

Aspectos ecofisiológicos básicos sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo de la papa

Ivan Valbuena B. ¹

INTRODUCCIÓN

El análisis del crecimiento es de gran utilidad tanto en la investigación agronómica como en la asistencia técnica, debido a que ha sido utilizado como una herramienta viable para la realización de estudios básicos en diferentes especies. Con esta técnica se puede medir la deficiencia de nutrientes en la planta; por ejemplo, el déficit de nitrógeno, que afecta el crecimiento vegetativo y se traduce en una disminución del peso seco de la planta (biomasa total) y del aparato fotosintético (área foliar). En cultivos asociados, el análisis del crecimiento permite evaluar el aprovechamiento de la energía solar, debido a que el sombreado impuesto por alguna de las especies en la asociación influye sobre los parámetros de crecimiento, especialmente en la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR), en la Tasa de Asimilación Neta (TAN) y en la Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC). Con el análisis del crecimiento también se pueden estudiar los componentes morfológicos y fisiológicos del rendimiento, debido a una correlación positiva con respecto al peso seco total de la planta y al área foliar; con el análisis de crecimiento vegetal se puede evaluar, además, el daño de insectos-plagas, con el fin de estimar el impacto de éstos sobre la acumulación de biomasa de los cultivos (Ballesteros, 1997).

El análisis de crecimiento permite evaluar los cambios que ocurren durante el crecimiento del cultivo, medir la asignación de materia seca, estimar la eficiencia de la planta y de sus órganos y evaluar respuestas frente a cambios en el ambiente. El análisis de crecimiento es adecuado, además, para estudios de producción de materia seca en relación con diferencias varietales, prácticas agronómicas, densidad de siembra, fertilización, riego y aporque y el estudio de factores ambientales en condiciones controladas. Factores que son básicos para mejorar la competitividad y la sostenibilidad en el cultivo.

¹ Ingeniero Agrónomo MSc. Programa Nacional Recursos Genéticos y Biotecnología Vegetal, Corpoica. E – mail : ivalbuena @corpoica.org.co.



CRECIMIENTO

El crecimiento vegetal se puede definir como un aumento irreversible del tamaño y el peso seco de las plantas (altura, área foliar, diámetro, número de células y cantidad de protoplasma) o los cambios que ocurren en una planta o población de plantas a través del tiempo, fenómeno que va acompañado de un aumento en la complejidad estructural metabólica del organismo (diferenciación celular, número de hojas). Las plantas crecen por procesos de división y alargamiento celular y por incorporación de materia y energía del ambiente (fotosíntesis, absorción de agua y de iones), y metabolización subsiguiente, que se traduce en multiplicación y diferenciación celular. La diferenciación (cambios en la forma), se refiere a los cambios cualitativos que ocurren en la formación de células, tejidos y órganos, mientras el término crecimiento (aumento en tamaño) es aplicado a los aspectos cuantitativos del desarrollo (Salisbury and Ross, 1972; Hunt, 1990; Ballesteros, 1997).

La planta crece debido a la existencia en su estructura de zonas de crecimiento o meristemáticas. Existen dos tipos de crecimiento: el primario se produce por acción de meristemas apicales y axilares, localizados en los ápices de la raíz y los tallos, los cuales se forman durante el desarrollo embrionario, mientras se origina la semilla y se denominan meristemas primarios, mientras que meristemas secundarios como el cambium vascular y el felógeno originan el crecimiento secundario. Los puntos de crecimiento en la planta de papa se ubican en los ápices de la yema vegetativa terminal, de las yemas axilares y ramas, de la punta del estolón y del brote del tubérculo. Los ápices están constituidos por un meristemo apical con una organización interna compuesta por la túnica y el cuerpo de regiones subyacentes de expansión y maduración.

Durante el ciclo de vida, la planta de papa tiene localizados estratégicamente sus puntos de crecimiento: tallos, estolones, tubérculos y brotes; todos son estructuras similares, pero sus respuestas en términos de formación de órganos y morfogenesis son diferentes, dependiendo del estímulo ambiental y el mensaje endógeno que recibe (Ballesteros, 1997; Li 1995).

Análisis de crecimiento

El análisis de crecimiento es una técnica que consiste en medir a intervalos de tiempo el área foliar y el peso seco de las plantas y sus órganos, para luego proceder a realizar cálculos que posibiliten cuantificar el crecimiento total por órgano, la eficiencia del área foliar y la distribución de asimilados entre los distintos órganos de la planta.

La cuantificación del crecimiento vegetal puede hacerse a nivel de planta completa o de órganos (raíz, tallo, hojas, tubérculos), mediante procedimientos destructivos y no destructivos: por ejemplo, la medición de la longitud y el diámetro de los tallos es un procedimiento no destructivo, mientras que las determinaciones del peso seco total o de los órganos de una planta implican muestreos destructivos sucesivos.

Las variables más comúnmente usadas para hacer el análisis de crecimiento vegetal son: peso seco total, peso seco por órganos y área foliar. El área foliar es el componente fisiológico más importante en el crecimiento y en los rendimientos de un cultivo, pues está asociado con los niveles de fotosíntesis.

