total sugars.

Keywords: *Solanum tuberosum*, phenology, tuber weight, sucrose, reducing sugars.

Resumen

El contenido de azúcares en el tubérculo de papa determina el momento óptimo de cosecha, el tipo de procesamiento y su manejo durante el almacenamiento. La presente investigación tuvo como objetivo evaluar el crecimiento y rendimiento de cuatro variedades de papa en condiciones de invernadero y determinar el contenido de azúcares solubles de este tubérculo en diferente estado de madurez. Para ello, se muestrearon papas (5 ± 1 g) de cuatro variedades en cuatro estados de madurez, desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica, en los que se determinó el contenido de azúcares solubles por cromatografía líquida de alta resolución (HPLC). La variedad Alpha tuvo el mayor ciclo biológico (1,230 grados día, $P \leq 0.05$); en tanto que Mondial presentó el máximo rendimiento (380 g, $P \leq 0.05$), 75, 31 y 31 % más que Vivaldi, Alpha y Atlantic, respectivamente, atribuido al mayor peso promedio de tubérculo (61 g, $P \leq 0.05$). El contenido de sacarosa, glucosa y fructosa más alto (7.65, 2.22 y 0.37 mg·g⁻¹, respectivamente) se presentó 21 días después del inicio de tuberización; cantidades que disminuyeron ($P \leq 0.05$) durante el desarrollo de tubérculos. Atlantic destaca con los niveles más bajos ($P \leq 0.05$) de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales en los diferentes estados de madurez del tubérculo. El peso promedio del tubérculo se correlacionó en forma negativa ($P \leq 0.05$) con los contenidos de sacarosa, azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales.

Palabras clave: *Solanum tuberosum*, fenología, peso de tubérculos, sacarosa, azúcares reductores.

Please cite this article as follows (APA 6): Morales-Fernández, S. D., Mora-Aguilar, R., Salinas-Moreno, Y., Rodríguez-Pérez, J. E., Colinas-León, M. T., & Lozoya-Saldaña, H. (2018). Growth and sugar content of potato tubers in four maturity stages under greenhouse conditions. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 24(1), 53-67. doi: 10.5154/r.rchsh.2016.11.029



Revista Chapingo
Serie Horticultura

Introduction

The potato (*Solanum tuberosum* L.) is the fourth most important food crop in the world, surpassed by rice (*Oryza sativa* L.), wheat (*Triticum aestivum* L.) and corn (*Zea mays* L.), and plays a crucial role in food security and the economic development of humanity (Zhang, Hou, Liu, Xie, & Song, 2014). Tubers are rich in carbohydrates, proteins, minerals and vitamins, as well as having certain antioxidant properties (Suttle, 2008).

Dry matter production in the potato crop is determined by a variety of different factors; one of the most influential is the duration of its growth cycle, expressed through a set of phases and phenological stages, which in turn depend on the environment and the cultivar (Kooman, Fahem, Tegera, & Haverkort, 1996). Under non-limiting conditions, temperature can drastically affect biomass production, especially when it exceeds 20 °C during the tuber bulking stage (Rykaczewska, 2015); therefore, the regulation of this factor is crucial, especially in protected agriculture.

The yield, defined as the product of the number of tubers per plant and their weight (Lynch, Kozub, & Kawchuk, 2001), is determined by the genotype, the environment and their interaction (Milton & Allen, 1995). Thus, the formation of tubers in the potato plant is a complex process that involves different biological systems induced by environmental signals, such as a short photoperiod, low temperatures and high moisture content in the soil (Cenzano, Abdala, & Hause, 2007).

The induction of tuberization occurs in the leaves through the phytochrome. Initially, gibberellic acid activates a transmissible signal to the subapical region of the stolon; this causes cellular division to generate, instead of longitudinal growth, a radial expansion (Cenzano et al., 2007; Hannapel, Chen, Rosin, Banerjee, & Davies, 2004; Viola et al., 2007) by apoplastic transport towards the apical meristem and the subapical region (Hancock, Roberts, & Viola, 2008). In this way, the development of the tuber occurs thanks to the discharge of photoassimilates in cells of the lateral parenchyma that produces widening of the subapical region due to the accumulation of proteins and carbohydrates, which are later transformed into starches (Cenzano et al., 2007; Hancock et al., 2008).

During the tuberization stage, massive starch accumulation occurs in the tuber, which represents a great demand for carbohydrates (Sabba et al., 2007); this causes the highest levels of sucrose, glucose and fructose to be recorded in young or immature tubers (Stark & Love, 2003), and as they reach physiological maturity these concentrations tend to decrease (Knowles, Driskill, & Knowles, 2009). Some research

Introducción

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es el cuarto cultivo alimenticio de mayor importancia a nivel mundial, superado por el arroz (*Oryza sativa* L.), trigo (*Triticum aestivum* L.) y maíz (*Zea mays* L.), y juega un papel crucial en la seguridad alimentaria y el desarrollo económico de la humanidad (Zhang, Hou, Liu, Xie, & Song, 2014). Los tubérculos son ricos en carbohidratos, proteínas, minerales y vitaminas, además de poseer ciertas propiedades antioxidantes (Suttle, 2008).

La producción de materia seca en el cultivo de papa es determinada por factores de diferente índole; uno de los que más influye es la duración del ciclo biológico, expresado a través de un conjunto de fases y etapas fenológicas, y que a su vez dependen del ambiente y del cultivar (Kooman, Fahem, Tegera, & Haverkort, 1996). En condiciones no limitantes, la temperatura puede afectar en forma drástica la producción de biomasa, especialmente cuando supera los 20 °C durante la etapa de llenado del tubérculo (Rykaczewska, 2015); por lo que la regulación de este factor es preponderante, especialmente en la agricultura protegida.

El rendimiento, definido como el producto del número de tubérculos por planta y su peso (Lynch, Kozub, & Kawchuk, 2001), está determinado por el genotipo, el ambiente y su interacción (Milton & Allen, 1995). Así, la formación de tubérculos en la planta de papa es un proceso complejo que involucra diferentes sistemas biológicos inducidos mediante señales ambientales, como el fotoperíodo corto, temperaturas bajas y contenido alto de humedad en el suelo (Cenzano, Abdala, & Hause, 2007).

La inducción de la tuberización se produce en las hojas a través del fitocromo. Inicialmente, el ácido giberélico activa una señal transmisible a la región subapical del estolón; esto causa que la división celular genere, en lugar de crecimiento longitudinal, una expansión radial (Cenzano et al., 2007; Hannapel, Chen, Rosin, Banerjee, & Davies, 2004; Viola et al., 2007) mediante el transporte apoplástico hacia el meristemo apical y la región subapical (Hancock, Roberts, & Viola, 2008). De esta manera, el desarrollo del tubérculo ocurre gracias a la descarga de fotoasimilados en células del parénquima lateral que produce ensanchamiento de la región subapical por la acumulación de proteínas y carbohidratos, que más tarde son transformados en almidones (Cenzano et al., 2007; Hancock et al., 2008).

Durante la etapa de tuberización ocurre la acumulación masiva de almidón en el tubérculo, lo que representa una gran demanda de carbohidratos (Sabba et al., 2007); esto provoca que los niveles más altos de sacarosa, glucosa y fructosa se registran en tubérculos jóvenes o inmaduros (Stark & Love, 2003), y a medida que

reports values of 0.2 to 1.5 % sucrose and 0.01 to 0.7 % reducing sugars in immature tubers (Kolbe & Stephan-Beckmann, 1997; Kumar & Ezekiel, 2006), while during physiological maturity, 0.1 to 0.6 % sucrose and 0.04 to 0.4 % reducing sugars have been found (Knowles et al., 2009; Kumar & Ezekiel, 2006; Sabha et al., 2007).

The exact quantification of sugars in potatoes is important for scientific and commercial purposes. The main sugars present in this tuber are sucrose, glucose, fructose (Morales-Fernández et al., 2015) and small amounts of maltose during sprouting (Ilin, Durovka, & Markovic, 1997), whose contents are affected by the genotype, phenological status, crop management, environmental factors and storage conditions (Thompson, Love, Sowokinos, Thornton, & Shock, 2008).

