



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

EVALUACIÓN DEL EFECTO DE 3 INHIBIDORES DE BROTAÇÃO EN PAPA CRIOLLA (*Solanum phureja*) VARIEDAD CRIOLLA COLOMBIA APLICADOS EN EL PROCESO DE POSCOSECHA.

MILENA DEL CARMEN TORO PANTOJA

Universidad Nacional de Colombia
Facultad De Ingeniería
Facultad de Ingeniería Agrícola
Bogotá, Colombia
2015

EVALUACIÓN DEL EFECTO DE 3 INHIBIDORES DE BROTAÇÃO EN PAPA CRIOLLA (*Solanum phureja*) VARIEDAD CRIOLLA COLOMBIA APLICADOS EN EL PROCESO DE POSCOSECHA.

MILENA DEL CARMEN TORO PANTOJA

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al
título de:
Magister en Ingeniería Agrícola

Director

Ingeniero de Alimentos Ph. D.
ANÍBAL HERRERA ARÉVALO
Profesor Asociado facultad de Agronomía
Universidad Nacional De Colombia Sede Bogotá

Universidad Nacional de Colombia
Facultad De Ingeniería
Facultad de Ingeniería Agrícola
Bogotá, Colombia
2015

DEDICATORIA

Este logro tan importante quiero dedicárselo a Dios todopoderoso, que me dio la vida y un propósito muy importante para cumplir en este mundo.

A mi hija GABRIELA quien es mi motor de vida y mi motivo de superación, a mis padres, FERNANDO TORO Y AURA PANTOJA, por el amor y apoyo incondicional, porque siempre han estado a mi lado en los momentos difíciles, A mis hermanos MARIO y DANIEL, que siempre han sido mi compañía.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional de Colombia y su Escuela de Posgrados de la Facultad de Ingeniería por haberme dado la oportunidad de recibir la formación académica científica de Magister en Ingeniería Agrícola.

Al Profesor Aníbal Herrera Arévalo (PhD), director de tesis, por su valioso acompañamiento académico, su confianza, su paciencia y por todas las oportunidades que me brindó.

A mis jurados de tesis a las profesoras Claudia Patricia Pérez Rodríguez y María Soledad Hernández, por sus valiosos aportes.

A mis amigos y compañeros de laboratorio de Poscosecha, Helber Enrique Balaguera y Rolando Mendoza, por su gran colaboración.

Y todas aquellas personas que de una u otra manera aportaron para llevar a buen término esta investigación.

Resumen

EVALUACIÓN DEL EFECTO DE 3 INHIBIDORES DE BROTAÇÃO EN PAPA CRIOLLA (*Solanum phureja*) VARIEDAD CRIOLLA COLOMBIA APLICADOS EN EL PROCESO DE POSCOSECHA.

La ausencia de dormancia en tubérculos de papa criolla es uno de los problemas que causa pérdidas hasta de un 40% en poscosecha en Colombia. Cuando el balance de giberelinas y ácido abscísico es el que determina la dormancia en los tubérculos de papa criolla, algunos retardadores o reguladores de crecimiento de diferente constitución química, pueden impedir el desarrollo del ciclo de síntesis de giberelinas en varios estadios y por esa vía reducir el crecimiento, principalmente por inhibición de la división celular a nivel de la región meristemática, en esos casos las aplicaciones de inhibidores de la biosíntesis de giberelinas podrían reducir este problema. Con este fin se llevaron a cabo ensayos para determinar si los reguladores de crecimiento chlorpropham, paclobutrazol y trinexapac-etil, aumentan el periodo de dormancia en los tubérculos de papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia. Los tubérculos fueron almacenados a temperatura ambiente de 20°C en el laboratorio de Poscosecha de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. El chlorpropham fue evaluado a 8, 12 y 20 mg*Kg de tubérculo⁻¹, trinexapac etil 10, 20 y 30 ml*Kg de tubérculo⁻¹, mientras que el paclobutrazol lo fue de 8, 15 y ml*Kg de tubérculo⁻¹, todos en aplicaciones bajo aspersión. Se realizó una sola aplicación de los tratamientos a los 2 ddc, y se evaluó un tratamiento control sin la aplicación del inhibidor. Los tratamientos más efectivos con dosis de 20 mg*Kg de tubérculo⁻¹ y 30 ml*Kg de tubérculo⁻¹ de CIPC y PAC respectivamente, afectaron el periodo de reposo, en ese sentido se evidenció la ruptura de la dominancia de la yema apical del meristemo del tubérculo bajo la incidencia de los inhibidores de brotación. Los reguladores de crecimiento no afectaron los parámetros de calidad del tubérculo como la gravedad específica, masa seca y contenido de azúcares reductores.