El análisis de crecimiento comprende dos tipos de medición: variables cuantificadas directamente en el campo (datos primarios: peso seco, área foliar) y los índices o tasas. Éstos son calculados a partir de los datos primarios, mediante las técnicas clásica y funcional. Es así como se han desarrollado dos metodologías básicas para el análisis del crecimiento vegetal: *el enfoque clásico*, basado en muestreos grandes y espaciados, el cálculo y la aplicación de los índices de crecimiento a partir de los datos promedios de la variación de la acumulación de materia seca y

área foliar durante un intervalo de tiempo; y *el enfoque funcional*, consistente en muestras pequeñas y frecuentes. Con base en el ajuste de una función matemática particular a los datos de crecimiento, se puede afirmar que el único requisito para su aplicación es encontrar una función que describa adecuadamente las relaciones peso seco total vs tiempo y área foliar vs tiempo; se debe ajustar una ecuación que desde el punto de vista estadístico y biológico describa adecuadamente las relaciones antes mencionadas. Esta nueva metodología basada en el ajuste y manipulación de funciones matemáticas fue desarrollada por Radford, (1967) y Hunt (1990).

Los modelos matemáticos se pueden clasificar a grandes rasgos en lineales y no lineales. Dentro de los lineales se encuentran modelos de regresión y entre los no lineales se señalan las expresiones polinomiales, las cuales no son deseables fisiológicamente porque contienen constantes sin significado biológico; entre las ecuaciones exponenciales se incluyen la curva logística, las ecuaciones de Richards y la Gompertz.

Para que el análisis de regresión sea válido estadísticamente se asume que los errores son independientes, que los promedios son iguales a cero, que los valores de crecimiento tienen una distribución normal en cada muestreo y que existe homogeneidad de varianzas en los diferentes muestreos.

Los principales parámetros de crecimiento son: Tasa de Unidad Foliar o Tasa de Asimilación Neta (TAN), que es una medida de la ganancia neta de materia seca de una comunidad de plantas relacionada con su área foliar; la TAN es el índice de eficiencia productiva de las plantas, calculada en relación con el área foliar total. Este índice constituye una medida de la actividad fotosintética neta de la planta. La TAN indica la capacidad de la planta para incrementar el peso en términos de superficie asimilatoria y de los procesos de regulación interna relacionados con el suplemento y la demanda de asimilados.

La Tasa de Crecimiento Relativo (TCR), expresa el crecimiento en términos de incremento de materia seca de la planta sobre peso seco existente por unidad de tiempo (Hunt 1990). Representa la capacidad de la planta para producir material nuevo; se ve afectada por diferencias en la tasa de asimilación neta, en la tasa respiratoria, en el grosor de la lámina foliar y en la distribución de los productos elaborados.

La Tasa de Crecimiento del Cultivo (TCC), es el índice de eficiencia productiva de la planta por unidad de terreno. Expresa la tasa de producción de materia seca de la comunidad de plantas por unidad de área cultivada por unidad de tiempo.

El Índice del Área Foliar (IAF), relaciona el área foliar del cultivo con el área de terreno sobre el cual se encuentra representado el número de capas de área foliar desplegada por el cultivo por unidad de área foliar cultivada, y permite determinar la aptitud de la planta para interceptar la radiación solar.

El Índice de Cosecha (IC), expresa la relación entre el peso seco de los tubérculos con el resto de la planta.

La Tasa de Asimilación Económica (TAE) es el índice que mide la productividad de la cosecha mediante la acumulación de la materia seca del tubérculo en función del área foliar y su tiempo de duración (Hunt, 1990).

DESARROLLO

El desarrollo vegetal es la secuencia de eventos morfogénicos que dan origen a todas las estructuras que caracterizan la forma de una planta adulta. La aparición del primordio de una nueva estructura recibe el nombre de evento. El intervalo entre dos eventos se denomina etapa. Basados en la serie de eventos del desarrollo se han construido escalas fenológicas para los cultivos. (Ballesteros, 1997).



Etapas fenológicas

Durante el período de crecimiento y desarrollo de la planta de papa se distinguen tres fases: la primera, se inicia con la brotación de los tubérculos durante el almacenamiento, continúa con la siembra del tubérculo-semilla y la emergencia de los brotes a nivel de la superficie del suelo y avanza hasta la expansión de las primeras hojas de los tallos principales, que son los que nacen directamente del tubérculo madre. La segunda, se inicia con el crecimiento de las ramificaciones de los tallos aéreos y de los órganos subterráneos (desarrollo del tubérculo) y termina cuando la planta alcanza su mayor área foliar; una producción bastante alta de metabolitos pasa a las ramificaciones axilares que disminuyen y se interrumpen casi por completo a medida que se incrementa la traslocación de estos a los tubérculos (llenado). La tercera fase corresponde a la maduración, y se extiende desde el máximo crecimiento del follaje hasta la senectud de tallos, de las raíces y el engrosamiento de los tubérculos (maduración) (Lujan, 1994), (Salter and Goode, 1967).