Based on the above, the aim of this research was to evaluate the growth and yield of four potato varieties under greenhouse conditions and to determine the soluble sugar content of this tuber at different maturity stages.

Materials and methods

The research was conducted at the *Universidad Autónoma Chapingo* Institute of Horticulture (19° 29' North latitude and 98° 53' West longitude, at 2,250 masl), between October (2008) and February (2009), under greenhouse conditions.

The commercial potato varieties studied were Alpha, Atlantic, Mondial and Vivaldi. At planting, minitubers of 23 to 32 mm in diameter in a physiological state of apical dominance were used. Two minitubers of each variety were established in black, 6-L polyethylene bags, with a substrate composed of a peat moss-perlite mixture (1:1 v/v), at a depth of 10 cm. The bags were placed with a separation of 30 and 10 cm between rows and lines, respectively.

At planting, 1.2 g of the mixture of N, P, K, Ca and Mg, with 34, 31, 27, 4 and 4 %, respectively, were applied to the substrate of each bag. During the crop cycle, irrigation was applied manually to field capacity, according to the crop's water needs. From tuber emergence to physiological maturity, the maximum and minimum air temperature was recorded daily (Figure 1) with a Taylor® model 5458 mercury column thermometer; with these data the average temperature was obtained. The maximum temperature fluctuated between 27 and 45 °C, and the minimum temperature between 1 and 11 °C (Figure 1). Temperatures above 30 °C and below 10 °C were observed in the growing season, but had a short duration through one day.

With the classical residual method, and by considering a base temperature of 6 °C (Cao & Tibbits, 1995), the

alcanzan la madurez fisiológica dichas concentraciones tienden a disminuir (Knowles, Driskill, & Knowles, 2009). En algunas investigaciones se reportan valores de 0.2 a 1.5 % de sacarosa y de 0.01 a 0.7 % de azúcares reductores en tubérculos inmaduros (Kolbe & Stephan-Beckmann, 1997; Kumar & Ezekiel, 2006); mientras que durante la madurez fisiológica, se han encontrado de 0.1 a 0.6 % de sacarosa y de 0.04 a 0.4 % de azúcares reductores (Knowles et al., 2009; Kumar & Ezekiel, 2006; Sabha et al., 2007).

La cuantificación exacta de azúcares en papa es importante para propósitos científicos y comerciales. Los principales azúcares presentes en este tubérculo son la sacarosa, glucosa, fructosa (Morales-Fernández et al., 2015) y pequeñas cantidades de maltosa durante la brotación (Ilin, Durovka, & Markovic, 1997), cuyos contenidos son afectados por el genotipo, el estado fenológico, el manejo del cultivo, factores ambientales y condiciones de almacenamiento (Thompson, Love, Sowokinos, Thornton, & Shock, 2008).

Con base en lo anterior, la presente investigación tuvo como propósito evaluar el crecimiento y rendimiento de cuatro variedades de papa en condiciones de invernadero y determinar el contenido de azúcares solubles de este tubérculo en diferente estado de madurez.

Materiales y métodos

La investigación se realizó en el Instituto de Horticultura de la Universidad Autónoma Chapingo (19° 29' latitud norte y 98° 53' longitud oeste, a 2,250 msnm), entre los meses de octubre (2008) y febrero (2009), bajo condiciones de invernadero.

Las variedades comerciales de papa estudiadas fueron Alpha, Atlantic, Mondial y Vivaldi. En la siembra se usaron minitubérculos de 23 a 32 mm de diámetro en estado fisiológico de dominancia apical. Se establecieron dos minitubérculos de cada variedad en bolsas de polietileno color negro con capacidad de 6 L, con sustrato compuesto por la mezcla de turba - perlita (1:1 v/v), a 10 cm de profundidad. Las bolsas se colocaron con separación de 30 y 10 cm entre hileras y filas, respectivamente.

En la siembra, al sustrato de cada bolsa se le aplicó 1.2 g de la mezcla de N, P, K, Ca y Mg, con 34, 31, 27, 4 y 4 %, respectivamente. Durante el ciclo de cultivo, el riego se aplicó de forma manual a capacidad de campo, de acuerdo con las necesidades hídricas del cultivo. Desde la emergencia y hasta la madurez fisiológica del tubérculo, se registró diariamente la temperatura máxima y mínima del aire (Figura 1) con termómetro de columna de mercurio marca Taylor® modelo 5458; con estos datos se obtuvo la temperatura media.

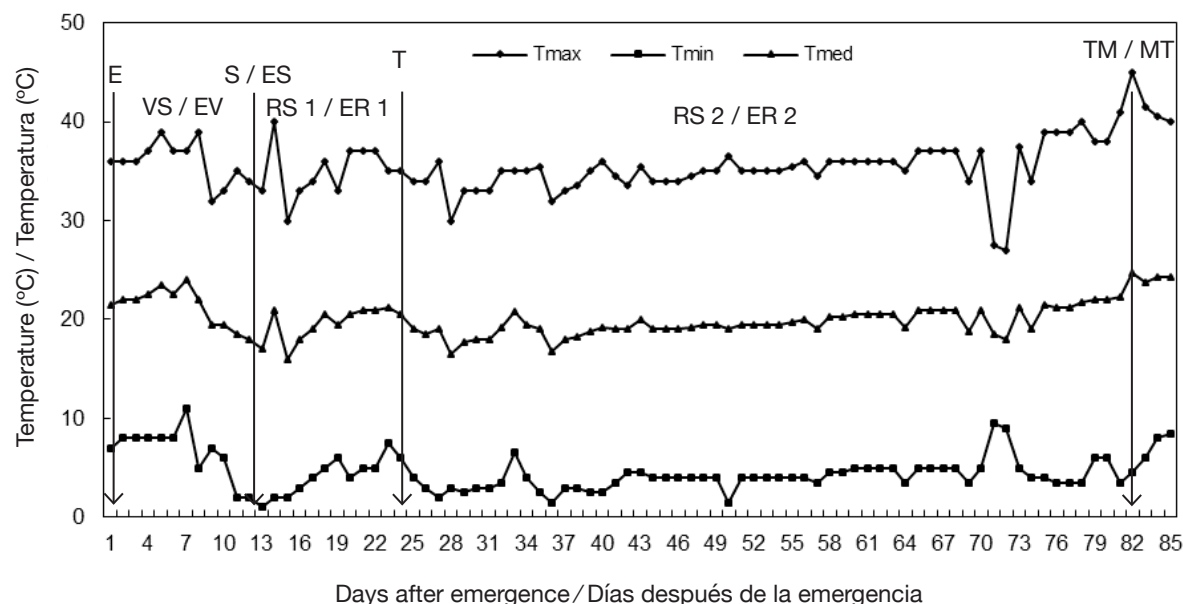


Figure 1. Air temperature recorded during the growing season under greenhouse conditions. Chapingo, Mexico Autumn-winter cycle, 2008-2009. The arrows indicate the emergence (E), stolon (S), tuberization (T) and physiological maturity of the tuber (TM) initiation phases, and the intervals between them 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 la estación de crecimiento en condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo otoño-invierno, 2008-2009. Las flechas indican las fases de emergencia (E), inicio de estoloneo (ES), tuberización (T) y madurez fisiológica del tubérculo (MT), y los intervalos entre éstas a las etapas vegetativa (EV), reproductiva inicial (ER 1) y reproductiva final (ER 2). Valores promedio de cuatro variedades.

number of cumulative degree days (DD) from emergence to the beginning of each phenological phase was determined. From this information, the duration of the phenological stage in each genotype studied was determined.

The emergence (E) phase was determined when 50 % of the plants in the experimental unit had emerged, and the start of the stolon stage (S) when the first stolon was observed in the main stem. The initiation of tuberization or tuber growth (T) was considered when the apex of the stolon thickened. The physiological maturity of the tuber (TM) was established visually based on the loss of the green color of the foliage or the beginning of its senescence.

The vegetative stage (VS) was the period from emergence to the onset of the stolon stage, during which the growth of the aerial part and establishment of the root system in the underground part occur. The initial reproductive stage (RS 1), characterized by the generation and growth of stolons, occurred between the onset of the stolon stage and tuberization. The final reproductive stage (RS 2) occurred from the beginning of tuberization until the physiological maturity of the tuber, and in it the growth of the tuber occurred.

