

Estimación de la interceptación de la radiación solar en papa criolla (*Solanum phureja* Juz. et Buk.) en tres localidades colombianas

Estimating yellow potato (*Solanum phureja* Juz. et Buk.) solar radiation interception in three Colombian localities

Marco Cabezas¹ y Germán Corchuelo²

Resumen: Para medir y comparar los patrones de interceptación de la radiación fotosintéticamente activa en *S. phureja*, se establecieron tres experimentos simultáneos en tres localidades colombianas (Firavitoba, Carmen de Carupa y Bogotá). Se evaluaron tres densidades de siembra (8,33; 4,17 y 2,67 plantas/m²) bajo un diseño de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones y una unidad experimental compuesta por cinco surcos de cuatro m de largo. Se midió la radiación fotosintéticamente activa incidente total (RFA), la RFA reflejada, la RFA transmitida y la RFA absorbida. Se estableció el coeficiente de extinción k de RFA en los doseles a partir del modelo de Monsie y Saeki. Se presentaron diferencias significativas entre localidades y densidades, pero no en la interacción para el componente IAF. La radiación incidente total tuvo mayores valores en las localidades situadas a mayor altitud. La distribución de RFA en los estratos alto y bajo fue similar en todos los casos y se demostró que la arquitectura de la planta permite una adecuada repartición de la RFA en el dosel. El coeficiente de extinción k se vio afectado principalmente por el desarrollo foliar. Los valores oscilaron entre 0,39 y 0,61. Se demuestra que a alturas superiores a los 2.800 m.s.n.m., es posible que la planta se sature rápidamente por efectos lumínicos y esto induzca a condiciones estresantes que interfieren con el desarrollo foliar y con la distribución de fotoasimilados al tubérculo, afectando así el rendimiento agronómico.

Palabras clave adicionales: Fotosíntesis, extinción, poblaciones, dosel.

Abstract: Three experiments were simultaneously carried out in three Colombian localities (Firavitoba, Carmen de Carupa y Bogotá) to measure and compare photosynthetically active radiation (PAR) interception patterns in *Solanum phureja*. Three random complete block design planting densities (8,33, 4.17 and 2.67 plants/m²) were evaluated, having four replicates and an experimental unit consisting of five four-metre-long rows or planting lines. Overall PAR, reflected PAR, transmitted PAR and absorbed PAR were determined. The Monsie and Saeki model was used for *establishing* the PAR k extinction coefficient in canopies. Results revealed statistically significant differences within localities and plant densities, but not for LAI interaction. There was a higher overall incidence of radiation in those localities situated at high altitudes. PAR distribution was similar in high and low stratum in all cases, proving that plant architecture allows a suitable distribution of PAR within the canopy. The k extinction coefficient was mainly affected by leaf development. Values ranged from 0.39 to 0.61. It was revealed that plants may become quickly saturated above 2,800 m a.s.l. due to effects of luminescence, thus inducing stressful conditions interfering with leaf development and therefore distribution of tuber photo-assimilation, so affecting agronomic yield.

Additional key words: Photosynthesis, extinction, plant-density, canopy.

Fecha de recepción: 23 de febrero de 2005
Aceptado para publicación: 27 de mayo de 2005.

- 1 Docente Investigador, Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales -UDCA-, Bogotá. e-mail: mcgutier@hotmail.com
2 Profesor Escuela de Postgrados, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.

Introducción

EN LOS VEGETALES Y ESPECIALMENTE en las plantas superiores cultivadas, el crecimiento y el desarrollo de sus órganos están regulados por factores ambientales y genéticos. Bajo condiciones naturales, la cantidad y calidad de la luz, determinan la producción continua de asimilados, la morfogénesis y el rendimiento biológico y agronómico (Hay y Walker, 1989).

La radiación solar fotosintéticamente activa (RAF), entendida como la cantidad total de energía proveniente del sol en forma de fotones y con longitudes de onda entre 400 y 700 nanómetros (nm), ha sido establecida como uno de los factores determinantes para calcular los rendimientos potenciales de los cultivos, ya sean densos o sembrados en arreglos especiales (De Castro y Fetcher, 1998; Wünsche, 2000; Castillo *et al.*, 1997).

En la medida en que está cambiando el concepto productivo hacia la agricultura sostenible, se ha infundido mayor preponderancia al manejo de las características de las plantas para captar la luz y su habilidad para utilizarla en la fotosíntesis. El tamaño, forma, distribución y textura del dosel, hacen parte fundamental de dicha capacidad en los vegetales cultivados, para poder mantener rendimientos altos en cuanto a producción de biomasa y conversión de ésta en órganos agrícolamente aprovechables (Vos y Van der Putten, 2001).

Gawronska y Dwelle (1989), concluyen que los niveles bajos de irradianza, entre 125 y 250 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de fotones, afectan a *S. tuberosum* especialmente en cuanto a cambios en algunas de sus características morfológicas, disminución total de la biomasa, descenso en la producción de tubérculos y alteraciones en las relaciones fuente-demanda de asimilados y la distribución de la materia seca. Para la misma especie, Vos y Van der Putten (2001) mostraron cómo las hojas sombreadas, con poca cantidad de luz disponible en su superficie, senecieron más rápido y acumularon menor cantidad de nitrógeno que hojas sometidas a un adecuado flujo de fotones de luz fotosintéticamente activa.

La radiación solar se transmite a través de las hojas y la densidad de flujo radiante, entendida como la cantidad de fotones por área y por tiempo, cambia rápidamente con la profundidad del dosel. La interceptación de la luz en los distintos estratos de las plantas se relaciona

estrechamente con el índice de área foliar (IAF), sobre todo con el IAF crítico –aquel que es requerido para interceptar un 95% de la irradianza–, y por consiguiente, con la arquitectura de la planta (Gardner *et al.*, 1985; Idinoba *et al.*, 2002). Boote y Pickering (1994) indican que la radiación RFA que llega a la superficie de las hojas externas de un dosel en un cultivo puede tomar las siguientes vías: *radiación directa*, la cual se percibe a cielo abierto y sin interferencia de ninguna clase; *difusa*, aquella fracción dispersada por efectos atmosféricos y la nubosidad; la radiación difusa provocada por el *autosombreamiento* del dosel, es decir de estratos externos o superiores sobre estratos bajos e internos y la *emitida* por la superficie del suelo.

La disipación de la radiación directa hacia las partes bajas o estratos foliares inferiores en las plantas, así como la penetración en ellos de la radiación difusa, son determinantes en la asimilación fotosintética del área foliar, debido a dos aspectos: el primero hace referencia al rendimiento total del IAF, pues se ha establecido que un 10 a 15 % de la luz directa pasa a las hojas bajas; segundo, que las hojas bajas absorben gran cantidad de radiación difusa, lo que hace suponer que éstas se adaptan a bajos puntos de compensación de luz lo que constituye en una ventaja bajo condiciones de sombra (Boote y Pickering, 1994; Hunt *et al.*, 1998; Lakso y Musselman, 1976). Una correcta y apropiada distribución de radiación solar, entre y dentro de los doseles, dará como resultado un trabajo más homogéneo del IAF, mejor aprovechamiento de la luz, aumento en la eficiencia fotosintética, menos respiración de mantenimiento y, por tanto, mayores rendimientos agronómicos (Lee *et al.*, 2000).