Para Rowe (1993), el crecimiento y desarrollo de la planta de papa se pueden diferenciar en cinco estados:

- ◆ *Crecimiento uno (crecimiento de los brotes)*: desarrollo de los brotes de los ojos del tubérculo-semilla, que emergen sobre la superficie del suelo, y comienza el desarrollo de raíces en la base de los brotes emergidos; las reservas de la semilla-tubérculo son la fuente de energía para el crecimiento durante este estado, pues la fotosíntesis, proceso por el cual la planta fabrica su alimento usando la energía solar, aún no comienza.
- ◆ *Crecimiento dos (crecimiento vegetativo)*: estado en el que las hojas, ramas y tallos se desarrollan sobre la superficie del suelo y los nudos de los brotes se alargan, y emergen las raíces y estolones, los cuales se extienden por debajo de la superficie del suelo; la planta obtiene algo de energía del tubérculo-semilla en la parte temprana de este estado de crecimiento, pero durante este período comienza la fotosíntesis y los procesos de producción de carbohidratos (fijación de carbono), como fuente de energía para futuro crecimiento y desarrollo; en este estado se forman todas las partes vegetativas de la planta y comienza la emergencia y crecimiento de las puntas de los estolones por debajo de la superficie del suelo, hasta cuando se inicia el desarrollo de los tubérculos.
- ◆ *Crecimiento tres (iniciación del tubérculo)*: en este estado de crecimiento se forman los tubérculos a partir de la punta (gancho) del estolón; la iniciación del tubérculo es controlada por reguladores hormonales de crecimiento, producidos por la planta; este estado tiene un período de duración de 10 a 14 días y en muchas variedades el final de este período generalmente coincide con una floración temprana, donde pocas flores se abren y son poco visibles. En general se cree que muchos de los tubérculos que tienen un tamaño de cosecha ideal se inician durante este período. Las variedades precoces o de maduración temprana usualmente inician su tuberización más temprano que las variedades tardías; los materiales de ciclo largo continúan la iniciación del tubérculo durante el estado de crecimiento cuatro.
El manejo del agua durante el estado de crecimiento tres es especialmente importante para ayudar al desarrollo del cultivo. De 80 a 90% de disponibilidad de agua en el suelo durante el comienzo del crecimiento del tubérculo y ensanchamiento del mismo, favorece un crecimiento rápido de la planta.
- ◆ *Crecimiento cuatro (llenado del tubérculo)*: las células del tubérculo se expanden con la acumulación de agua, nutrientes y carbohidratos. Durante esta fase de crecimiento, los tubérculos son órganos dominantes de depósito y movilización de nutrientes orgánicos dentro de la planta.
- ◆ *Crecimiento cinco (maduración)*: el follaje entra lentamente en el proceso de senescencia. Este cambia a color amarillo y las hojas se pierden, la fotosíntesis decrece gradualmente, la

tasa de crecimiento del tubérculo se hace más lenta y el follaje eventualmente muere. El contenido de materia seca de los tubérculos alcanza el máximo valor en este estado y la piel del tubérculo se endurece, aumentando su espesor.

En teoría, una planta de papa sana (libre de plagas y enfermedades), con todo su potencial genético y llevando a cabo todas sus funciones fisiológicas va a desarrollar estos cinco estados de crecimiento. Para ello es necesario que la planta de papa incluya una rápida emergencia de los brotes, desarrollo de estolones, raíces y sistema aéreo de la planta, eficiencia en el uso de nutrientes minerales y agua, tasas óptimas de fotosíntesis, uniformidad en el crecimiento y desarrollo de los tubérculos, y un máximo movimiento de los productos fotosintetizados hacia los tubérculos al final del período de crecimiento.

En Colombia, las investigaciones realizadas han permitido establecer la fenología y el crecimiento de variedades de papa bajo las condiciones del municipio de Umbita (Boyacá). Obando y Pulido (1987), determinaron la fenología de dos variedades de papa: ICA San Jorge y Parda Pastusa y registraron los siguientes estados de desarrollo: crecimiento radical, formación de estolones, presencia de botones florales, tuberización, apertura de flor, fructificación y caída total de flores. Las variedades presentaron diferencias en sus respectivas etapas fenológicas, especialmente en la floración y fructificación, debido a que la variedad Parda Pastusa inició estos procesos en forma más temprana que la ICA San Jorge.

Gaitán y González (1999), establecieron una escala fenológica numérica, de acuerdo con los estados de desarrollo (vegetativo de 0 a 4.9 y reproductivo de 5 a 9.1) para cuatro variedades de papa: ICA Zipa, ICA Morita, ICA Unica y Diacol Monserrate, los cuales se resumen en la Tabla 1.

Muñoz y Herrera (2000), evaluaron el desarrollo fenológico de la variedad Monserrate y cinco colectas (promisorias) de la Colección Central Colombiana de Papa, bajo las condiciones de la Sabana de Bogotá, en donde se identificaron dos etapas fenológicas: vegetativa y reproductiva. La primera, comprendida por los estados fenológicos: brotación del tubérculo-semilla, emergencia de brotes, desarrollo de estolones y tuberización. La segunda, floración, fructificación y senescencia (Figura 1).

De otra parte, Manrique (1989) estudió el efecto de la aplicación de riego sobre el crecimiento de papa en la variedad Keunnebec. La tasa de asimilación neta (TAN) presenta un decrecimiento drástico en parcelas no irrigadas, lo cual indica un factor de estrés de agua que afecta significativamente la toma de nutrientes. Pero bajo estas condiciones, la TAN presenta un incremento en su crecimiento a los 80 días después de la siembra, probablemente por el engrosamiento del tubérculo, como consecuencia de la pérdida del crecimiento de las hojas.