La temperatura máxima fluctuó entre 27 y 45 °C, y la mínima entre 1 y 11 °C (Figura 1). Se observaron temperaturas superiores a 30 °C e inferiores a 10 °C en la estación de crecimiento; las cuales tuvieron duración corta a través de un día.

Con el método residual clásico, y al considerar una temperatura base de 6 °C (Cao & Tibbits, 1995), se determinó el número de grados día acumulados (GD) desde la emergencia hasta el inicio de cada fase fenológica. A partir de esta información se determinó la duración de la etapa fenológica en cada genotipo estudiado.

La fase de emergencia (E) se determinó cuando 50 % de las plantas de la unidad experimental habían emergido; el inicio de estoloneo (ES), cuando se observó el primer estolón en el tallo principal. El inicio de tuberización o de crecimiento del tubérculo (T) se consideró cuando engrosó el ápice del estolón. La madurez fisiológica del tubérculo (MT), se estableció visualmente con base en la pérdida del color verde del follaje o inicio de la senescencia de éste.

La etapa vegetativa (EV) fue el periodo transcurrido desde la emergencia hasta el inicio del estoloneo,

At harvest, the number of tubers per plant (NTP) with a diameter greater than 5 mm and tuber weight per plant (TWP, in g) were quantified. Average tuber weight per plant (ATWP, in g) was obtained from the TWP/NTP ratio.

The dry matter of the aerial part (ADM, in g), which included leaves and stems, as well as the dry matter of the underground part (RDM, in g), which included the root and part of the stolon, were determined in the harvest from two plants of the experimental unit. The structures were dried for 72 h at 75 °C in a Blue M® model POM-326F stove.

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

Obtaining samples

During tuber development, four samplings were carried out; the first 21 days after the start of tuberization and the other three at intervals of 14 ± 2 days, where the last coincided with physiological maturity. The samples were made from two plants established in an experimental unit. For the sugar content determinations, the largest tuber was selected, of which two duplicates were considered (Table 1). Each sample consisted of 5 ± 1 g of the central part of the tuber, which was 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 brought to boiling temperature for 5 min. The extract was decanted and the residue was subjected to a second extraction with 10 mL of ethanol. At the end,

durante el cual ocurre el crecimiento de la parte aérea y establecimiento del sistema radical en la parte subterránea. La etapa reproductiva inicial (ER 1), caracterizada por la generación y crecimiento de estolones, ocurrió entre el inicio de estoloneo y el de tuberización. La etapa reproductiva final (ER 2) sucedió desde el inicio de la tuberización hasta la madurez fisiológica del tubérculo, y en ella ocurrió el crecimiento de éste.

En la cosecha se cuantificó el número de tubérculos por planta (NTP) con diámetro mayor a 5 mm y el peso de tubérculos por planta (PTP, en g). El peso promedio de tubérculo por planta (PPTP, en g) se obtuvo a partir del cociente PTP/NTP.

La materia seca de la parte aérea (MSA, en g), que incluyó hojas y tallos, así como la materia seca de la parte subterránea (MSR, en g), que comprendió raíz y parte del estolón, se determinaron en la cosecha a partir de dos plantas de la unidad experimental. Las estructuras se secaron durante 72 h a 75 °C en estufa marca Blue M® modelo POM-326F.

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

Obtención de muestras

Durante el desarrollo del tubérculo se realizaron cuatro muestreos; el primero 21 días después del inicio de la tuberización y los otros tres en intervalos de 14 ± 2 días, donde el último coincidió con la madurez fisiológica. Las muestras se realizaron a partir de dos plantas establecidas en una unidad experimental. Para las determinaciones del contenido de azúcares se seleccionó el tubérculo de mayor tamaño, del cual se consideraron dos duplicados (Cuadro 1).

Table 1. Weight of tubers of four potato varieties with a different maturity stage. Chapingo, Mexico.
Cuadro 1. Peso de tubérculos de cuatro variedades de papa con diferente estado de madurez. Chapingo, México.

Variety/ Variedad	Tuber maturity stage / Estado de madurez del tubérculo							
	One / Uno		Two / Dos		Three / Tres		Four / Cuatro	
	DAT ^z / DDT ^z	Weight ^y (g) / Peso ^y (g)	DAT / DDT	Weight (g) / Peso (g)	DAT / DDT	Weight (g) / Peso (g)	DAT / DDT	Weight (g) / Peso (g)
Alpha	25	14	40	32	54	45	67	69
Atlantic	9	14	23	29	37	39	50	66
Mondial	26	21	40	47	54	67	67	84
Vivaldi	24	8	38	9	52	26	64	41
Media	21	14	35	29	49	44	62	65

^zDAT: days after the start of tuberization; ^y average of 2 tubers.

^zDDT: días después del inicio de la tuberización; ^y promedio de 2 tubérculos.

the extracts were mixed. Subsequently, the mixture was centrifuged for 15 min at 4,000 x g in a HERLE model Z230A centrifuge (Labnet International, Inc. Edison, NJ. U.S.A), filtered with Whatman number 4 paper and mannitol was added at a concentration of 4 mg·mL⁻¹ as internal standard. Finally, the extract was adjusted to 25 mL with the same solvent used for the extraction.

From the graduated extract, 10 mL were taken to concentrate to dryness under reduced pressure at 40 °C, in a BUCHI R-215 rotoevaporator (Switzerland). The residue was resuspended in 2 mL of HPLC-grade water to pass it through a column containing ion exchange resins, one basic (0.5 mL of Dowex - 1 x 8 - Fluka) and the other acid (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 acrodisk in order to collect the sample in a 1.5-mL vial.

Analysis of sugars in HPLC

A Perkin Elmer series 200 high-performance liquid chromatography system (Boston Ma. U.S.A), consisting of an autosampler, quaternary pump, degasifier, refractive index detector and column oven, was used. The system was operated with TotalChrom version 6.2.1 software. A Rezex, RCM-monosaccharide Ca⁺² (8 %) column 30 cm long and 7.8 mm in diameter was used. HPLC-grade water was used as the mobile phase. The flow rate was 0.6 mL·min⁻¹, the injected sample volume was 20 µL and the running time was 25 min. The temperature of the column was maintained at 85 °C. Standard curves were developed with commercial standards for sucrose, glucose and fructose (Sigma, MN), at concentrations of 0.5, 1.0, 2.5 and 5 mg·mL⁻¹ (Morales-Fernández et al., 2015; Rodríguez-Saona & Wrolstad, 1997). Each point of the curves was injected at least three times to obtain the data of the area associated with each concentration; with this information the regression equations for each sugar were obtained.

A randomized complete block experimental design was used with three replicates, and the experimental unit consisted of four containers (bags) filled with substrate. With the obtained data an analysis of variance and regression was made. In addition, Tukey's range test was applied ($P \leq 0.05$); for this, Statistical Analysis System software (SAS, 2004) was used.

Results and discussion

Crop phenology

The crop's phenological development was adapted to greenhouse conditions. The observed mean temperature of 20 °C coincided with the optimum for potato cultivation (Rykaczewska, 2015), which allowed the

Cada muestra consistió de 5 ± 1 g de la parte central del tubérculo, misma que se colocó en nitrógeno líquido (-196 °C) hasta su análisis.

Extracción de carbohidratos solubles

Las muestras congeladas de tubérculo se molieron individualmente en una licuadora, 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, la mezcla se centrifugó por 15 min a 4,000 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 le agregó manitol en concentración de 4 mg·mL⁻¹ como estándar interno. Finalmente, el extracto se aforó a 25 mL con el mismo solvente empleado para la extracción.

Del extracto aforado se tomaron 10 mL para concentrar a sequedad con presión reducida a 40 °C, en un rotoevaporador BUCHI R-215 (Switzerland). El residuo se resuspendió en 2 mL de agua grado HPLC para pasarlo a través de 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 acrodisk de nylon de 0.45 µm con el fin de colectar 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 de 25 min. La temperatura de la columna se mantuvo a 85 °C. Se elaboraron curvas patrón con estándares comerciales de sacarosa, glucosa y fructosa (Sigma, MN), en concentraciones de 0.5, 1.0, 2.5 y 5 mg·mL⁻¹ (Morales-Fernández et al., 2015; Rodríguez-Saona & Wrolstad, 1997). Cada punto de las curvas se inyectó al menos tres veces para obtener los datos del área asociada a cada concentración; con esta información se obtuvieron las ecuaciones de regresión para cada azúcar.