Kooman *et al.* (1996) trabajaron con ocho variedades de papa triploide en la zona tropical de África, donde correlacionaron varios aspectos climáticos con el rendimiento de tubérculos, la distribución de la materia seca en la parte aérea y la calidad de los tubérculos. Se encontró que la radiación solar era el factor más importante en el mejoramiento de dichas variables y que respondía positivamente al incremento comparando los lugares de experimentación. En dicho ensayo no se encontraron diferencias entre variedades que tenían uso eficiente de radiación solar similar, IAF parecido, aun cuando se sembraron en distintas épocas del año. Los IAF determinados se encontraban entre 4 y 5,5; la RFA osciló entre 1.200 y 2.300 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de fotones.

Khurana y McLaren (1982), realizaron un estudio sobre el efecto del IAF sobre la interceptación solar en *S. tuberosum* y la RFA respecto al rendimiento de tubérculos y la producción de materia seca en la planta y demostraron que a partir de un IAF de 3, el porcentaje de interceptación solar dejaba de aumentar, llegando casi a una etapa de saturación. El peso seco de la planta siempre aumentó en la medida en que se incrementó la RFA en la superficie superior del dosel y se encontró una relación directa entre la tasa de crecimiento relativo (TCR) con la RFA interceptada.

El incremento en la densidad de siembra es uno de los principales manejos que se hacen para mejorar la captura de radiación solar por los cultivos (Idinoba *et al.*, 2002).

En busca de contribuir con estudios fisiológicos aplicados a las condiciones tropicales, se seleccionaron tres zonas ecofisiológicamente representativas para el desarrollo del cultivo de *S. phureja*, donde se realizaron tres ensayos simultáneos con los siguientes objetivos: 1) Comparar los patrones de interceptación de radiación fotosintéticamente activa en tres localidades de la zona andina colombiana. 2) Establecer los coeficientes de extinción de radiación solar bajo tres densidades de siembra y en diferentes estratos. 3) Correlacionar la captación de energía solar con la caracterización del dosel de la papa criolla a partir del IAF.

Materiales y métodos

Este trabajo se realizó en forma consecutiva en tres localidades aptas para el cultivo de *S. phureja* en Colombia. La primera localidad se encuentra en la vereda San Luis, Municipio de Firavitoba (Boyacá), la segunda en el municipio de Carmen de Carupa (Cundinamarca) y la tercera en la zona de influencia de la Sabana de Bogotá, en jurisdicción del Distrito Capital, sede de la Universidad de Ciencias Aplicadas y Ambientales, UDCA. En la Tabla 1 se describen las características ambientales de cada localidad.

En cada una de las localidades se estableció un experimento similar, sembrados con quince días de diferencia entre ellos para poder realizar un seguimiento adecuado sin sobreponer actividades. Se tomaron sendas muestras de suelo para realizar el análisis respectivo y con base en dichos resultados se procedió a fertilizar los lotes buscando que en todos los casos la nutrición mineral fuera la óptima para la planta.

Tabla 1. Condiciones climáticas de las tres localidades evaluadas.

Localidad	Precipitación, mm anuales*	Altitud m.s.n.m.	Temperatura media °C	Formación agroecológica**
Firavitoba	760	2.720	13	Bosque seco montano bajo
Carmen de Carupa	870	2.960	11	Bosque seco montano alto
UDCA Bogotá	750	2.560	14	Bosque seco montano bajo

*Régimen bimodal de lluvias para las tres localidades. **Holdridge, 1987.

Se utilizó un conjunto de experimentos en serie, con diseño básico de bloques completos al azar, con cuatro repeticiones en cada caso y tres tratamientos por experimento, con el objetivo de conocer el efecto de la interacción de tratamientos por localidad, efecto de las localidades y efecto simple de los tratamientos (Martínez y Martínez, 1997). Como tratamientos se utilizaron tres densidades de siembra, conservando el mismo arreglo de surcos, pero variando la distancia o separación entre tubérculos semilla, como se indica a continuación:

Tratamiento 1. Distancia entre plantas de 0,15 m y entre surcos de 0,8 m, con una población aproximada de 83.300 sitios de siembra/ha (8,33 plantas/m²).

Tratamiento 2. Distancia entre plantas de 0,30 m y entre surcos de 0,8 m, con una población aproximada de 41.670 sitios de siembra/ha (4,17 plantas/m²).

Tratamiento 3. Distancia entre plantas de 0,45 m y entre surcos de 0,8 m, con una población aproximada de 27.780 sitios de siembra/ha (2,67 plantas/m²).

En cada caso se procedió a homogeneizar el número de tallos por sitio de siembra para disminuir la variación debida a la brotación poco uniforme de los tubérculos madre, cuando las plantas alcanzaron la etapa de desarrollo de hojas, de acuerdo con la escala propuesta por Hack *et al.*, (1993). Esta labor se realizó de forma manual para dejar cinco tallos principales por sitio, los demás se eliminaron. Cada parcela o unidad experimental estuvo compuesta por cinco surcos de 4,5 m de largo, lo cual representa un área de 18 m². Cada experimento constaba de doce parcelas. Se tomaron datos y se evaluaron variables en los tres surcos centrales; en cada uno de ellos se descartaron las dos plantas finales en cada extremo para evitar el efecto de borde.

La RFA se midió de forma directa en el centro de cada parcela mediante el uso de un medidor de luz Dataloger® con barra cuántica, LI-COR® N° 3000, durante tres épocas definidas del ciclo fenológico del

cultivo: a) la floración, la cual correspondió en promedio para los tres localidades a 60 días después de la emergencia del cultivo; b) la tuberización, momento en el cual se presenta la máxima actividad de llenado de tubérculos y coincide con los 75-80 días después de la emergencia; y finalmente c) la maduración, a los 90-95 días de la emergencia, momento en el cual se supone que el tubérculo alcanza la madurez fisiológica (Hack *et al.*, 1993). La barra cuántica se colocó en distintas partes del dosel de los cultivos de tal forma que se pudieron identificar dos estratos foliares en el primer estado fenológico referenciado y tres estratos foliares en los dos restantes. Para esto se dividió la altura de la planta en tres partes iguales, de acuerdo con la altura total y en la frontera de cada una se tomó la medición. Las mediciones se realizaron en condiciones de cielo despejado, cubierto y semicubierto, entre las 8 am y las 4 pm, para sacar un promedio de ellas. De igual forma se midió la radiación reflejada por el follaje y la radiación proveniente del suelo. Con estos datos se procedió a calcular los porcentajes de RFA absorbida (RA), RFA transmitida (RT) radiación reflejada (RR) y el albedo. Un total de 18 mediciones fueron tomadas durante el ciclo del cultivo, en cada unidad experimental. Estas mediciones se tomaron en los tres estados fenológicos del cultivo, floración; formación de frutos, en el caso de la variedad yema de huevo al no haber formación de bayas generalizada, se tomó el momento de caída de flores; y en engrosamiento de tubérculos lo cual coincide con la formación de semilla sexual, según la escala de Hack *et al.* (1993).

Para la estimación del IAF instantáneo se tomaron cinco plantas representativas por cada parcela en el momento de la tercera medición de RFA, 90 días después de la emergencia, por considerar este periodo donde se alcanza una máxima expansión de la planta y, por ende, el mayor desarrollo de follaje. El área foliar se dividió en tres estratos: alto, medio y bajo, se marcaron y contaron las hojas para cada uno y luego se pasaron por un planímetro digital marca LI-COR® en el laboratorio de fisiología vegetal de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional.