Así mismo, López y Alvarado (1976) analizaron el crecimiento de tres variedades de papa: Parda Pastusa, ICA Nariño y Yema de huevo, bajo los ambientes Pasto y Catambuco 2700 y 2900 msnm, respectivamente. La tasa de asimilación neta (TAN) fue relativamente alta en las primeras fases de desarrollo del cultivo en los tres materiales, pero fue disminuyendo a medida que aumentó la edad de las plantas, hasta alcanzar valores negativos en las semanas 14 y 17 después de la siembra. El máximo valor de la TAN se encontró en la variedad Parda Pastusa en la semana 22.

Al respecto, Moorby (1970) sugiere que los incrementos en la tasa de asimilación neta (TAN) al final del período vegetativo del cultivo no se deben a un factor dominante que controle la tasa fotosintética en papa, sino a la tasa de crecimiento del tubérculo.

Obando y Pulido en (1987), al evaluar dos edades fisiológicas de semilla-tubérculo sobre el crecimiento de las variedades Parda Pastusa e ICA San Jorge, encontraron una gran correlación entre los valores de la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) y la (TAN), los cuales presentaron la misma tendencia a través del tiempo en los dos materiales. Sin embargo, la variedad Parda Pastusa presentó los máximos valores para los índices de crecimiento al comienzo y final del período vegetativo; este material también presentó un Índice de Área Foliar (IAF) alto, debido a una gran expansión de sus áreas asimilatorias.



Tabla 1. Estados fenológicos de desarrollo para cuatro variedades de papa

Escala	Estado	DDE	Variedades	Descripción
0	Brotación - emergencia	0	ZP, UN, MO, MS	Fin del reposo, brotes de 2 a 3 mm, se presenta la emergencia en campo de por lo menos 50% de las plantas
1	Desarrollo de hojas	37	ZP, UN, MO, MS	Las primeras hojas comienzan su despliegue a partir del tallo principal.
3	Desarrollo de ramas	23 30 37 51	MS ZP UN MO	Crecimiento longitudinal de los brotes
4.0	Desarrollo de tubérculos	30 37 44 51	UN ZP MO MS	Inicio de la tuberización
4.5		79 86	ZP, UN, MO MS	50% de llenado del tubérculo 100% llenado del tubérculo
4.8		100	MO	95% de los tubérculos están maduros; la piel no se desprende al frotarla
4.9		107 114 121	ZP, UN, MS ZP, MO, MS UN	
5	Aparición del órgano floral			Aparición de los primeros botones florales
5.5		30 37	UN, MO ZP, MS	Al menos 50% de la población en botón
6	Floración			Primeras flores abiertas
6.5		37 44 51	UN MO, MS ZP	Al menos 50% de la población en floración
7	Formación de frutos	79	UN, MO MS, ZP	Primeras bayas visibles
9	Senescencia			
9.1		86 100	ZP, MO, MS UN	Comienzo del amarillamiento de las hojas.
		114	ZP, MO, MS, UN	Hojas y tallos secos

(ZP) ICA Zipa.
 (UN) ICA Única.
 (MO) ICA Morita.
 (MS) Diacol Monserrate.
 (DDE) Días después de emergencia.

Fuente: Gaitán y González, 1999.