El experimento se estableció bajo el diseño de bloques completos al azar con tres repeticiones, y la unidad

development and accumulation of adequate tuber dry matter, without observing secondary tuberization and physiological defects in the tuber, characteristic of crops grown at high temperatures (Rykaczewska, 2015).

The potato varieties had differential behavior ($P \leq 0.05$) with respect to the growth cycle. Alpha and Vivaldi were contrasting, since the latter required 11 % fewer DD to the physiological maturity of the tuber, while Atlantic and Mondial had intermediate duration (1194 DD). Except in Atlantic, the varieties started the stolonage stage (200 DD) and tuberization (309 DD) at the same time, and had statistically similar behavior in the vegetative (200 DD) and initial reproductive (109 DD) stages. However, greater variations ($P \leq 0.05$) occurred in the final reproductive phase, which had an impact on the decrease in the growth cycle of the varieties (Table 2), a situation similar to that reported by Morales-Fernández et al. (2011), due to genotypic and environmental differences in crop development (Rykaczewska, 2015).

Yield and its components, and dry matter content

High temperatures (Figure 1) occurred in the initial reproductive stage (RS 1), which, according to Struik, Haverkort, Vreugdenhil, Bus, and Dankert (1990), could be beneficial to promote branching and increase the number of stolons, a condition that directly increases the number of tubers and these, in turn, have an

experimental consistió de cuatro contenedores (bolsas) llenas con sustrato. Con los datos obtenidos se realizó un análisis de varianza y de regresión. Además, se aplicaron pruebas de comparación de medias de Tukey ($P \leq 0.05$); para ello se empleó el paquete *Statistical Analysis System* (SAS, 2004).

Resultados y discusión

Fenología del cultivo

El desarrollo fenológico del cultivo se adecuó en condiciones de invernadero. La temperatura media observada de 20 °C coincidió con la óptima para el cultivo de papa (Rykaczewska, 2015); lo que permitió el desarrollo y acumulación de materia seca de tubérculos adecuados, sin observarse tuberización secundaria y defectos fisiológicos en el tubérculo, característico de cultivos desarrollados en altas temperaturas (Rykaczewska, 2015).

Las variedades de papa tuvieron comportamiento diferencial ($P \leq 0.05$) con respecto al ciclo biológico. Alpha y Vivaldi fueron contrastantes, ya que la última requirió 11 % menos GD a la madurez fisiológica del tubérculo; mientras que Atlantic y Mondial tuvieron duración intermedia (1194 GD). Excepto en Atlantic, las variedades iniciaron el estoloneo (200 GD) y tuberización (309 GD) en el mismo momento, y tuvieron comportamiento estadísticamente similar en las etapas vegetativas (200 GD) y reproductiva inicial (109 GD). Sin embargo, en la fase reproductiva final

Table 2. Degree day requirement to reach the main phases and phenological stages of four potato varieties grown under greenhouse conditions. Chapingo, Mexico.

Cuadro 2. Requerimiento de grados día para alcanzar las principales fases y etapas fenológicas de cuatro variedades de papa cultivadas en condiciones de invernadero. Chapingo, México.

Variety/Varietal	Phases (DD ¹)/Fases (GD ¹)			Stages (DD)/Etapas (GD)		
	S/ES	T	TM/MT	VS/EV	RS 1/ER 1	RS 2/ER 2
Alpha	198 a ²	307 b	1,230 a	198 a	109 b	923 a
Atlantic	122 b	429 a	1,189 b	122 b	307 a	760 c
Mondial	203 a	299 b	1,199 b	203 a	96 b	900 b
Vivaldi	199 a	321 b	1,093 c	199 a	123 b	771 c
HSD/DMSH	23	34	23	23	40	17

¹DD: degree days; S: start of stolonage; T: start of tuberization; TM: physiological maturity of tuber; VS: vegetative stage; RS 1: initial reproductive stage; RS 2: final reproductive stage; HSD: honest significant difference.

²Means with the same letter within each column do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

¹GD: 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; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

²Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

impact on yield (Haverkort, van de Waart, & Bodlaender, 1990).

The Mondial variety had higher yield per plant and exceeded ($P \leq 0.05$) Vivaldi, Alpha and Atlantic by 75, 31 and 31 %, respectively (Table 3). This parameter is associated with the greater average weight of the tuber, since, together with the number of tubers per plant, they are the main components that define potato yield (Zvomuya & Rosen, 2002).

The Alpha and Atlantic varieties produced the highest ($P \leq 0.05$) number of tubers per plant, 36% more than the rest of the varieties, although its yield was lower ($P \leq 0.05$) than Mondial's, due to the lower average weight of tubers per plant. These results agree with those of Walworth and Carling (2002), who detected that the increase in the number of tubers per plant diminishes their final size.

The biomass content of the aerial part was similar ($P \leq 0.05$) in the Alpha, Atlantic and Mondial varieties, which surpassed Vivaldi by 73 %, while the biomass of the underground part was 75 % higher in Atlantic and Mondial compared to Alpha and Vivaldi (Table 3). The high aerial and subterranean biomass of Mondial was associated with greater tuber weight per plant. Similar results were reported by Morales-Fernández et al. (2011), who indicate the importance of both characters in potato yield.

Although Alpha and Atlantic had a high aerial dry matter content, the behavior of their yield was different from that of Mondial, which could be due to an imbalance in the competition between the growth of both parts and the

fue en la que ocurrieron mayores variaciones ($P \leq 0.05$) que repercutieron en la disminución del ciclo biológico de las variedades (Cuadro 2), situación similar a la reportada por Morales-Fernández et al. (2011), debido a las diferencias genotípicas y ambientales en el desarrollo del cultivo (Rykaczewska, 2015).

Rendimiento y sus componentes, y contenido de materia seca

Se presentaron temperaturas altas (Figura 1) en la etapa reproductiva inicial (ER 1); lo que, de acuerdo con Struik, Haverkort, Vreugdenhil, Bus, y Dankert (1990), pudo ser benéfico para promover la ramificación e incremento del número de estolones, condición que incrementa directamente el número de tubérculos y estos, a su vez, repercuten en el rendimiento (Haverkort, van de Waart, & Bodlaender, 1990).

La variedad Mondial tuvo mayor rendimiento por planta y superó ($P \leq 0.05$) a Vivaldi, Alpha y Atlantic en 75, 31 y 31 %, respectivamente (Cuadro 3). Este parámetro está asociado al mayor peso promedio del tubérculo, ya que, junto con el número de tubérculos por planta, son los principales componentes que definen el rendimiento de papa (Zvomuya & Rosen, 2002).

Las variedades Alpha y Atlantic produjeron el mayor ($P \leq 0.05$) número de tubérculos por planta, 36 % más que el resto de las variedades; aunque su rendimiento fue menor ($P \leq 0.05$) que Mondial, debió al menor peso promedio de tubérculos por planta. Estos resultados concuerdan con los de Walworth y Carling (2002), quienes detectaron que el incremento del número de tubérculos por planta disminuye su tamaño final.

Table 3. Yield and its components, and dry matter accumulation in four potato varieties grown under greenhouse conditions. Chapingo, Mexico.

Cuadro 3. Rendimiento y sus componentes, y acumulación de materia seca en cuatro variedades de papa cultivadas en condiciones de invernadero. Chapingo, México.

Variety / Variedad	NTP ¹	TWP (g)/PTP (g)	ATWP (g)/PPTP (g)	ADM (g)/MSA (g)	RDM (g)/MSR (g)
Alpha	10 a ²	247 b	24 b	22 a	3 b
Atlantic	12 a	277 b	22 b	28 a	9 a
Mondial	7 b	380 a	61 a	29 a	7 a
Vivaldi	7 b	95 c	11 c	7 b	1 b
HSD/DMSH	2	44	7	8	3

¹NTP: number of tubers per plant; TWP: tuber fresh weight per plant; ATWP: average tuber weight per plant; ADM: dry matter of the aerial part; RDM: dry matter of the underground part; HSD: honest significant difference.