Con los datos allí consignados se procedió al cálculo del IAF para cada estrato. Se empleó el modelo de Monsi y Sacki (Sacki, 1993), propuesto para doseles continuos, el cual se basa en la Ley de Lambert-Beer, estableciendo así el respectivo coeficiente de extinción de luz para cada uno de los niveles foliares descritos. No se empleó el mo-

delo de Jackson y Palmer por considerar que el cultivo en este estado de desarrollo ya había cerrado calle y por lo tanto, se comportaba como un dosel continuo.

Los datos fueron sometidos a un análisis de varianza combinado clásico, para las variables radiación incidente, reflejada, transmitida, rendimiento, coeficientes de extinción y área foliar instantánea. En cada caso se utilizó una prueba de comparación DMS, debido al tamaño de cada ensayo. Posteriormente, se realizó una prueba de homogeneidad de variables de Barlett, entre localidades, para finalmente someter los datos a un análisis combinado de varianza.

Resultados y discusión

Variación del IAF y el área foliar por planta

Para la variable área foliar individual por planta se presentaron diferencias altamente significativas entre densidades y diferencias significativas entre localidades, pero no en la interacción localidades por densidades (Tabla 2). En las tres localidades se nota la misma tendencia, en la cual a medida que se aumentó la población, el área foliar por planta decreció, cumpliendo así los postulados de la competencia intraespecífica propuestos por Duncan (1984) y Gardner *et al.* (1985). Los datos variaron entre 5.660 cm²/planta en Carmen de Carupa, con la densidad de siembra más alta y 12.260 cm²/planta en Bogotá, con la densidad más baja.

Tabla 2. Distribución del índice de área foliar (IAF) y área foliar por planta en dos estratos de *S. phureja* en tres localidades y bajo tres densidades de siembra.

Localidad	Densidad Plantas/m ²	Área foliar/planta* (cm ²)	IAFinf*	IAFsup*	IAFtot*
Firavitoba	8,33	5.721,24c	2,30a	2,46a	4,76a
	4,17	6.626,80c	1,49b	1,27b	2,76b
	2,67	8.697,93b	1,19b	1,23b	2,41b
C. de Carupa	8,33	5.660,49c	2,20a	2,52a	4,72a
	4,17	6.265,60c	1,33b	1,28b	2,61b
	2,67	9.033,84b	1,31b	1,20b	2,51b
Bogotá	8,33	6.104,26c	2,40a	2,68a	5,08a
	4,17	7.836,29b	1,65b	2,02ab	3,44b
	2,67	12.260,33a	1,38b	1,79b	3,41b
R ²		0,85	0,77	0,82	0,89
CV		12,36	16,52	17,14	12,00

* Promedio de cuatro repeticiones. IAF inf. IAF sup. y IAF tot. hacen referencia al índice de área foliar en el estrato inferior, superior y total respectivamente. Valores seguidos de la misma letra dentro de la misma columna no difieren significativamente, DMS 0,01.

La localidad que mostró el área foliar por planta más alto fue Bogotá, con un promedio de 8.733,63 cm², seguida por Firavitoba con 7.015,32 cm² y la menor fue Carmen de Carupa con 6.986,64 cm². Entre la primera y las dos restantes localidades se presentaron diferencias significativas pero no entre ellas. El hecho de tener mayor área de captación de RFA en los doseles es un aspecto trascendente, pues define las directrices de la conformación del IAF y la conformación de los estratos de absorción de la luz.

En Carmen de Carupa y en Firavitoba las plantas, por estar a una mayor altura y menor temperatura, muy posiblemente se ven obligadas a disminuir la longitud de sus entrenudos y el área de la hoja es igualmente restringida para evitar condiciones estresantes por acción de una mayor radiación directa, rica en rayos infrarrojos y ultravioleta, aspecto que concuerda con lo expresado por Christiansen y Lewis (1991). En la Sabana de Bogotá, con mayor temperatura promedio y nubosidad más alta, las hojas alcanzan mayor desarrollo gracias a la plasticidad fenotípica y eso hace que las plantas dentro de las hileras de siembra cierren más rápido formando un dosel continuo. Es posible que este aspecto permita unas tasas mayores de crecimiento, hecho que no fue medido en el presente trabajo, y que las densidades bajas alcancen un desarrollo foliar exuberante, copando rápidamente los espacios entre hileras y aprovechar toda la radiación fotosintética disponible.

Distribución del IAF entre los estratos evaluados

La distribución del IAF entre los dos estratos foliares en estudio presentó diferencias altamente significativas entre localidades y entre densidades, pero no hubo diferencias para la interacción localidad por densidad. Eso quiere decir que, aunque en las tres localidades se presentaron valores estadísticos superiores a favor de una de ellas, el comportamiento de las densidades entre las localidades tuvo la misma tendencia. En el caso de la distribución de IAF entre los estratos, en algunas ocasiones el superior estuvo por encima del inferior y caso contrario se presentó en otras combinaciones de factores. Esto demuestra que no hay un patrón definido entre la cantidad de follaje dispuesto en la parte

superior de la planta y la parte inferior y que más bien existe una distribución bastante uniforme del IAF en el cultivo, para las condiciones experimentales probadas en este ensayo. Informes diferentes a lo encontrado en esta investigación se encuentran en los trabajos realizados en café por Castillo *et al.* (1997), donde sí se evidencia diferencia en el porcentaje de IAF que cada uno de los estratos acumula. De la misma forma se difiere con otros datos reportados por Kernich y Halloran (1997) en cebada e Idinoba *et al.* (2002) en maíz, maní y frijol, donde la mayor cantidad de IAF se localiza en la parte superior del cultivo al final del periodo vegetativo.

Para el caso de la presente investigación, la distribución del IAF entre los estratos evaluados fue aproximadamente de 50% para cada uno, tal y como se evidencia en la Figura 1. Esta situación es muy importante ya que en la relación fuente demanda de asimilados, la proximidad de las fuentes efectivas a las demandas va a garantizar un adecuado llenado; en el caso de la papa, las hojas del estrato inferior muy posiblemente serán las encargadas de la formación y llenado del tubérculo. Las hojas del estrato superior en cambio, tendrán como función el llenado de meristemos reproductivos, frutos y semillas. De esta forma, al haber una distribución equitativa de la masa foliar en el cultivo, es posible obtener una interceptación de RFA homogénea, tal y como se esboza posteriormente. El IAF total presentó un comportamiento contrario a lo reportado en el área foliar por planta. En este caso, se presentaron diferencias altamente significativas entre densidades y entre localidades, pero no en la interacción de dichos factores.

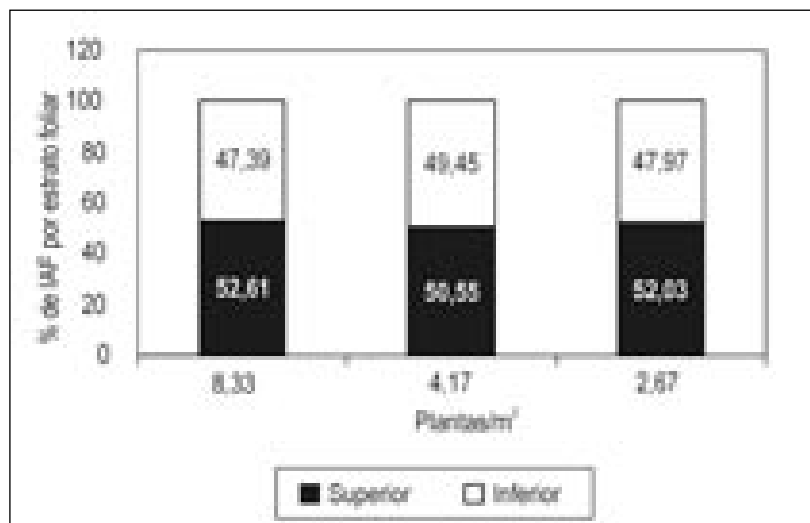


Figura 1. Distribución porcentual del índice de área foliar (IAF) en dos estratos de *S. phureja* bajo tres densidades de siembra.