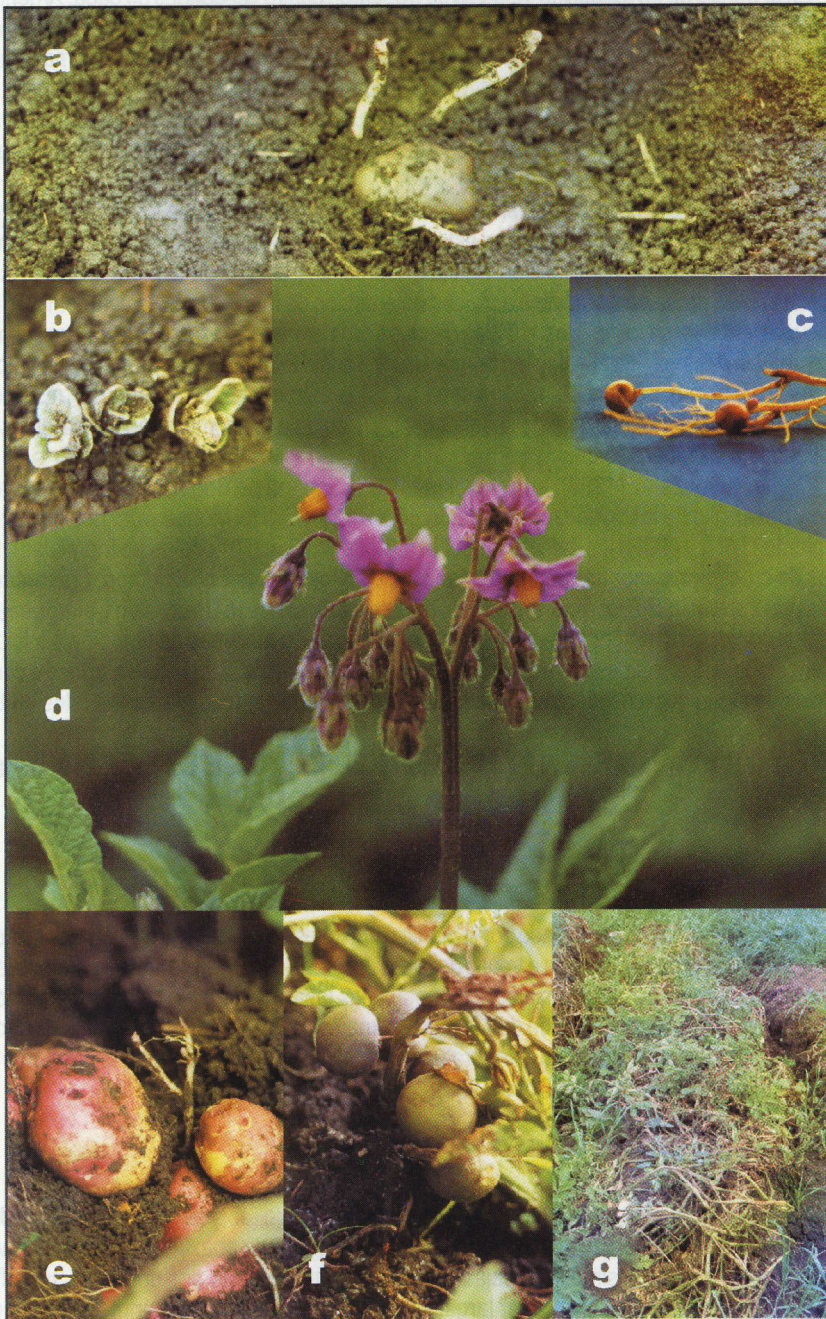


Figura 1. Estados fenológicos: a. Brotación del tubérculo; b. Brotación a nivel del suelo; c. Estolonización; d. Floración; e. Tuberización; f. Fructificación y g. Senescencia.

BIBLIOTECA ACROPECUANA
DE COLOMBIA



En el Centro de Investigación Tibaitatá se evaluaron cuatro variedades de papa: Argentina, Nariño, Puracé y Yema de huevo, de acuerdo con parámetros de crecimiento y se encontró que la tasa de asimilación neta presentó el mismo patrón de crecimiento en todos los materiales; manifestando valores altos al inicio del cultivo y la tendencia de disminuir a través del tiempo. Sin embargo, se presentaron algunas variaciones entre cultivares. Es así como la variedad Puracé registró los puntos máximos de la TAN a los 58 y 99 días después de la siembra con respecto a los otros materiales (Rodríguez y Torres, 1993).

Muñoz y Herrera (2000) también estudiaron el comportamiento de los índices de crecimiento (TAN) y (TCR) de acuerdo con los estados fenológicos en la variedad Monserrate en las condiciones del Centro de Investigación Tibaitatá, Corpoica, y encontraron que la Tasa de Asimilación Neta (TAN) presentó su máxima actividad en el estado de fructificación, la cual coincidió con el punto máximo de área foliar. A los 110 días después de la emergencia e inicio de la senescencia, la Tasa de Asimilación Neta (TAN) y la Tasa de Crecimiento Relativo (TCR) presentaron valores negativos, debido a la pérdida de materia seca de estas estructuras. Es importante anotar que estos índices se recuperan al final de la senescencia, debido a la acumulación de materia seca almacenada en los tubérculos.

Gaitán y González (1999), en condiciones de la Sabana de Bogotá, evaluaron el crecimiento y desarrollo de las variedades ICA Zipa, ICA Única y Diacol Monserrate. Los índices de crecimiento (TAN) y (TCR) los calcularon por el método funcional (modelos polinomiales). Los índices de crecimiento mostraron una tendencia a disminuir a través del tiempo, presentando valores máximos al inicio del ciclo vegetativo, debido a una alta tasa de división y alargamiento celular así como al incremento en producción de biomasa. En las fases de floración e inicio de la tuberización estos índices se redujeron considerablemente, alcanzando valores de cero y negativos en algunos casos, debido a que el costo respiratorio fue más alto que el fotosintético.

FACTORES QUE INFLUYEN EN EL CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LA PAPA

Fotosíntesis

Más de 90% del peso seco acumulado por la planta de papa es derivado de la fijación y asimilación de CO_2 y del proceso de fotosíntesis a través de la estructura del dosel. La papa tiene metabolismo fotosintético C_3 el cual se caracteriza por presentar altas tasas de transpiración, fotorespiración detectable y punto de compensación de CO_2 alto. Numerosos factores influyen en la asimilación del carbono: estructura de la hoja, temperatura, intensidad de luz y tasas de crecimiento del tubérculo (Li, 1985; Salisbury and Ross, 1992).

Estructura de la hoja

La papa tiene estomas por ambos lados: arriba (adaxial) y abajo (abaxial), en la superficie de la hoja. La conductancia estomática generalmente es baja en la parte abaxial. Algunas variedades de papa tienen tasas fotosintéticas bajas, pero son compensadas por una gran superficie asimilatoria y la duración de área foliar larga; sin embargo, la tasa de fotosíntesis neta puede estar influenciada principalmente por la relación fuente-vertedero. Se ha demostrado que después de la tuberización, el CO_2 asimilado por las hojas de la papa se incrementa de dos a tres veces, acompañado del incremento de carbono que se mueve dentro de la planta, de las hojas hacia el tubérculo. La fotosíntesis declina a medida que avanza la maduración (senescencia)

en la hoja, encontrándose una correlación con el contenido de clorofilas, proteínas, nitrógeno y la actividad enzimática; la demanda de CO₂ declina y se incrementa la resistencia estomática y el peso específico de la hoja, con la edad de la planta. (Li, 1985; Ku, Edwards and Tanner, 1977).