²Means with the same letter within each column do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

¹NTP: número de tubérculos por planta; PTP: peso fresco de tubérculos por planta; PPTP: peso promedio de tubérculo por planta; MSA: materia seca de la parte aérea; MSR: materia seca de la parte subterránea; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

²Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

greater number of tubers per plant, which caused less tuber development and size (Walworth & Carling, 2002) and, therefore, generated lower yield.

Sugar content in potato tubers

During its growth and development, the tuber is the main demand site for photoassimilates, which are translocated from the synthesis sites (leaves), mainly in the form of sucrose (Ferne, Willmitzer, & Trethewey, 2002). In the present research, the average content of sucrose, glucose, fructose and total sugars was, respectively, 63, 65, 38 and 63 % higher at 21 than 62 days after the start of tuberization and, in general, the amount of soluble sugars decreased as the growth of the tubers proceeded (Table 4).

Other studies coincide with the present one in detecting that the highest concentrations of sucrose, glucose and fructose occur in immature tubers (Knowles, Pavék, Knowles, & Holden, 2008; Kumar & Ezekiel, 2006), and that the lowest sucrose concentration occurs during maturity (Knowles et al., 2009; Sabba et al., 2007), as was the case in the present study in MS 4 due to the reduced supply of photosynthates as a result of the senescence of the foliage of the plants, as suggested by Kumar and Ezekiel (2006). Thus, the low concentration of this sugar can be used as a harvest indicator (Chen, Zhang, Miao, & Asakura, 2010); however, due to the complexity of measuring it and the cost involved, it is difficult to consider its use in conventional production systems, given the possibility of detecting this stage through the senescence of the foliage.

When analyzing the behavior of soluble sugars on the basis of the tuber maturity stage (Figure 2), a higher concentration ($P \leq 0.05$) was observed at the start of

El contenido de biomasa de la parte aérea fue similar ($P \leq 0.05$) en las variedades Alpha, Atlantic y Mondial, las cuales superaron 73 % a Vivaldi; mientras que la biomasa de la parte subterránea fue 75 % mayor en Atlantic y Mondial con respecto de Alpha y Vivaldi (Cuadro 3). El contenido alto de biomasa aérea y subterránea de Mondial se asoció a un mayor peso de tubérculos por planta. Resultados similares son los de Morales-Fernández et al. (2011), quienes indican la importancia de ambos caracteres sobre el rendimiento de papa.

A pesar de que Alpha y Atlantic tuvieron contenido alto de materia seca aérea, el comportamiento de su rendimiento fue diferente al de Mondial, lo que pudo ser debido a un desbalance en la competencia entre el crecimiento de ambas partes y por el mayor número de tubérculos por planta, lo que provocó menor desarrollo y tamaño de tubérculos (Walworth & Carling, 2002) y, por lo tanto, generó menor rendimiento.

Contenido de azúcares en tubérculos de papa

Durante su crecimiento y desarrollo, el tubérculo es el principal sitio de demanda de fotoasimilados, los cuales son trasladados desde los sitios de síntesis (hojas), principalmente en forma de sacarosa (Ferne, Willmitzer, & Trethewey, 2002). En la presente investigación, el contenido promedio de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales fue, respectivamente, 63, 65, 38 y 63 % mayor en 21 que en 62 días después del inicio de tuberización y, en general, la cantidad de azúcares solubles disminuyó conforme transcurrió el crecimiento de los tubérculos (Cuadro 4).

Otras investigaciones coinciden con la presente al detectar que las concentraciones mayores de sacarosa, glucosa y fructosa se presentan en tubérculos

Table 4. Sugar content in potato tubers at different maturity stages. Chapingo, Mexico.

Cuadro 4. Contenido de azúcares en tubérculos de papa en diferente estado de madurez. Chapingo, México.

Maturity stage / Estado de madurez	DAT ¹ / DDT ¹	Concentration of sugars (mg·g ⁻¹ FW) / Concentración de azúcares (mg·g ⁻¹ PF)			
		Sucrose / Sacarosa	Glucose / Glucosa	Fructose / Fructosa	Total / Totales
MS 1 / EM 1	21	7.65 a ²	2.22 a	0.37 a	10.25 a
MS 2 / EM 2	35	5.44 b	1.19 b	0.25 b	6.89 b
MS 3 / EM 3	49	3.29 c	0.47 c	0.20 b	3.96 c
MS 4 / EM 4	62	2.81 c	0.77 c	0.23 b	3.82 c
HSD / DMSH		1.01	0.31	0.10	1.26

¹DAT: days after the start of tuberization; FW: fresh weight; HSD: honest significant difference.

²Means with the same letter within each column do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

¹DDT: días después del inicio de tuberización; PF: peso en fresco; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

²Medias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

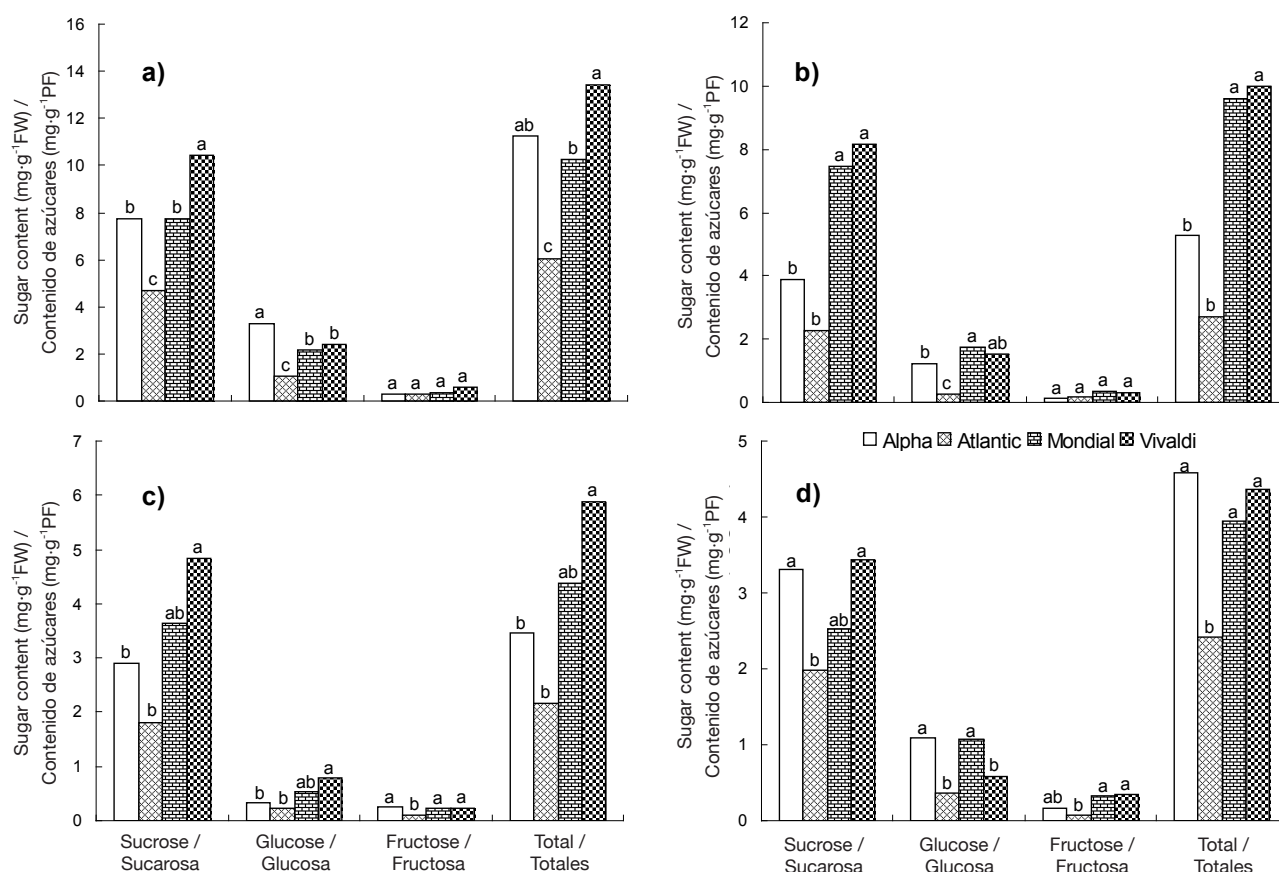


Figure 2. Soluble sugar content in potato tubers with different maturity stages: a) one (21 DAT), b) two (35 DAT), c) three (49 DAT) and d) four (62 DAT). Chapingo, Mexico Autumn-winter cycle, 2008-2009.