Palabras clave: Reposo, chlorpropham (CIPC), paclobutrazol (PAC), papa criolla, poscosecha.

Abstract

EFFECT OF 3 SPROUTING INHIBITORS IN CREOLE POTATOES (*Solanum phureja*), VARIETY "COLOMBIA", DURING POSTHARVEST

The absence of dormancy in yellow potato tubers is one of the problems causing postharvest losses of up to 40% in Colombia. When the balance between gibberellins and abscisic acid determines dormancy in yellow potato tubers, some "retardants or growth regulators" of different chemical constitution, can prevent gibberellin synthesis at several stages, thus reducing growth, mainly by inhibiting cell division in meristematic growth areas. In such cases this problem may be prevented by applying inhibitors of gibberellin biosynthesis. With this purpose trials were conducted in order to determine, whether growth regulators such as chlorpropham, paclobutrazol and trinexapac-ethyl increase the dormancy period in yellow potato tubers (*Solanum phureja*) of variety Colombia. Tubers were stored at room temperature (20°C) at the Postharvest Laboratory of the National University of Colombia in Bogota. Chlorpropham was evaluated at a dose of 8, 12 and ml*Kg tubers⁻¹, trinexapac-ethyl at 10, 20 and 30 ml*Kg tubers⁻¹, and paclobutrazol at 8, 15 and 35 mg*Kg tubers⁻¹. All treatments were spray-applied. A single application of treatments was carried out at 2 dah, and a control treatment without any application was evaluated. The most effective treatments (i.e. 20mg CIPC/kg of tubers and 30ml PAC/kg of tubers) affected dormancy period. In this sense, break of dominance of the apical bud of the tuber meristem was observed due to the effect of sprouting inhibitors. Growth regulators did not affect tuber quality parameters such as specific gravity, dry matter and reducing sugars.

Keywords: Dormancy, chlorpropham (CIPC), paclobutrazol (PAC), yellow potato, postharvest

Tabla de contenido

Resumen.....	V
Abstract	VI
Tabla de contenido.....	VII
Lista de figuras.....	IX
Lista de tablas	XI
Anexos	XII
1 Introducción	1
1.1 Planteamiento del problema.....	4
1.2 Objetivos	5
1.2.1 Objetivo General.....	5
1.2.2 Objetivos Específicos	5
2 Evaluación del efecto de 3 inhibidores de brotación en papa criolla (Solanum phureja) variedad Colombia aplicados en poscosecha.	7
2.1 Resumen.....	7
2.2 Introducción.....	8
2.3 Efectos Fisiológicos producidos por las hormonas	9
2.3.1 Giberelinas (GAs).....	9
2.3.2 El ácido abscisico (ABA).....	10
2.4 Los reguladores del crecimiento vegetal.....	11
2.5 Materiales y Métodos	15
2.5.1 Material vegetal.	15
2.5.2 Aplicación de los inhibidores.	15
2.5.3 Evaluación del efecto de los inhibidores a nivel de laboratorio.....	16
2.5.4 Porcentaje de brotación.....	17
2.5.5 Evaluación de parámetros de calidad para uso industrial.....	17
2.6 Resultados y Discusión.....	18
2.6.1 Efecto de los inhibidores a nivel de laboratorio	18

VIII EVALUACIÓN DEL EFECTO DE 3 INHIBIDORES DE BROTAÇÃO EN
PAPA CRIOLLA (*Solanum phureja*) VARIEDAD CRIOLLA COLOMBIA
APLICADOS EN EL PROCESO DE POSCOSECHA