Intensidad de luz y temperatura

La saturación del aparato fotosintético por efecto de luz es baja. La luz influye en la apertura estomática de plantas de papa; sin embargo, incrementos en conductancia estomática tienen una relación lineal con incrementos en irradianza. La temperatura también afecta el proceso fotosintético; las máximas tasas de fotosíntesis se encuentran en el rango de 15 a 25°C; con temperaturas superiores a este rango, la tasa de asimilación de CO₂ declina substancialmente. La conductancia estomática llega a un punto máximo a los 24°C. Los máximos valores de fotosíntesis en papa se registran entre 9:00 a.m. y 2:00 p.m. en condiciones de Colombia (Li, 1985; Salisbury and Ross, 1992; Buitrago, 1999).

Crecimiento del tubérculo

Existe evidencia de que la fotosíntesis neta (Tasa de Asimilación Neta), está controlada por la demanda y el tamaño del vertedero, en este caso el tubérculo. El crecimiento del tubérculo está relacionado con incrementos en la capacidad fotosintética de las hojas de la planta; sin embargo, al momento de la iniciación del tubérculo la tasa de fotosíntesis disminuye, pero hay un período máximo de fotosíntesis en la etapa de floración, que presenta una relación lineal con el llenado de los tubérculo; las tasas declinan después de la etapa de floración (Li, 1985).

(Buitrago, 1999) evaluó la fotosíntesis en genotipos de papa *Solanum* spp. Estos materiales presentaron diferencias en cuanto a su comportamiento fotosintético entre localidades: en San Jorge 3000 msnm y Marengo 2650 msnm se encontró que en las dos localidades las mayores tasas fotosintéticas se registraron en los estados fenológicos de floración y llenado del tubérculo, seguido por descenso de la actividad fotosintética al final del cultivo. Li, 1985, reportó que existen diferencias en cuanto a la asimilación de CO₂ y, por consiguiente, la actividad fotosintética entre 54 clones de papa.

Beukema and Vanderzaag, 1979, afirman que durante el crecimiento de la planta de papa se pueden distinguir tres periodos importantes: a) *pre-emergencia* y *emergencia*: la semilla-tubérculo desarrolla sus brotes antes de ser puesta en el suelo, la formación de raíces comienza inmediatamente después de la siembra y la emergencia de los brotes es acelerada. b) *Crecimiento del follaje*: después de la emergencia de los brotes, el follaje y las raíces se desarrollan simultáneamente. c) *Crecimiento del tubérculo*: Comienza lentamente después de la emergencia y continúa con una tasa constante por un período de tiempo largo. Durante alguna parte del período de crecimiento, el follaje y el crecimiento del tubérculo crecen simultáneamente, pero en una fase de crecimiento del tubérculo más avanzado hay una pérdida abundante del crecimiento del área foliar.

De acuerdo con el periodo vegetativo (ciclo corto o largo), las variedades presentan diferencias en cuanto a sus características de crecimiento: las variedades de ciclo corto (cuatro meses) se caracterizan por presentar un crecimiento moderado del follaje, el crecimiento del tubérculo comienza más temprano y la maduración es más rápida; dentro de este grupo se caracterizan las especies *chaucha* y *phureja* (yema de huevo) y la especie *tuberosum*. Las variedades de ciclo largo (cinco a ocho meses) tienen un periodo de crecimiento relativamente largo; estos materiales desarrollan mucho más su follaje, el crecimiento del tubérculo comienza más tarde, lo mismo con la maduración; las variedades de la especie *andigena* (Argentina, Salentuna, Tucareña y Parda Pastusa) y *andigena x tuberosum* (Monserrate, Capiro, ICA Nariño) se agrupan en esta categoría (Hernández y Rodríguez, 1997).



Longitud del día

Influye considerablemente en el hábito de crecimiento de la papa; generalmente es considerado como uno de los principales factores que regulan la tuberización. El fotoperíodo influye sobre la síntesis de proteínas y almidón del tubérculo. Las hojas de papa tienen un componente crítico en la planta, para inducir respuestas fotomorfogénicas como crecimiento vegetativo corto, tuberización y floración. En general, las exposiciones de follaje a días cortos inducen la tuberización; las plantas muestran una formación temprana del tubérculo; los estolones son cortos. En exposiciones a días largos, las plantas inducen floración y formación de ramas laterales y la restricción en la tuberización o la producción de tubérculos es mucho más tarde. En realidad las variedades de spp. *Andigena*, procedentes de los Andes de América del Sur, absolutamente requieren de días cortos para la tuberización, comparado con variedades de spp. *Tuberosum*, las cuales requieren días largos (Li, 1985).

Temperatura

Tiene efectos morfogenéticos en el crecimiento y desarrollo de la planta; la temperatura influye en la formación del tubérculo, ya que existe una interacción entre esta variable ambiental y la longitud del día denominada termofotoperíodo. Los efectos de temperatura y fotoperíodo son cruciales al inicio del crecimiento temprano del tubérculo y la subsecuente participación de la materia seca; es así como el fotoperíodo largo retrasa el comienzo del crecimiento del tubérculo y, por consiguiente, el llenado del mismo, las tasas de crecimiento absoluta y relativa se reducen solamente con días largos, así como la tasa relativa de participación de asimilados a nivel del tubérculo. Las condiciones más favorables para la tuberización y crecimiento del tubérculo son días cortos y temperaturas nocturnas bajas (Van Dam, Kooman and Struik, 1996; Li, 1985).