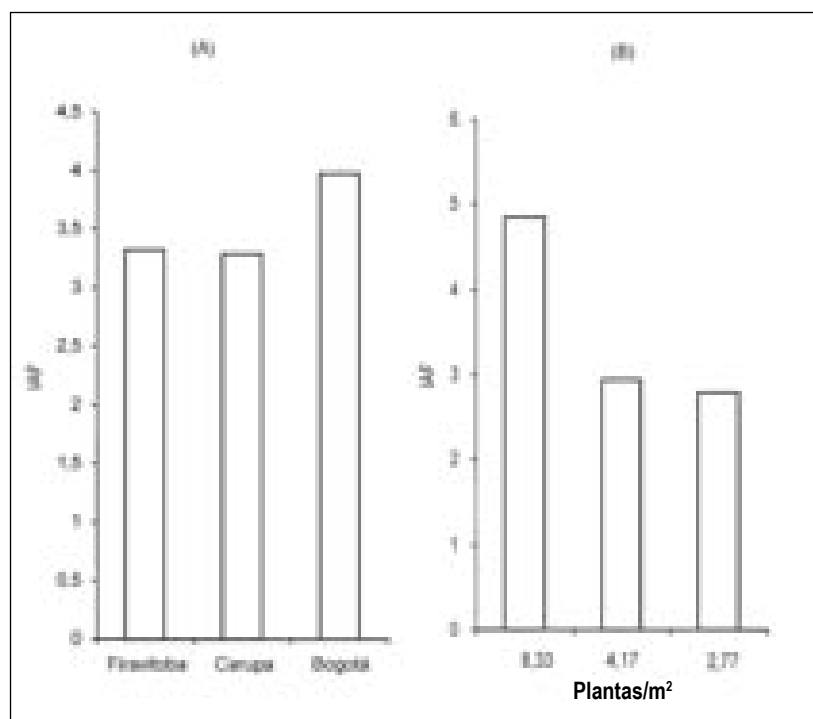


Figura 2. A) Comportamiento del IAF en *S. phureja* en tres localidades. B) Efecto de tres distancias de siembra en el IAF de la misma especie.

La diferencia entre densidades estuvo a favor de la población de plantas más alta, mientras las otras dos no presentaron diferencias. Según las localidades evaluadas, Bogotá presentó el mayor índice el cual en promedio se acercó a cuatro, mientras las otras dos localidades sólo alcanzaron un valor de 3,3. Un R^2 de 0,88 y un CV de 12% demuestran la alta dependencia de esta respuesta con los tratamientos probados y la homogeneidad de los datos. En las figuras 2 A y 2 B se observa el comportamiento de esta variable a nivel de efectos simples. Al comparar los datos obtenidos del IAF en la presente investigación con los reportados por Khurana y McLaren (1982), se encuentra concordancia entre éstos, pues dichos investigadores encontraron un IAF óptimo para *S. tuberosum* entre 3 y 4, así como IAF máximo cercano a seis. Estos valores, son relativamente inferiores a los encontrados por González y Romero (2000), quienes reportan un IAF para *S. phureja* entre cinco y seis, con densidades de siembra que oscilaron entre 33.000 y 47.000 plantas/ha.

Intercepción de RFA

De acuerdo con la Tabla 3, se observa que para las tres localidades, la RFA se comportó de manera similar en el tiempo de crecimiento del cultivo. Al realizar el análisis

estadístico, no se encontraron diferencias significativas para la radiación incidente entre estados fenológicos (floración, tuberculización y fructificación), pero sí se encontraron diferencias altamente significativas entre localidades. Para la interacción localidad por estados fenológicos tampoco hubo diferencias y la prueba de Barlett (Martínez y Martínez, 1997), permitió establecer la homogeneidad de varianzas entre localidades para realizar el análisis combinado de los experimentos.

Para la localidad de mayor altura sobre el nivel del mar, Carmen de Carupa, se encontraron los mayores valores de RFA en los tres estados de desarrollo, mientras que en la localidad con menor altitud, los valores fueron más bajos durante el tiempo de experimentación. El valor de fotones de $2.475,6 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ supera los reportados como promedios en el trópico (Sánchez, 1976), pero se debe tener en cuenta que la zona en estudio se ubica

en los límites del páramo andino, donde los valores de radiación solar son regularmente más altos que los de otras regiones. Para Firavitoba se obtuvo un dato cercano al promedio reportado para zonas altas tropicales, $2.000 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$. Este municipio se localiza en el valle de Sugamuxi, zona que históricamente se ha caracterizado por las altas radiaciones solares, clima seco y baja pluviosidad.

Es evidente que al realizar las mediciones no se encontró homogeneidad entre los momentos de registro, pues

Tabla 3. Radiación fotosintéticamente activa (RFA) en un cultivo de *S. phureja* en tres localidades colombianas bajo distintas densidades de siembra.

Localidad	Floración			Tuberización			Madurez fisiológica		
	D1*	D2	D3	D1	D2	D3	D1	D2	D3
Firavitoba	2501a**	2298a	2602a	1877a	1926a	1738a	1518b	2484a	1690b
Carmen de Carupa	2378a	2517a	2316a	2549a	2353a	2061a	1543b	2787a	3775a
Bogotá	1296b	1359b	1362b	864b	1087b	1017b	2114ab	2209ab	2030ab

Las unidades de RFA están expresadas en fotones ($\mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$). * D1: 8,33 plantas/m², D2: 4,17 plantas/m² y D3: 2,78 plantas/m². ** Promedios provenientes de 18 lecturas por tratamiento. Valores seguidos por la misma letra dentro de los estados de fenológicos, no difieren significativamente, DMS 0,0

los días siempre tuvieron alta variación en cuanto a nubosidad, con pocos momentos de plena exposición solar. No obstante, el promedio de 18 mediciones hace que se pueda analizar el resultado de forma eficaz.

La localidad 2 está ubicada en una planicie de subpáramo, con menor cantidad de barreras atmosféricas para que los rayos solares incidan en las superficies; en algunos casos se reportaron mediciones de hasta $4.000 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ mientras las otras dos localidades, y en especial la sabana de Bogotá tiene mayor presencia de nubosidad y por tanto la incidencia de rayos solares se restringe un poco, lo cual explica en parte las diferencias significativas encontradas en esta variable. Respecto a la localidad 3, ubicada en la sabana de Bogotá, presentó los menores valores de RFA ($1.291 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) y fue estadísticamente diferente a las dos localidades mencionadas anteriormente. También, mostró el valor instantáneo más bajo en todo el tiempo de observación, menos de $300 \mu\text{moles} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.

Para el análisis se obtuvo un R^2 de 0,77, lo cual permite establecer una alta relación entre el comportamiento de los cambios en los patrones de RFA para las tres localidades y los tres estados de desarrollo. El CV fue de 17,7%, dato de buen nivel ya que al realizar directamente los ensayos en diferentes ambientes demuestra una alta confiabilidad.