Means with the same letter within each type of sugar do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

Figura 2. Contenido de azúcares solubles en tubérculos de papa con distintos estado de madurez: a) uno (21 DDT), b) dos (35 DDT), c) tres (49 DDT) y d) cuatro (62 DDT). Chapingo, México. Ciclo otoño-invierno, 2008-2009.

Medias con la misma letra dentro de cada tipo de azúcar no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

growth compared to physiological maturity, both in sucrose (10.44 to 1.81 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) and in total sugars (13.40 to 2.16 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$). In this period, glucose and fructose concentrations were lower than 3.30 and 0.60 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$, respectively. The tubers in maturity stage one (MS 1) had a higher content of soluble sugars that those harvested at physiological maturity (MS 4).

Tubers of the Vivaldi variety accumulated more sucrose (10.44 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) and total sugars (13.40 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) than the rest of the genotypes studied (Figure 2a). Despite these differences, it was found that, as maturity was reached, the amounts of sucrose, glucose, fructose and total sugars in the tuber were less than 5 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Figure 2d). These values are within the range reported by Knowles et al. (2009) for processing and handling conditions during storage.

The interaction between varieties and tuber maturity stages indicated that Vivaldi exhibited greater variation ($P \leq 0.05$) in the amount of sugars when changing from one maturity stage to another (Table 5);

inmaduros (Knowles, Pavek, Knowles, & Holden, 2008; Kumar & Ezekiel, 2006), y que la concentración más baja de sacarosa ocurre durante la madurez (Knowles et al., 2009; Sabha et al., 2007), como ocurrió en el presente estudio en EM4 debido a la reducción del suministro de fotosintatos a consecuencia de la senescencia del follaje de las plantas, como lo sugiere Kumar y Ezekiel (2006). Así, la concentración baja de este azúcar puede ser utilizado como un indicador de cosecha (Chen, Zhang, Miao, & Asakura, 2010); aunque debido a lo complicado del registro y costo, es difícil considerar su uso en sistemas de producción convencionales, ante la posibilidad de detectar este estado mediante la senescencia del follaje.

Al analizar el comportamiento de los azúcares solubles de acuerdo con el estado de madurez del tubérculo (Figura 2), se observó concentración mayor ($P \leq 0.05$) en el inicio de crecimiento en comparación con la madurez fisiológica, tanto en sacarosa (10.44 a 1.81 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$) como en azúcares totales (13.40 a 2.16 $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$). En este periodo, las concentraciones de glucosa y fructosa

Table 5. Comparison of means of the variety by potato tuber maturity stage interaction, under greenhouse conditions, on sugar content. Chapingo, Mexico.**Cuadro 5. Comparación de medias de la interacción variedad por estado de madurez del tubérculo de papa, en condiciones de invernadero, sobre el contenido de azúcares. Chapingo, México.**

Variety/Variedad	MS ¹ /EM ¹	Concentration of sugars (mg·g ⁻¹ FW)/Concentración de azúcares (mg·g ⁻¹ PF)				
		DAT/ DDT	Sucrose/ Sacarosa	Glucose/ Glucosa	Fructose/ Fructosa	Total/Totales
Alpha	1	25	7.71 ab ^z	3.26 a	0.30 bcd	11.27 ab
Alpha	2	40	3.90 de	1.22 def	0.15 def	5.27 de
Alpha	3	54	2.89 de	0.32 hi	0.25 bcde	3.47 de
Alpha	4	67	3.31 de	1.09 defg	0.17 cdef	4.58 de
Atlantic	1	9	4.71 cde	1.05 defgh	0.29 bcd	6.06 cd
Atlantic	2	23	2.26 de	0.26 i	0.19 bcdef	2.72 de
Atlantic	3	37	1.81 e	0.24 i	0.10 ef	2.16 e
Atlantic	4	50	1.98 de	0.36 ghi	0.07 f	2.41 de
Mondial	1	26	7.73 ab	2.17 bc	0.35 bc	10.26 ab
Mondial	2	40	7.48 abc	1.75 bcd	0.36 b	9.60 bc
Mondial	3	54	3.63 de	0.53 fgghi	0.22 bcdef	4.37 de
Mondial	4	67	2.53 de	1.07 defgh	0.33 bcd	3.94 de
Vivaldi	1	24	10.44 a	2.39 b	0.57 a	13.40 a
Vivaldi	2	38	8.15 a	1.53 cde	0.31 bcd	9.99 ab
Vivaldi	3	52	4.84 bcd	0.80 efghi	0.23 bcdef	5.87 cde
Vivaldi	4	64	3.44 de	0.58 fgghi	0.35 bc	4.37 de
HSD/DMSH			2.97	0.75	0.18	3.76

¹MS: maturity stage; DAT: days after tuberization; HSD: honest significant difference.^zMeans with the same letter within each column do not differ statistically (Tukey, $P \leq 0.05$).

EM: estado de madurez; DDT: días después de tuberización; DMSH: diferencia mínima significativa honesta.

^zMedias con la misma letra dentro de cada columna no difieren estadísticamente (Tukey, $P \leq 0.05$).

likewise, in MS 1 and MS 2, it had 80 and 81 % more sucrose and total sugar content than Atlantic. In the case of Alpha, MS 1 had a greater amount of glucose (92 %) than Atlantic in MS 2 and MS 3. The Vivaldi variety, in MS 1, had a higher fructose content (88 %) than Atlantic in MS 4, which is explained by the specific development of the genotypes.

The variation shown in the sugar content among varieties, even at the same maturity stage, reflects the ability of some genotypes to accumulate carbohydrates

fueron menores de 3.30 y 0.60 mg·g⁻¹, respectivamente. Los tubérculos en estado de madurez uno (EM 1) tuvieron el contenido mayor de azúcares solubles que aquellos cosechados en madurez fisiológica (EM 4).

Los tubérculos de la variedad Vivaldi acumularon más sacarosa (10.44 mg·g⁻¹) y azúcares totales (13.40 mg·g⁻¹) que el resto de los genotipos estudiados (Figura 2a). A pesar de estas diferencias, se apreció que, a medida que se alcanzó la madurez, las cantidades de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares

during crop development, although this behavior depends on the genotype (Park et al., 2009), water stress (Bethke, Sabba, & Bussan, 2009), nutrition (Ilin et al., 1997), and temperature (Rykaczewska, 2015) during growth.

In the present study, extreme isolated temperatures with short duration during the day were observed; these temperatures did not manage to generate a generalized stress that would limit the development of the cultivars, with the exception of the Atlantic variety that produced low concentrations of soluble sugars at the different maturity stages, even though its yield was lower ($P \leq 0.05$) than that of the most outstanding variety. These results are similar to those reported by Fernández et al. (2015) during tuber sprouting.

The presence of genotypic variation, demonstrated especially through the behavior of Atlantic, suggests the possibility of selecting varieties according to production conditions. Also, when considering the origin of the varieties used in the present study, which were not developed for establishment in the greenhouse, it is observed that the environmental factor influenced their development and, therefore, their yield (Rykaczewska, 2015).

Low levels of total sugars, especially of sucrose, shown in some varieties with MS 3 suggest that they could be harvested in this condition. According to Knowles et al. (2009) and Sabba et al. (2007), the lowest values of sucrose are found during the physiological maturity of the tuber, a criterion that could be used as a harvest indicator, independently of the phenotypic characteristics of the foliage of the plants.

totales en el tubérculo fueron inferiores a $5 \text{ mg} \cdot \text{g}^{-1}$ (Figura 2d). Dichos valores se encuentran dentro del intervalo reportado por Knowles et al. (2009) para el procesamiento y condiciones de manejo durante el almacenamiento.