2.6.2	Porcentaje de brotación.....	22
2.6.3	Parámetros de calidad para uso industrial.....	24
2.7	Conclusiones.....	33
3	Evaluación de la pérdida de dominancia apical en tubérculos de papa criolla (<i>Solanum phureja</i>) bajo la influencia de inhibidores de brotación en poscosecha ..	35
3.1	Resumen.....	35
3.2	Introducción.....	36
3.3	Periodo de Reposo o Dormancia	38
3.4	Factores que afectan la duración del periodo de dormancia.....	38
3.5	Control hormonal.....	40
3.6	Dominancia apical en tubérculos de papa	41
3.7	Materiales y métodos	42
3.7.1	Perdida de la dominancia apical.....	43
3.7.2	Período de reposo o dormancia de tubérculos de papa criolla.....	43
3.7.3	Índice de la edad fisiológica.....	43
3.8	Resultados y discusión	44
3.8.1	Perdida de la dominancia apical del tubérculo (DA)	44
3.8.2	Periodo de dormancia.....	49
3.8.3	Índice de la edad fisiológica del tubérculo	52
3.9	Conclusiones.....	54
4	La Dinámica de los azúcares reductores y su importancia en la calidad de tubérculo de papa criolla	55
4.1	Resumen.....	55
4.2	Introducción.....	55
4.3	Azúcares reductores	57
4.4	Factores que afectan el metabolismo de carbohidratos en tubérculos de papa 58	
4.5	Materiales y métodos	61
4.5.1	Determinación de azúcares reductores y totales:.....	62
4.6	Resultados y discusión	63
4.6.1	Determinación de azucares reductores y totales.....	63
4.7	Conclusiones.....	69
5	Conclusiones.....	70
6	Bibliografía	72
7	Anexos	91

Lista de figuras

Fig. 2-1 Estructura de inhibidores de la síntesis de giberelinas (A) Paclobutrazol, (B) Chlorpropham, (C) Trinexapac-ethyl	13
Fig. 2-2 Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 5 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, (D) Chlorpropham	21
Fig. 2-3 Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 15 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, (D) Chlorpropham	21
Fig. 2-4 Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 25 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, (D) Chlorpropham	22
Fig. 2-5 Porcentaje de Brotación de tubérculos de papa <i>Solanum phureja</i> variedad Colombia bajo la influencia de inhibidores de brotación.....	23
Fig. 2-6 Gravedad específica en tubérculos de papa criolla variedad Colombia	25
Fig. 2-7 Pérdida de peso en tubérculos de papa <i>Solanum tuberosum</i> Grupo Andigenum variedad Colombia	26
Fig. 2-8 Porcentaje de acumulación de materia seca en tubérculos de papa criolla variedad Colombia.	29
Fig. 2-9 Variación del parámetro colorimétrico L (luminosidad) en parénquima vascular de reserva (pulpa) de tubérculos de papa criolla variedad Colombia.	30
Fig. 2-10 Variación del parámetro colorimétrico a* y b* en el parénquima vascular de reserva (pulpa) de tubérculos de papa criolla variedad Colombia.....	31
Fig. 3-1 Tipos de dominancia apical en tubérculos de papa criolla tratados con inhibidores de brotación.	45
Fig. 3-2 Alteración de la dominancia apical en tubérculos de papa criolla tratados con inhibidores de brotación. (A) CIPC, (B) PAC, (C) Trimexapac etl, (T) testigo a los 9 ddc	46
Fig. 3-3 Corte histológico visualización de brotes tratamiento CIPC 20 ml/Kg de tubérculo, A)15 ddc, B y C) a los 25 ddc, microscopio óptico 40x.....	47
Fig. 3-4 Corte histológico visualización de brotes tratamiento Pacobutrazol 30mg/Kg de tubérculo, A) 10 ddc, B)15 ddc y C) a los 25ddc microscopio óptico 40x.....	48
Fig. 3-5 Corte histológico visualización de brotes de tubérculo, Procambium(Pr). Testigo, A) 4ddc, B) 10 ddc, C y D) 25ddc, microscopio óptico 10x.....	48
Fig. 3-6 Periodo de dominancia en tubérculos de papa <i>Solanum tuberosum</i> Grupo Andigenum variedad Colombia bajo la incidencia de inhibidores de brotación.	51
Fig. 4-1 Curva de calibración de glucosa (mg*mL ⁻¹).....	62