Distribución de la radiación solar entre estratos

Este punto es de mayor importancia en cuanto a efectos ecofisiológicos en los cultivos que la misma cantidad de radiación incidente de las zonas en estudio. Si bien la cantidad total de irradianza va a determinar el uso potencial de esta energía para el proceso fotosintético, la manera como se distribuya en el dosel es la responsable de hacer más eficiente el trabajo de las hojas, tanto superiores como medias, e incluso las ubicadas en la parte baja de las plantas de papa.

Es sabido que las plantas con fijación del carbono tipo C3 pueden saturarse rápidamente por cantidades altas de luz, pero no así por cantidades altas de CO_2 (Taiz y Zeiger, 2003; Lawson *et al.*, 2001). A este respecto se puede observar que durante el estado de floración, la localidad con menor RFA incidente presenta mayores valores de interceptación, posiblemente por un desarrollo mayor de IAF o debido a que el grueso de RFA tiene

un mayor componente difuso, el cual presenta mayores cantidades de interceptación. Al comparar otros estudios, los reportes de Wünsche (2000) y Lakso y Muselman (1976) así lo ratifican e incluso afirman que un mayor componente de radiación difusa no solo garantiza mayor posibilidad de interceptación sino mejores rendimientos agrícolas.

Distribución de la RFA en el estado de floración

Aunque en el primer estado fenológico evaluado, la floración, sólo se tomaron mediciones en los niveles alto y bajo del cultivo, correspondiendo a la superficie alta de las plantas y el nivel del suelo, dada la altura de las mismas, los mayores porcentajes de interceptación los mostró la localidad 3 (Figura 3), la cual tiene menores valores de RFA total incidente; por su parte, las dos restantes, con valores significativamente superiores, no interceptan la RFA con la misma eficiencia. Es posible que la saturación de las hojas produzca cambios en los ángulos de inserción foliar o efectos de cambio en el ordenamiento de los cloroplastos, evitando así daños por exceso de radiación, efectos que son confirmados por los trabajos de Jackson (1980) y Kooman *et al.* (1996).

La radiación transmitida en el dosel mostró diferencias significativas entre localidades y entre densidades pero no en la interacción entre ellas. Esto demuestra que el comportamiento de las densidades en la interceptación de RFA fue similar entre las tres localidades, pero que entre ellas existen diferencias debidas a la cantidad de RFA incidente en cada uno de los lugares estudiados. Un R^2 de 0,82 y coeficiente de variación de 10,33% le dan fortaleza a la presentación de dichos resultados. Durante el estado de floración se presenta la elongación de estolones, y así mismo se inicia la conversión de fotoasimilados para la formación de tubérculos. Estos aspectos hacen suponer entonces que la cantidad de RFA en las hojas bajas del dosel cumplirá un papel fundamental en el desarrollo de estructuras de llenado y que un IAF no tan alto, con una adecuada Tasa de Asimilación Neta (TAN) serán garantes de adecuada producción de tubérculos.

La radiación reflejada mostró diferencias significativas sólo entre localidades pero no entre densidades de siembra, ni para la interferencia entre ellas. Los valores netos de RR, dependen de la radiación incidente y por tanto una mayor cantidad de radiación disponible en la

parte superior del dosel dará como resultado una mayor cantidad de reflexión. El R^2 fue de 0,78 y 17,34% de CV, lo cual coincide plenamente con los datos de la radiación incidente total.

Distribución de RFA en el estado de tuberización

Para el estado de desarrollo 2, 75 días después de la emergencia, la cual coincide con la formación de frutos y la caída de pétalos en el clon evaluado, se observó un comportamiento similar al discutido para el estado fenológico anterior para la radiación incidente. En la localidad 2 se encontraron los mayores valores de RFA incidente y en la localidad 3 el menor promedio de la misma, mostrándose diferencias significativas entre éstas. La localidad 1 presentó unos valores intermedios, aunque no estadísticamente significativos con la 2 pero sí con la 3. Un R^2 de 0,43 y un CV de 15,38% demuestran que aunque el comportamiento de la variable obedece en baja proporción a los tratamientos y el efecto de las localidades, la homogeneidad y normalidad de los datos permiten realizar un análisis combinado de esta variable.

En este estado de desarrollo se ha alcanzado el máximo valor de IAF, pues la gran mayoría de tallos se han diferenciado y los que no lo han hecho seguramente se inhibirán. Por tal razón, es de gran importancia mirar

la cantidad de radiación incidente en el dosel y la forma como es distribuida dentro de él.

El porcentaje de RFA absorbida total por el dosel mostró diferencias estadísticamente significativas para las localidades, pero no para las densidades entre las localidades, ni tampoco para la interacción localidad por densidad. Los valores para la localidad 3 fueron en promedio 21% superiores a los de las otras localidades; esto demuestra que el desarrollo foliar de la planta, el cual fue superior en esta localidad, está determinando ampliamente el nivel de absorción de RFA en la papa criolla cuando se logra el IAF óptimo en el cultivo. Además, es importante destacar que en este momento del ciclo vegetativo es cuando la planta comienza a completar el llenado de tubérculos al no tener otras estructuras de diferenciación. Como ya se mencionó anteriormente, el clon utilizado en el ensayo difícilmente forma frutos, por tanto, los fotoasimilados estarán dedicados a cumplir con otros papeles en el modelo fuente demanda.

Los niveles más bajos de RFA incidente se encontraron en la localidad con mayor valor de radiación absorbida, lo cual hace suponer que el enriquecimiento de la radiación difusa en la parte baja del dosel es ventajoso para esta especie, lo que de alguna manera explicaría porque el cultivo se ha comportado agroecológicamente bien en zonas de baja radiación directa disponible

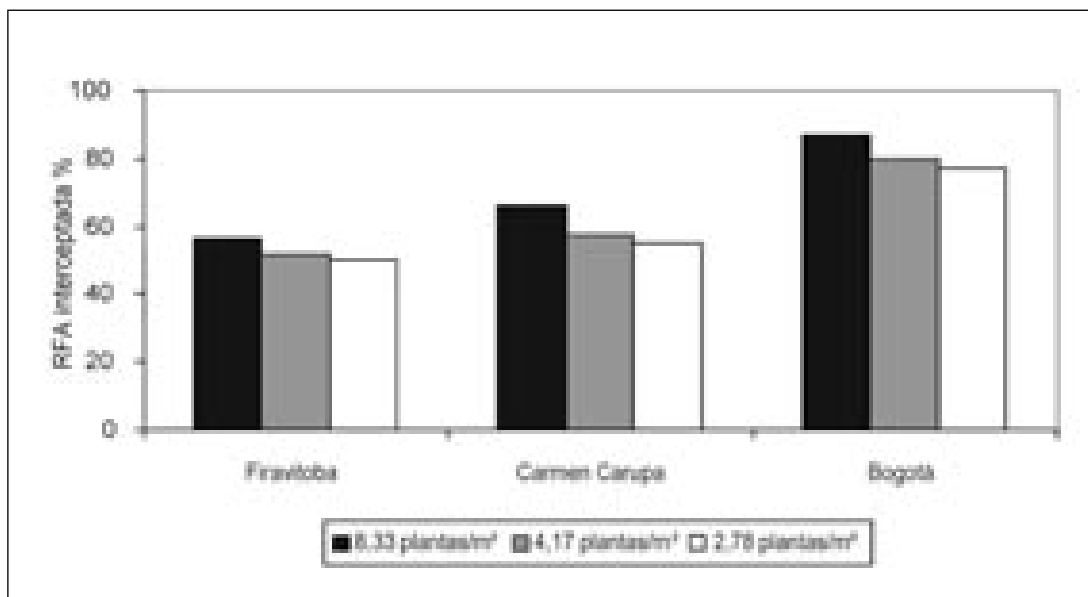


Figura 3. Porcentaje de interceptación de la radiación fotosintéticamente activa (RFA) en cultivos de papa criolla (*S. phureja*), en tres localidades y tres densidades de siembra. Estado de desarrollo 1: Floración. Datos provenientes de 18 lecturas.