Temperaturas entre 15 y 19°C son óptimas para iniciar el crecimiento del tubérculo; 17°C es un promedio de temperatura para una buena producción de papa. Bajo temperaturas altas (20 a 29°C), las plantas producen más follaje, se induce el desarrollo de tallos, pero las hojas son más pequeñas debido a la reducción en la expansión del área foliar, los niveles de almidón se reducen en las hojas, especialmente el acumulado en las hojas maduras, se incrementa el número de internudos y los estolones son más largos. Se retrasa el comienzo del crecimiento del tubérculo y se demora el inicio del llenado del mismo, ocasionando una disminución en la relación peso/seco; peso/fresco del tubérculo.

Las temperaturas altas también causan incrementos significativos en la distribución de asimilados en las hojas y un decrecimiento bastante alto de fotoasimilados a nivel de tubérculos, originando reducción en el suministro de carbohidratos, debido a que se limita la entrada de asimilados e inhibe directamente la conversión de azúcares a almidón; todo esto causa reducción en la participación de materia seca en los tubérculos, especialmente bajo condiciones de día largo. La comparación de régimen de temperaturas 30/12°C (día/noche) y 17/10°C bajo condiciones de días cortos, la proporción de peso vegetativo es 12 veces más alto con temperaturas altas, pero la producción de tubérculos es 19 veces más alta con temperaturas bajas. El tubérculo es el órgano más sensible al fotoperíodo y al régimen de temperatura; es así como, por ejemplo, con 32/22°C (día/noche) y 16 horas de régimen de fotoperíodo se inhibe completamente la formación del tubérculo en materiales de la subespecie *tuberosum*; la acumulación de materia seca y la participación de asimilados en plantas de papa son afectadas por el fotoperíodo, la temperatura y la interacción de estas dos variables ambientales (Van Dam, Kooman and Struik, 1996; Wolf, Morani and Rudich, 1990; Lafta and Lorenze, 1995).

Intensidad de luz

El inicio del crecimiento del tubérculo está influenciado por la duración de la luz diaria; por consiguiente, la intensidad de luz recibida durante ese período tendrá un marcado efecto sobre el crecimiento posterior de los tubérculos, ya que la intensidad lumínica es un factor importante en la síntesis de carbohidratos a través del proceso de la fotosíntesis. Se demostró que con bajas intensidades de luz generalmente se da decrecimiento de la fotosíntesis, reducción en la acumulación de biomasa, no hay producción de brotes axilares, elongación de tallos y se retarda el crecimiento del tubérculo. La proporción de asimilados que se traslocan a los tubérculos es muy baja, debido a los cambios que se originan en la distribución de fotoasimilados, favoreciendo la biomasa de la planta en hojas y tallos a expensas de los tubérculos; por consiguiente, se presenta una reducción en cuanto al tamaño, al peso seco de los tubérculos, el índice de cosecha y el peso seco de la planta (Gawronska and Awelle, 1989).

Reguladores de crecimiento

Los reguladores de crecimiento en la planta de papa son otro de los factores importantes que regulan la tuberización y el modelo de distribución de materia seca en la planta. La tuberización es inducida por el balance hormonal, donde básicamente intervienen las auxinas (ácido abscísico, ABA) y las giberelinas (ácido giberélico GA_3); este último tiene un efecto sobre la síntesis de proteínas en el tubérculo. Estudios tradicionales muestran que aplicaciones de ácido giberélico a la planta inhibe la tuberización o retarda el crecimiento del tubérculo, reduciendo adicionalmente la producción de tubérculos y estimulando el crecimiento secundario del follaje. En algunas variedades y especies de papa los fotoperíodos largos producen altos niveles de GA_3 , lo cual previene el crecimiento del tubérculo. Aplicaciones exógenas de ácido abscísico al follaje de plantas de papa estimulan la tuberización, pero el ABA no afecta el crecimiento inicial del tubérculo, el brote y el estolón. Las concentraciones de ABA se incrementan cuando las plantas se exponen a tuberizar en condiciones ambientales de días cortos y bajas temperaturas, así como un alto grado de concentraciones altas de nitrógeno en la planta (Lujan, 1991; Li, 1985).

Agua

La deficiencia hídrica reduce el crecimiento del follaje y puede disminuir el porcentaje de materia seca de los tubérculos, debido al cierre estomático y la consiguiente disminución de la tasa fotosintética al restringirse el paso de CO_2 . Un suelo con un déficit de agua en la etapa de formación y llenado del tubérculo afecta drásticamente el rendimiento; por el contrario, los tubérculos provenientes de un suelo saturado de agua tienen un bajo porcentaje de materia seca. La deficiencia del nitrógeno causa reducción en la fotosíntesis, pero generalmente no limita el proceso; sin embargo, la disminución en la tasa fotosintética en hojas con niveles bajos de nitrógeno está asociada con incrementos en resistencia estomática. Los contenidos de clorofila (a+b) son bajos con deficiencias de este elemento. Excesivas dosis de nitrógeno favorecen el crecimiento aéreo de la planta, pero afectan sensiblemente la iniciación de la formación del tubérculo y detienen el crecimiento del mismo y el subsecuente crecimiento secundario; pero esto depende también de la edad y el tamaño del tubérculo (Lujan, 1994; Rodríguez y Torres, 1993; Li, 1985).