Fig. 4-2 Secciones del tubérculo: donde se realizó la medición de azúcares reductores, (A) en la parte próxima al brote (B) en la parte central, y (C) el parte media de estas dos zonas..... 63

Fig. 4-3 Porcentaje de azúcares reductores, en diferentes partes del tubérculo, a los 3 ddc, tratados con inhibidores de brotación, A) Testigo (tratamiento control), B) T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹), C) T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹),. Letras con la misma letra no representan diferencias estadísticas ($p \leq 0,005$) 64

Lista de tablas

Tabla 2-1: Tratamientos con inhibidores de brotación para determinar su efecto sobre el la brotación del tubérculo de papa criolla.	16
Tabla 2-2 Efecto de los inhibidores de brotación en tubérculos de papa en proceso poscosecha sobre el porcentaje de brotación (%).	19
Tabla 2-3 Pérdida de peso en tubérculos de papa <i>Solanum phureja</i> variedad Colombia, tratados con inhibidores de brotación.	28
Tabla 2-4 Variación en el ángulo de tono (hue) ¹ y Cromo (Cr) ² en tuberculoso de papa criolla variedad Colombia bajo la incidencia de inhibidores de brotación.....	32
Tabla 3-1 Periodo de dormancia en tubérculos de papa criolla (<i>Solanum phureja</i>) variedad Colombia	49
Tabla 3-2 Índice de la edad fisiológica IEF del tubérculo de papa bajo la influencia de inhibidores de brotación en tubérculos de papa criolla en proceso poscosecha .	52
Tabla 4-1 Porcentaje de azúcares reductores	65

Anexos

Anexo 7-1 Área cosechada de papa criolla en Colombia para el 2013	92
Anexo 7-2 Composición nutricional de la papa criolla	93
Anexo 7-3 Figura espacio de color CIELab	93
Anexo 7-4 Tipos de pérdida de dominancia apical (DA) en tubérculos de papa almacenada.....	94

1 Introducción

La papa es el tercer cultivo de mayor consumo en el mundo siendo un producto de gran valor nutricional que genera una fuente de ingresos para muchas sociedades (Bonilla, et al., 2009; Bryan y Hein, 2008; Hartmann et al., 2011,). Con una fuerte aceptación en los países europeos y asiáticos (Rodríguez et al., 2009).

En Colombia, el nombre de papa criolla corresponde a los morfotipos que presentan tubérculos piel y carnosidad de color amarillo (fenotipo yema de huevo), (Rodríguez et al., 2009), clasificada taxonómicamente como *Solanum phureja* Juz et Buk (Hawkes, 1990), *Solanum tuberosum* Grupo Phureja (Huamán y Spooner, 2002), y en la actualidad como *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum (Spooner et al., 2007; Rodríguez et al., 2010; Ovchinnikova et al., 2011).

La papa criolla se adapta muy bien a rango de altura entre los 2000 y los 3.000 msnm (Mosquera, 2003) se encuentra ubicada en los Andes, desde el occidente de Venezuela, el centro de Bolivia (Ghislain et al., 2006) y hasta el norte de Argentina (Ovchinnikova et al., 2011). Suelo con textura franca, con buen drenaje que evite el exceso de humedad en la raíz, pH entre 5,2 y 5,9 y buenos niveles de materia orgánica (Mosquera, 2003; Becerra y Nústez, 2007). Este cultivar representa aproximadamente entre el 7% y 10% de la papa producida anualmente en Colombia y ocupa en la actualidad alrededor de 12.000 ha, que se cultivan principalmente en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Antioquia y Nariño (Martínez, 2006).

Su principal desventaja es la ausencia de reposo del tubérculo, presentando brotes pocos días después de la cosecha (Nústez, 2001), por lo que su vida útil en

condiciones ambientales, es muy corta, característica fisiológica que afecta su oferta, comercialización e industrialización.