(Tabla 4). De otro lado, al presentarse menores valores de irradianza, la temperatura de la hoja puede presentar valores bajos, hecho que inducirá a disminuir la tasa de fotorespiración y por tanto se alcanza mayor fotosíntesis neta (Taiz y Zeiger, 2003; Hay y Walker, 1989). El albedo no mostró diferencias significativas entre las fuentes de variación pero se pudo demostrar que puede variar entre el 1,97% y el 2,68% de la radiación incidente total, valor que está por debajo de lo reportado por Board (2000), Castillo *et al.* (1997) y Dosio *et al.* (2000), quienes encontraron datos superiores a 5% en plantas como soya, café y girasol.

Distribución de RFA en el estado de madurez fisiológica

Para el estado fenológico 3, el cual coincide con el llenado final del tubérculo y la madurez fisiológica de la planta, el dosel en los tres sitios estudiados cerró completamente y se comenzó a notar el inicio de la senescencia en el follaje bajero, lo cual se constituye en indicio de un transporte activo e intenso de fotoasimilados hacia los propágulos subterráneos. En este momento se presentaron cambios en la incidencia de la RFA en la parte superior del dosel entre localidades, tal y como se mencionó en la parte inicial de esta discusión. En la localidad 3, se reportaron los valores más altos de RFA incidente durante el ensayo y los más bajos para las otras tres localidades. En cuanto a la radiación absorbida, transmitida al suelo y reflejada los datos se pueden observar en la Tabla 5.

Tabla 4. Distribución de la RFA en *S. phureja*, bajo tres densidades de siembra en tres localidades colombianas. Estado fenológico 2: Tuberización.

Localidad	D* pl./m ²	RI**	% R.A.	%R.T.	Albedo
Firavitoba	8,33	1.898,13ab	58,77b	41,23a	2,08a
	4,17	1.925,88ab	59,22b	40,78a	2,05a
	2,78	1.737,88b	55,24b	44,76a	2,34a
C. de Carupa	8,33	2.548,79a	53,31b	46,69a	2,32a
	4,17	2.353,00a	59,59b	40,41a	2,81a
	2,78	2.060,71ab	56,04b	43,96a	2,68a
Bogotá	8,33	864,25c	79,62a	20,38b	2,34a
	4,17	1.087,00c	80,15a	19,85b	2,07a
	2,78	1.017,25c	77,53a	22,47b	1,97a
R ²		0,43	0,68	0,68	0,76
CV		15,38	13,07	23,63	14,00

*D, representa las tres densidades evaluadas. **Promedio de cuatro repeticiones y 18 mediciones. Promedios seguidos de la misma letra dentro de la columna no difieren significativamente, DMS 0,01. RI hace referencia a radiación incidente, %R.A. a la fracción porcentual absorbida y %R.T. a la transmitida.

Tabla 5. Distribución de la RFA en doseles de *S. phureja* en tres localidades y bajo tres densidades de siembra. Estado fenológico 3: Madurez fisiológica.

Localidad	D* pl./m ²	RFAinc**	%R.A.	%R.T.	Albedo
Firavitoba	8,33	1954,5a	86,73a	13,27d	2,61b
	4,17	1834,9ab	80,97b	19,03c	2,54b
	2,78	1814,7ab	75,55c	24,45b	2,12c
C. de Carupa	8,33	1488,8b	76,81c	23,19b	2,49b
	4,17	1874,4ab	70,66d	29,34a	2,04c
	2,78	2185,2 a	77,04c	22,96b	2,06c
Bogotá	8,33	2114,0a	88,10a	11,90d	3,24a
	4,17	2209,0a	86,34a	13,66d	2,89b
	2,78	2030,0 a	85,51a	14,49d	3,06ab
R ²		0,36	0,83	0,83	0,68
CV		18,70	2,93	12,60	7,14

*D hace referencia a las tres densidades evaluadas. **Promedio de 4 repeticiones y 18 mediciones. Valores dentro de la misma columna, seguidos de la misma letra, no difieren significativamente DMS 0,01.

Para la variable porcentaje de RFA absorbida por los estratos foliares, se presentaron diferencias altamente significativas entre localidades, entre densidades y en la interacción densidad por localidad. La localidad 3 en todas las densidades fue la que mayores porcentajes de RA registró, superando el 85%. Solamente un tratamiento en la localidad 1 tuvo valores similares a estos, el cual correspondió a la densidad de siembra más alta. En las localidades 1 y 3, las densidades mayores reportaron los niveles más altos de interceptación de RFA y por tanto los más bajos de radiación transmitida al suelo.

Si se compara estas cifras con la radiación total incidente se nota cómo el follaje hace uso de una determinada cantidad de la misma, en este caso un mínimo de 85%, independiente del valor alto o bajo de la radiación incidente. Caso contrario se puede vislumbrar para las otras densidades de siembra, pues en el caso del mayor distanciamiento entre plantas se notó un descenso en la RFA absorbida por el follaje en la parte final del ciclo de crecimiento de las plantas. En el Carmen de Carupa el mayor porcentaje de interceptación se localizó en la densidad de siembra más baja. Este hecho es difícil de atribuirlo a algún tipo de comportamiento fisiológico propio de las plantas que crecen en ese ambiente y más bien se atribuye a efectos de cambios bruscos en el nivel de irradianza al momento de la toma de datos ya sea en la parte superior o inferior de los doseles. Es muy posible que los cambios en la nubosidad hayan modificado la uniformidad de las mediciones y aunque se tomaron 18 de ellas, los promedios no se ajustaron debidamente, de ahí la diferencia con las otras localidades y la incidencia sobre el efecto combinado.

Estimación del coeficiente de extinción de RFA, k

Basados en el modelo de Monsie y Saeki, citado por Castillo *et al.* (1997) para las tres localidades y las tres densidades evaluadas, se encontraron los coeficientes de extinción los cuales se presentan en la Tabla 6. Se aclara que esta variable fue estimada solo para el tercer estado fenológico del cultivo, pues para los dos primeros estados no se tomaron datos de área foliar, debido al efecto que pudiera tener el muestreo destructivo secuencial en la composición del dosel. Se observa que para las tres localidades, se presentan mayores valores de IAF con la mayor densidad de siembra, alcanzando valores altos de desarrollo foliar y con diferencias estadísticamente significativas respecto a la densidad más baja. En este estado de desarrollo del cultivo fue el único momento en que los valores de RFA incidente fueron mayores en la localidad tres, pues en los otros momentos siempre se presentaron diferencias significativas a favor de las otras dos localidades en cuanto a dicha variable. También es interesante observar que el follaje en las plantas de dicha localidad absorbió en promedio más radiación que en los otros dos sitios evaluados.