La interacción entre variedades y estados de madurez del tubérculo indicó que Vivaldi exhibió mayor variación ($P \leq 0.05$) en la cantidad de azúcares al cambiar de un estado de madurez a otro (Cuadro 5); asimismo, en EM 1 y EM 2 tuvo 80 y 81 % mayor contenido de sacarosa y azúcares totales que Atlantic. En el caso de Alpha, en EM 1 tuvo mayor cantidad de glucosa (92 %) que Atlantic en EM 2 y EM 3. La variedad Vivaldi, en EM 1, tuvo mayor contenido de fructosa (88 %) que Atlantic en EM 4, lo cual se explica por el desarrollo específico de los genotipos.

La variación mostrada en el contenido de azúcares entre variedades, aún en el mismo estado de madurez, refleja la habilidad que tienen algunos genotipos para acumular carbohidratos durante el desarrollo del cultivo; aunque este comportamiento depende del genotipo (Park et al., 2009), estrés hídrico (Bethke, Sabba, & Bussan, 2009) y nutricional (Ilin et al., 1997), y de la temperatura (Rykaczewska, 2015) durante el crecimiento.

En el presente estudio se observaron temperaturas extremas puntuales con duración corta durante el día; las cuales no lograron generar un estrés generalizado que limitase el desarrollo de los cultivares, a excepción de la variedad Atlantic que produjo bajas concentraciones de azúcares solubles en los diferentes estados de madurez, aun cuando su rendimiento fue menor ($P \leq 0.05$) que el

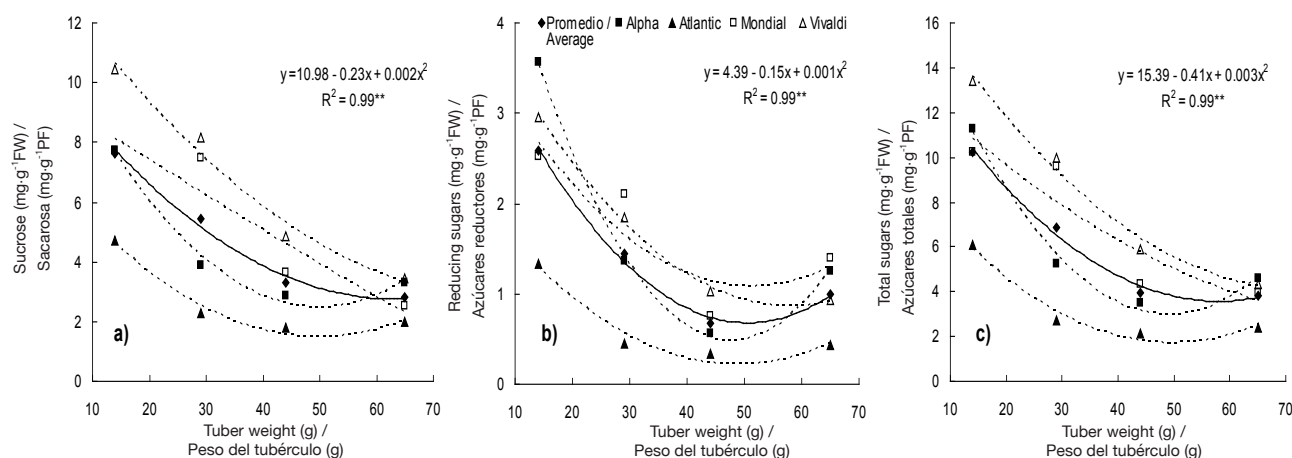


Figure 3. Relationship between the content of sucrose (a), reducing sugars (b) and total sugars (c) and tuber size in four potato varieties under greenhouse conditions. Chapingo, Mexico. Autumn-winter cycle, 2008-2009. The regression model represents the average of the varieties.

Figura 3. Relación entre el contenido de sacarosa (a), azúcares reductores (b) y totales (c) con el tamaño del tubérculo en cuatro variedades de papa bajo condiciones de invernadero. Chapingo, México. Ciclo otoño-invierno, 2008-2009. El modelo de regresión representa al promedio de variedades.

The soluble sugar content showed a high significant association with tuber weight (Figure 3). On average in the varieties, sucrose (Figure 3a), reducing sugars (glucose and fructose; Figure 3b) and total sugars (Figure 3c) decreased as tuber weight increased, while individually the varieties studied showed the same tendency to associate the three sugars with tuber growth. These results agree with those of Kumar and Ezekiel (2006) in detecting a negative association between soluble sugar content and tuber weight.

Stark and Love (2003) indicate that the highest content of soluble sugars in the tubers occurs when they are of low weight or have a high degree of immaturity, as was the case with MS 1 in this work, because the transport rate of sugars from the leaves to the tuber exceeds that of conversion to starch. This condition can change with the growth of the tuber or when it reaches physiological maturity and the environment is not a conditioning factor (Knowles et al., 2009).

The concentrations of sugars (sucrose, glucose, fructose and total) recorded in the physiological maturity of the tubers produced under greenhouse conditions were lower than $5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Table 5), values that are within the range reported by Knowles et al. (2009) for processing and handling conditions during storage. For reducing sugars at maturity, the values obtained were found in the range reported by Kumar and Ezekiel (2006) and Sabba et al. (2007), which was from 0.04 to 0.40 %. However, according to Vázquez-Carrillo, Santiago-Ramos, Ybarra-Moncada, Rubio-Covarrubias, and Cadena-Hinojosa (2013), these tubers should be consumed either fresh or cooked. This is due to the fact that, during the processing of fritters, the temperature-amino acid-sugar reducing reaction of the potato produces darkening.

Conclusions

The longest growth cycle of the varieties showed no association with a higher tuber yield in terms of weight. The yield component that contributed the most to production was the average tuber weight per plant, expressed with greater magnitude in an intermediate-cycle variety.

The soluble sugar content was modified by the maturity stage and tuber weight. The highest concentration occurred 21 days after the start of tuberization (MS 1). This variation was also affected by the genetic component, since there was differentiation in the concentrations of sucrose, glucose, fructose and total sugars, which was independent of the tuber maturity stage.

An inverse relation was detected between tuber weight and sucrose, reducing sugar (glucose and fructose) and total sugar contents.

de la variedad más sobresaliente. Estos resultados son similares a los reportados por Morales-Fernández et al. (2015) durante la brotación del tubérculo.

La presencia de la variación genotípica, demostrada especialmente a través del comportamiento de Atlantic, sugiere la posibilidad de realizar selección de variedades de acuerdo con las condiciones de producción. Asimismo, al considerar el origen de las variedades empleadas en el presente estudio, las cuales no fueron desarrolladas para su establecimiento en invernadero, se observa que el factor ambiental influyó en su desarrollo y, por lo tanto, en su rendimiento (Rykaczewska, 2015).

Los niveles bajos de azúcares totales y sobre todo de sacarosa, mostrados en algunas variedades con EM 3, sugieren que pudieron ser cosechadas en dicha condición. Según Knowles et al. (2009) y Sabba et al. (2007), los valores menores de sacarosa se encuentran durante la madurez fisiológica del tubérculo, criterio que podría ser utilizado como un indicador de cosecha, independientemente de las características fenotípicas del follaje de las plantas.

El contenido de azúcares solubles presentó asociación significativa alta con el peso del tubérculo (Figura 3). En promedio de variedades, la sacarosa (Figura 3a), azúcares reductores (glucosa y fructosa; Figura 3b) y totales (Figura 3c) disminuyeron a medida que el tubérculo aumentó de peso; mientras que de manera individual, las variedades estudiadas mostraron la misma tendencia al asociar los tres azúcares con el crecimiento del tubérculo. Estos resultados concuerdan con los de Kumar y Ezekiel (2006) al haber detectado una asociación negativa entre el contenido de azúcares solubles con el peso del tubérculo.

Stark y Love (2003) indican que el contenido mayor de azúcares solubles en los tubérculos se presenta cuando estos son de peso bajo o tienen grado de inmadurez alto, como sucedió con los de EM 1 en este trabajo, debido a que la tasa de transporte de azúcares desde las hojas al tubérculo supera a la de conversión a almidón. Dicha condición puede cambiar con el crecimiento del tubérculo o cuando éste alcanza la madurez fisiológica y el ambiente no es un factor condicionante (Knowles et al., 2009).