BIBLIOGRAFÍA

- BALLESTEROS, P. E. 1997. *Análisis del crecimiento en el fríjol común* (Phaseolus vulgaris L.). Colegio de Posgraduados. Montecillo, México 71p.
- BEUKEMA, H. P. AND VAN DER ZAAG, D. E. 1979. *Ecophysiology of potato*. P.37-58 International Agricultural Centre. Potato improvement. Some factors and facts. Wageningen, the Netherlands.
- BUITRAGO, G. C. 1999. *Evaluación fotosintética de genotipos de papa Solanum spp tolerantes y no tolerantes a las bajas temperaturas*. Tesis MSc. Facultad de Agronomía. Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- GAITÁN, M. A. P; GONZÁLEZ. M. M. P. 1999. *Análisis de crecimiento y desarrollo para cuatro variedades de papa Solanum tuberosum bajo condiciones de la Sabana de Bogotá*. Tesis de pregrado, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá. 82p.
- GAWRONSKA, H; AND DWELLE, R. B. 1989. *Partitioning of photoasimilates by potato plants (Solanum tuberosum L.) as influenced by irradiance I. partitioning patterns in cultivar russet burbank grow under high and low irradiance*. American potato journal vol. 66 No. 4 p. 201-213.
- HERNÁNDEZ, C. E. RODRÍGUEZ, B. A. 1997. *Catálogo de variedades colombianas de papa*. Instituto Colombiano Agropecuario, ICA. Primera edición, 37 p.
- HUNT, R. 1990. *Plant growth analysis*. P. 26-60. Academic Division of Published by the Unwin Hyman Ltda. Basic Growth Analysis. London.
- KU, S; EDWARDS, E. G AND TANNER, B. C. 1977. *Effects of light, carbon dioxide, and temperature on photosynthesis in potatoes (Solanum tuberosum)*. Annals of Botany Vol 64 p. 643-650.
- LAFTA, M. A.; AND LORENZE, H. J. 1995. *Effect of high temperature on plant growth and carbohydrate metabolism in potato*. Plan physiology. Vol. 109 No. 2 p.637-643.
- LI, H. P. 1985. *Environmental effects on growth and development of potato plants*. p. 482-500. In: Academic press, Inc. Potato physiology.
- LÓPEZ, G; ALVARADO, L. F. 1977. *Análisis de crecimiento de tres variedades de papa de diferentes ciclos de vida*. Revista Comalí IV: 4 p. 209-224.
- LUJÁN, L. 1991. *Morfología, estructura y fisiología de la planta de papa*. P. 23-29. Revista Papa No. 2. Septiembre.
- LUJÁN, L. 1994. *La ecología de la papa*. P. 4-16. Revista papa No. 12. Octubre.
- MANRIQUE, J. 1970. *The production, storage and translocation of carbohydrates in developing potato plants*. Annals of Botany Vol 34 No. 134 p.297-308.
- MOORBY, S. 1970. *The production, storage and translocation of carbohydrates in developing potato plants*. Vol 34 p.297-308.
- MUÑOZ, S. J.; HERRERA. A. M. 2000. *Análisis del crecimiento y desarrollo de cinco accesiones promisorias de papa Solanum tuberosum ssp andigena y la variedad Monserrate de la Colección Central Colombiana de Papa bajo las condiciones de la Sabana de Bogotá*. Tesis de pregrado. Facultad de Ciencias y Educación. Proyecto Curricular de Licenciatura en Biología. Universidad Distrital Francisco José de Caldas. Santa Fé de Bogotá. 146 p.
- OBANDO, B. O; PULIDO, M. A. 1987. *Evaluación de dos edades fisiológicas de semilla sexual de papa sobre los estados de crecimiento y desarrollo y el rendimiento comercial*. Tesis de pregrado, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá D.E. 106 p.
- RADFORD, P. J. 1967. *Growth analysis formulae-their use and abuse*. Crop Science Vol. 7 No. 3 p.171-175.
- RODRÍGUEZ, M. Y TORRES C. 1993. *Estudio de los factores que determinan el patrón de precocidad de papa Solanum tuberosum*. Tesis de pregrado. Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. Bogotá.
- ROWE, C. R. 1993. *What is a healthy potato Plant?* P. 4-7. Edited by Randall. In: Potato Health Management. Department of plant pathology. Ohio State University Wooster.
- SALISBURY, F. B AND ROSS C. W. 1992. *Crecimiento*. En grupo editorial Iberoamericana S.A. Fisiología Vegetal. México D.F.
- SALTER, P. J., AND GOODE, J. E. 1967. *Crop responses to water at different stages of growth*. Commonwealth Agricultural Bureaux, Farnham Royal, Bucks, England. 246p.
- VAN DAM, J.; KOOMAN, P. L. AND STRUIK, P. C. 1996. *Effects of temperature and photoperiod on early growth and final number of tubers in potato (Solanum tuberosum L.)*. Potato Research Vol. 39 p. 51-62.
- WOLF, S; MARANI, A. AND RUDICH, J. 1990. *Effects of temperature and photoperiod on assimilate partitioning in potato plants*. Annals of botany vol. 66 p. 513-520.