Tabla 6. Coeficientes de extinción k , para *S. phureja* en tres localidades colombianas y bajo tres densidades de siembra.

Localidad	Densidad pl./m ²	IO	I	IAF	k
Firavitoba	8,33	1.903,18	248,44	4,76a	0,57a
	4,17	1.788,31	338,58	2,76b	0,39b
	2,78	1.776,57	436,27	2,41b	0,42b
Carmen de Carupa	8,33	1.452,02	338,26	4,71a	0,69a
	4,17	1.836,83	572,71	2,61b	0,52b
	2,78	2.140,40	481,08	2,51b	0,41c
Bogotá	8,33	2.676,73	316,79	5,08a	0,57a
	4,17	2.709,81	372,96	3,44b	0,42b
	2,78	2.731,60	404,42	3,41b	0,42b
CV					8,72%
R ²					0,80

El coeficiente de extinción de RFA tuvo valores entre 0,39 y 0,69 dependiendo de las densidades y de las localidades. Estos resultados son inferiores en la mayoría de casos, al 0,7 reportado por Khurana y McLaren (1982) en *S. tuberosum*, debido posiblemente al mayor desarrollo foliar de la esta especie, hecho confirmado en el mismo trabajo con los valores más altos de IAF. En Firavitoba se observó un valor más alto de k para el tratamiento con mayor población de plantas, mostrando diferencias

significativas con los otros dos espaciamientos. Al revisar los datos de RFA interceptada y IAF, se encontró que el factor determinante en estas diferencias es el IAF, pues los datos de radiación disponible en la zona superior del dosel foliar fueron similares en las tres densidades, lo cual descarta el efecto de la disponibilidad de RFA sobre el coeficiente de extinción, k .

Debe recordarse que un mayor volumen foliar disponible en los cultivos hace más difícil la distribución de la RFA y que la forma como se ubiquen las hojas y la cantidad de estas en cada estrato serán los factores determinantes de altos coeficientes de extinción. El k es una respuesta exponencial al tamaño y profundidad del follaje, por tanto será mayor cuanto más denso sea el dosel y a su vez el dosel es una respuesta directa de mayor IAF (Hunt *et al.*, 1998; Purcell *et al.*, 2002; Lakso y Musselman, 1976). Por tanto, IAF altos e interceptaciones de RFA bajas, producirán coeficientes de extinción mayores que cuando el IAF tiene valores altos pero la interceptación por los distintos estratos es alta, tal y como sucedió en Carmen de Carupa. La respuesta lineal decreciente presentada en entre la densidad de siembra y el coeficiente de extinción k , contrasta con lo encontrado en las otras dos localidades, pues en estas se presentó un comportamiento decreciente hasta las 41.667 plantas por ha, para luego estabilizarse por debajo de dicha densidad de siembra. De esta forma, se evidencia que la densidad de plantas la cual afecta al IAF, también lo hace con el k del cultivo, independiente de la RFA en la parte superior del dosel. En Bogotá no se presentaron diferencias significativas entre la densidad media y baja, pero sí entre ellas con la mayor densidad de siembra. Al igual que en Firavitoba, el mayor k se obtuvo con el mayor IAF, lo que corrobora las afirmaciones realizadas al discutir la variable en dicha localidad. En Bogotá se presentó el mayor valor promedio de RFA incidente, pero así mismo, la absorción de ella por el follaje en cada densidad fue mayor al encontrado en las otras localidades. Esto pone de manifiesto que en dicha localidad, hubo alta eficiencia de las plantas a ordenar su follaje para captar mayor radiación, lamentablemente el ángulo de inserción de ellas no fue medido para poder ser más contundentes en la mencionada apreciación.

Al realizar el análisis combinado de varianza, se encontraron diferencias altamente significativas entre localidades, entre densidades y significativas en la interacción. Bogotá superó ampliamente los promedios de las otras dos localidades, gracias a la alta cantidad de RFA incidente, y el alto porcentaje de absorción de su dosel, aunque también presentó los valores mayo-

res de IAF. Las densidades con menores valores de k fueron las dos más bajas, evento que concuerda con los resultados de Castillo *et al.* (1997) en café, quienes reportan un alto k en poblaciones altas y menores valores con poblaciones bajas de plantas.

Para la comparación entre el IAF y el coeficiente de extinción k (Figura 4), se encontró una relación de tipo lineal positivo en donde los bajos valores de IAF reportan también bajos k , entre 2,41 y 5,08. La regresión lineal indica un aumento de 8,13% en el k por cada unidad de IAF incrementada, aspecto que concuerda con lo encontrado por Khurana y McLaren (1982) y Castillo *et al.* (1997), en *Coffea arabica* y *S. tuberosum* respectivamente. Las diferencias significativas en la interacción se debieron a que en el Carmen de Carupa hubo un comportamiento distinto entre densidades, siendo las tres diferentes entre sí y no conservando la misma tendencia encontrada en los otros sitios experimentales.

Conclusiones

Al comparar los patrones de interceptación de RFA en el cultivo de *S. phureja* en las tres localidades evaluadas, se nota una amplia variación en la RFA incidente debido al efecto de la nubosidad, la ubicación de los lotes experimentales

y la altura sobre el nivel del mar, pero se demuestra que la absorción total de energía solar en la especie es alta, especialmente en las fases finales del periodo de tuberización. Esto influye considerablemente en el llenado de los tubérculos, pues el estrato inferior de hojas se verá favorecido por la disponibilidad de RFA para fotosintetizar y no inhibirse por efectos de baja irradianza.

El incremento del IAF estuvo afectado por la densidad de siembra de forma directa en las tres localidades y a su vez incrementó el coeficiente de extinción de luz k . Mayores valores de IAF permitieron obtener mayor k , cuando la cantidad disponible en la superficie del dosel de RFA fue similar.

La variable que en mayor proporción afectó el coeficiente de extinción k fue el IAF, más no la radiación incidente. Esto demuestra que la planta de papa criolla absorbe buena proporción de radiación aún cuando esta tenga bajos valores absolutos, lo cual supone que esta especie aprovecha eficientemente el componente difuso de la RFA. El hecho de presentarse diferencias significativas entre localidades para la interceptación de RFA, IAF y k , pero no para rendimiento agronómico, hace pensar que las localidades ubicadas a menor altitud son ambientalmente más favorables para el cultivo de esta especie y que se deben evaluar los tratamientos