Las concentraciones de azúcares (sacarosa, glucosa, fructosa y totales) registradas en la madurez fisiológica de los tubérculos producidos en condiciones de invernadero fueron inferiores a $5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ (Cuadro 5), valores que se encuentran dentro del intervalo reportado por Knowles et al. (2009) para el procesamiento y condiciones de manejo durante el almacenamiento. Para azúcares reductores en la madurez, los valores obtenidos se encontraron en el rango reportado por

The low concentrations of sugars (sucrose, glucose and fructose) in the tuber can be considered as an indicator of maturity, although their values cannot be generalized. However, the difficulty and cost involved in such determinations make this procedure impractical.

End of English version

References / Referencias

- Bethke, P. C., Sabba, R., & Bussan, A. J. (2009). Tuber water and pressure potentials decrease and sucrose contents increase in response to moderate drought and heat stress. *American Journal of Potato Research*, 86(6), 519-532. doi: 10.1007/s12230-009-9109-8
- 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
- Cenzano, A., Abdala, G., & Hause, B. (2007). Cytochemical immuno-localization of allene oxide cyclase, a jasmonic acid biosynthetic enzyme, in developing potato stolons. *Journal of plant physiology*, 164(11), 1449-1456. doi: 10.1016/j.jplph.2006.10.007
- Chen, J. Y., Zhang, H., Miao, Y., & Asakura, M. (2010). Nondestructive determination of sugar content in potato tubers using visible and near infrared spectroscopy. *Japan Journal of Food Engineering*, 11(1), 59-64. Retrieved from http://www.jsfe.jp/journal/PDF/vol11_1_7.pdf
- Fernie, A. R., Willmitzer, L., & Trethewey, R. N. (2002). Sucrose to starch: a transition in molecular plant physiology. *Trends in Plant Science*, 7(1), 35-41. doi: 10.1016/S1360-1385(01)02183-5
- Hancock, R. D., Roberts, A. G., & Viola, R. (2008). A role for symplastic gating in the control of the potato tuber life cycle. *Plant signaling & behavior*, 3(1), 27-29. doi: 10.4161/psb.3.1.4813
- Hannapel, D. J., Chen, H., Rosin, F. M., Banerjee, A. K., & Davies, P. J. (2004). Molecular controls of tuberization. *American journal of potato research*, 81(4), 263-274. doi: 10.1007/BF02871768
- 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
- Ilin, Z., Durovka, M., & Markovic, V. (1997). Effect of fertility and irrigation on sugar content in potato tubers. *Acta Horticulturae*, 462, 303-309. Retrieved from http://www.actahort.org/books/462/462_44.htm
- 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
- Kumar y Ezekiel (2006) y Sabba et al. (2007), que fue de 0.04 a 0.40 %. Sin embargo, de acuerdo con Vázquez-Carrillo, Santiago-Ramos, Ybarra-Moncada, Rubio-Covarrubias, y Cadena-Hinojosa (2013), el consumo de estos tubérculos debería ser en fresco o para cocción. Lo anterior debido a que durante el procesamiento de frituras la reacción temperatura-aminoácidos-azúcares reductores de la papa produce el oscurecimiento.
- Kumar y Ezekiel (2006) y Sabba et al. (2007), que fue de 0.04 a 0.40 %. Sin embargo, de acuerdo con Vázquez-Carrillo, Santiago-Ramos, Ybarra-Moncada, Rubio-Covarrubias, y Cadena-Hinojosa (2013), el consumo de estos tubérculos debería ser en fresco o para cocción. Lo anterior debido a que durante el procesamiento de frituras la reacción temperatura-aminoácidos-azúcares reductores de la papa produce el oscurecimiento.
- La duración más larga del ciclo biológico de las variedades no mostró asociación con un rendimiento mayor de tubérculos en términos de peso. El componente del rendimiento que más contribuyó en la producción fue el peso promedio de tubérculo por planta, expresado con mayor magnitud en una variedad de ciclo intermedio.
- El contenido de azúcares solubles fue modificado por el estado de madurez y el peso del tubérculo. La concentración mayor se presentó a los 21 días después del inicio de tuberización (EM 1). Esta variación también fue afectada por el componente genético, ya que hubo diferenciación en las concentraciones de sacarosa, glucosa, fructosa y azúcares totales, lo cual fue independiente del estado de madurez del tubérculo.
- Se detectó una relación inversa entre el peso de tubérculo y los contenidos de sacarosa, azúcares reductores (glucosa y fructosa) y totales.
- Las bajas concentraciones de azúcares (sacarosa, glucosa y fructuosa) en el tubérculo puede considerarse como un indicador de la madurez, aunque los valores de éstas no pueden ser generalizados. Sin embargo, la dificultad y costo de dichas determinaciones hacen impráctico este procedimiento.

Fin de la versión en español

- Knowles, N. R., Pavek, M. J., Knowles, L. O., & Holden, Z. (2008). Developmental profiles and postharvest behavior of long-season processing cultivars. In: *Proceedings of the 47th annual Washington State potato conference* (pp. 5-7).
- Kolbe, H., & Stephan-Beckmann, S. (1997). Development, growth and chemical composition of the potato crop (*Solanum tuberosum* L.). II. Tuber and whole plant. *Potato Research*, 40(2), 135-153. doi: 10.1007/BF02358240
- 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
- Kumar, D., & Ezekiel, R. (2006). Developmental changes in sugars and dry matter content of potato tuber under sub-tropical climates. *Scientia horticulturae*, 110(2), 129-134. doi: 10.1016/j.scienta.2006.06.022
- Lynch, D. R., Kozub, G. C., & Kawchuk, L. M. (2001). The relationship between yield, mainstem number, and tuber number in five maincrop and two early-maturing cultivars. *American journal of potato research*, 78(2), 83-90. doi: 10.1007/BF02874763
- Milton, P. J., & Allen, S. D. (1995). *Breeding Field Crops*. Iowa, USA: Iowa State University Press, Ames.
- Morales-Fernández, S. D., Mora-Aguilar, R., Salinas-Moreno, Y., Rodríguez-Pérez, J. E., Colinas-León, M. T., & Lozoya-Saldaña, M. T. (2015). Growth, yield and sugar content of potato tubers at different physiological ages. *Revista Chapingo Serie Horticultura*, 21(2), 129-146. doi: 10.5154/r.rchsh.2014.06.031
- 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: 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
- 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
- Rykaczewska, K. (2015). The Effect of High Temperature Occurring in Subsequent Stages of Plant Development on Potato Yield and Tuber Physiological Defects. *American Journal of Potato Research*, 92(3), 1-11. doi: 10.1007/s12230-015-9436-x
- 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
- Stark, J. C., & Love, S. L. (2003). Tuber quality. In: Stark, J. C., & Love, S. L. (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: Author.
- 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. (2008). Symposium introduction: enhancing the nutritional value of potato tubers. *American Journal of Potato Research*, 85(4), 266-266. doi: 10.1007/s12230-008-9033-3
- 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
- Vázquez-Carrillo, M. G., Santiago-Ramos, D., Ybarra-Moncada, M. C., Rubio-Covarrubias, & Cadena-Hinojosa, M. A. (2013). Variables físicoquímicas y calidad de fritura de clones de papa desarrollados para los Valles Altos de México. *Agrociencia*, 47(1), 1-12. Retrieved from <http://www.colpos.mx/agrocien/Bimestral/2013/ene-feb/art-1.pdf>
- Viola, R., Pelloux, J., van der Ploeg, A., Gillespie, T., Marquis, N., Roberts, A. G., & Hancock, R. D. (2007). Sympastic connection is required for bud outgrowth following dormancy in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Plant Cell Environment*, 30(8), 973-983. doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01692.x
- 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
- Zhang, H., Hou, J., Liu, J., Xie, C., & Song, B. (2014). Amylase analysis in potato starch degradation during cold storage and sprouting. *Potato research*, 57(1), 47-58. doi: 10.1007/s11540-014-9252-6
- Zvomuya, F., & Rosen, C. J. (2002). Biomass partitioning and nitrogen use efficiency of 'Superior' potato following genetic transformation for resistance to Colorado potato beetle. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(4), 703-709. Retrieved from <http://journal.ashspublications.org/content/127/4/703.full.pdf+html?sid=69371c99-6a40-4875-bc0e-91659a33821b>