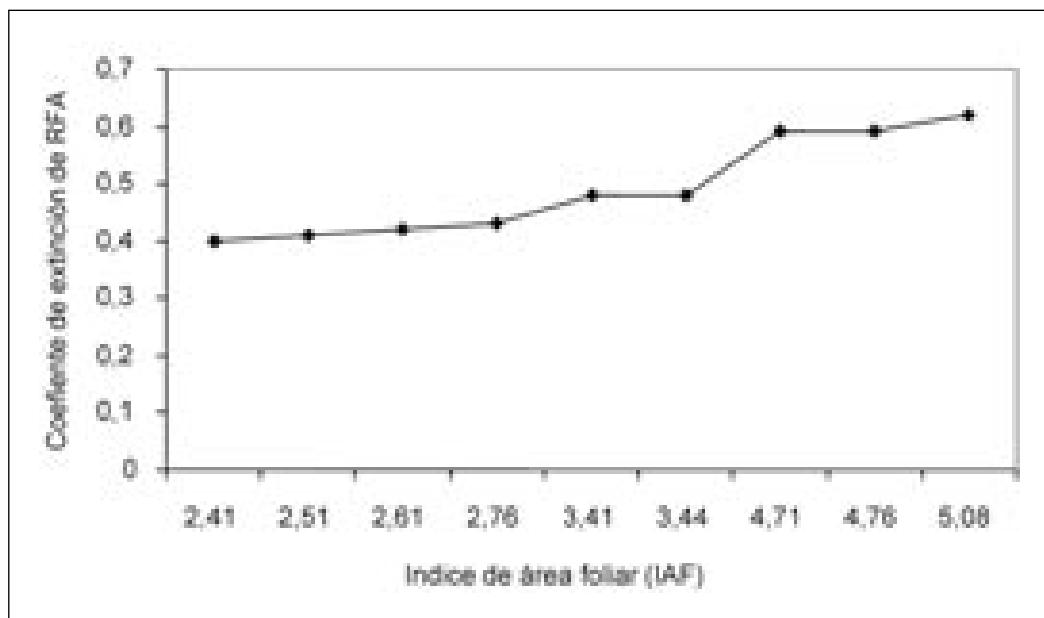


Figura 4. Relación entre el IAF y el coeficiente de extinción k en una plantación de *S. phureja*. Datos provenientes de tres localidades y tres densidades de siembra. $Y = 0,2037 + 0,0813X$ $R^2 = 0,70$

económicamente para complementar los resultados obtenidos en el presente trabajo.

Se presentaron variaciones amplias en el k del cultivo, especialmente en la localidad de Carmen de Carupa; no obstante se puede decir, que el rango de dicho valor para *S. phureja*, bajo las condiciones del presente ensayo está entre 0,39 y 0,69. El IAF óptimo encontrado fue de 5,08. El IAF máximo no se pudo calcular al no haber incluido densidades de siembra mayores a 8,33 plantas/m².

Literatura citada

- Board, J. 2000. Light interception efficiency and light quality affect yield compensation of soybean at low plant populations. *Crop Science* 40, 2:285-2:294.
- Boote, K. J. y N.B. Pickering. 1994. Modelling photosynthesis of row crop canopies. *HortScience* 29(12), 1:423-1:434.
- Castillo R.E.; P.J. Arcila, R.A. Jaramillo y J. Sanabria. 1997. Interceptación de la radiación fotosintéticamente activa y su relación con el área foliar de *Coffea arabica*. *Cenicafé* 48(3), 182-194.
- Christiansen, M. N. y C.F. Lewis. 1991. Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables. 1ª edición. Noriega Editores, México. pp. 257-305.
- De Castro, F. y N. Fetcher. 1998. Three dimensional model of the interception of light by a canopy. *Agricultural and Forest Meteorology* 90(3/9), 215-233.
- Dosio, A.G.; L.A. Aguirrezabal; F. Andrade y V. Pereyra. 2000. Solar radiation intercepted during seed filling and oil production in two sunflower hybrids. *Crop Science* 40, 1:637-1:644.
- Gardner, F.P.; R.B. Pearce y R.L. Mitchell. 1985. *Physiology of crop plants*. Iowa State University, Ames. 658 p.
- Gawronska, H. y R.B. Dwelle. 1989. Partitioning of photoassimilates by potato plants (*Solanum tuberosum* L.) as influenced by irradiance: I. Partitioning patterns in cultivar "Russet Burbank" grown under high and low irradiance. *American Potato Journal* 66(4), 201-213.
- González, J. y H. Romero. 2000. Incidencia de la época de aporte sobre la papa criolla (*Solanum phureja* Juz. et Buk.), bajo tres densidades de siembra en dos localidades. Trabajo de grado. Institución Universitaria de Ciencias Aplicadas y Ambientales UDCA 114 p.
- Hack, V. H.; H. Gall; Th. Klose y R. Meier. 1993. Phänologische Entwicklungsstadien der Kartoffel (*Solanum tuberosum* L.). *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*. 45(1), 11-19.
- Hay, R.K. y A.J. Walker. 1989. *An introduction to the physiology of crop yield*. Longman Scientific & Technical, New York. 292 p.
- Holdridge, L.R. 1987. *Ecología basada en zonas de vida*. IICA. San José, Costa Rica. 217 p.
- Hunt, L.A.; L. Kuchar y C.J. Swanton. 1998. Estimation of solar radiation for use in crop modelling. *Agricultural and Forest Meteorology* 91(3-4), 293-300.
- Idinoba, M.E.; P.A. Idinoba y A.S. Gbadegesin. 2002. Radiation interception and its efficiency for dry matter production in the three crop species in the transitional humid zone of Nigeria. *Agronomic* 22(7), 273-281.
- Jackson, J.E. 1980. Light interception and utilization by orchard systems. *Horticultural Reviews* 2, 208-267.
- Jackson, J.E. y J.W. Palmer. 1979. A simple model of light transmission and interception by discontinuous canopies. *Annals of Botany* 44, 381-388.
- Kernich, G.C. y G.M. Halloran. 1997. The influence of irradiance on rate of development and components of yield in barley. *Journal of Agriculture and Crop Science* 178(3), 165-170.
- Khurana, S.C. y J.S. McLaren. 1982. The influence of leaf area, light interception and season on potato growth and yield. *Potato Research* 25, 329-322.
- Kooman, P.L.; M. Fahem; P. Tegera y A.J. Haverkort. 1996. Effects of climate on different potato genotypes: 1. Radiation interception, total and tuber dry matter production. *European Journal of Agronomy* 5(3-4), 193-205.
- Lakso, A.N. y R.C. Musselman. 1976. Effects of cloudiness on interior diffuse light in apple trees. *Journal of the American Society Horticultural Science* 101(6), 642-644.
- Lawson, T.; J. Craigan; A.M. Tulloch y C.R. Black. 2001. Photosynthetic responses to elevated CO₂ and O₃ in field-grown potato (*Solanum tuberosum*). *Journal of Plant Physiology* 158, 309-323.
- Lee, D.W.; S.F. Oberbauer y P. Johnson. 2000. Effects of irradiance and spectral quality on leaf structure and function in seedlings of two southeast asian *Hopaea* (Dipterocarpaceae) species. *American Journal of Botany* 87(4), 447-455.
- Martínez, B.R. y R.N. Martínez. 1997. *Diseño de experimentos. Análisis de datos estándar y no estándar*. 1ª ed. Fondo Nacional Universitario, Bogotá. 480 p.
- Purcell, L.C.; R.A. Ball; J.D. Reaper y E.D. Vories. 2002. Radiation use efficiency and biomass production in soybean at different plant population densities. *Crop Science* 42(3), 172-177.
- Sánchez, P. A. 1976. *Suelos del trópico: características y manejo*. Cap. 1. En: *El ambiente tropical*. Primera edición. Raleigh. pp. 1-52.
- Taiz, L. y E. Zeiger. 2003. *Plant physiology*. 3ª ed. Sinauer Associates Publishers, Sunderland (Massachusetts). 690 p.
- Vos, J. y P. E. van der Putten. 2001. Effects of partial shading of the potato plant on photosynthesis of treated leaves, leaf area expansion and allocation of nitrogen and dry matter in components plants parts. *European Journal of Agronomy* 14(3), 209-220.
- Wünsche, J.N. 2000. The relationship between leaf area and light interception by spur and extension shoot leaves and apple orchard productivity. *HortScience* 35(5), 1:202-1:206.