El cultivo de papa se lleva a cabo durante todo el año calendario en distintas regiones y épocas (Caldiz y Struik, 1999; Caldiz, et al., 1999), sin embargo su oferta es estacional e inestable a lo largo del tiempo, además de la inestabilidad del precio en el mercado, lo cual determina que sea necesario almacenar los tubérculos durante cierto tiempo. (Reust, 1986 citado por Delaplace, 2008), aspecto que ocasiona la pérdida de algunas de sus características organolépticas (Ñústez, 2001), acompañado de pérdidas de peso, desdoblamiento del almidón y disminución de la calidad de los tubérculos (Van der Plas, 1987; Ñústez, 2001).

Una de las opciones para evitar la rápida brotación de las yemas en la papa criolla es el almacenamiento de tubérculos a temperaturas entre 4-10°C, sin embargo esta condición induce un incremento en el contenido de los azúcares reductores glucosa y fructosa, lo que se conoce como endulzamiento por frío (Moreno, 2000; Li et al., 2005), ocasionando coloraciones oscuras en el momento de la fritura. Las hojuelas de papa se fríen en aceite a altas temperaturas, cuando existen altos contenidos de azúcares reductores se produce un pardeamiento de la hojuela de papa (Becerra y Ñúste, 2007), disminuyendo su calidad visual y nutricional (Sowokinos, 2007; Li et al., 2008). El pardeamiento es favorecido por el alto contenido de azúcares reductores y bajo contenido de almidón, dependiendo principalmente de la variedad y la temperatura de almacenamiento (Delgado y Robles, 2002). Los azúcares que se acumulan en el tubérculo durante el estrés por frío, se derivan del almidón y se ha propuesto que ésta acumulación de azúcares podría jugar un papel importante en la osmoregulación y crioprotección (Krause et al., 2002). Aspectos de mayor importancia para el sector agroindustrial de la papa.

La papa criolla se destaca por sus cualidades culinarias y su alto valor nutricional, altos contenidos de proteína y materia seca (MS) (Rodríguez et al., 2006). Los carbohidratos constituyen el 75% de la materia seca y son la principal fuente de energía, además, la papa contiene vitaminas (C, B6, B1 y ácido fólico) y fibra

dietaria (Storey, 2007). La proteína de la papa es de alta calidad debido a que está compuesta de aminoácidos fisiológicamente activos que son requeridos para la nutrición humana (Högy y Fangmeier, 2009). Estas características hacen a éste tubérculo una alternativa en la dieta de los consumidores.

Una de las alternativas para inhibir la brotación de los tubérculos es la aplicación de reguladores de crecimiento, la cual puede llevarse a cabo durante el cultivo o luego de la cosecha (Sparenberg, 1987). Los inhibidores de brotación son muy utilizados en el hemisferio norte durante el almacenamiento de papas especialmente cuando no se utiliza temperaturas bajas (4 °C) sino temperaturas sobre los 9 °C (Plissey, 1996; Prange et al., 1997; Lewis, et al., 2001; Lewis, 2007).

Entre los productos químicos empleados a escala comercial para controlar el brotamiento durante el almacenamiento prolongado de papa a temperaturas superiores a 5 °C se incluye Chlorpropham-o CIPC (isopropilclorofenil carbamato), (Booth y Shaw, 1985; Rademacher, 2000).

El uso de inhibidores de brotación, implica que la papa destinada para consumo no sea utilizada como semilla, evitando así que tubérculos de dudosa calidad fitosanitaria se siembren, impidiendo de este modo la diseminación de enfermedades y plagas.

Las características de brotación de la papa criolla y la escasez de trabajos llevados a cabo sobre el periodo de reposo en tubérculos de papa criolla en Colombia, justifican la necesidad de su estudio. El objetivo de este estudio es investigar el papel de tres inhibidores de la biosíntesis de giberelinas, determinar si aplicaciones de trinexapac etil, paclobutrazol y chlorpropham, aumentan el periodo de reposo en tubérculos de papa criolla variedad Colombia. Además poco se conoce acerca el metabolismo de los carbohidratos durante el periodo de reposo, como objetivo específico se cuantificó el contenido de azúcares totales y reductores, y su relación en el periodo de reposo.

1.1 Planteamiento del problema

La principal desventaja de la papa criolla para la comercialización e industrialización es su ausencia de reposo, el tubérculo se brota pocos días después de la cosecha, aspecto que conlleva a la pérdida de algunas de sus propiedades organolépticas (Núñez, 2001) y la generación de pérdidas comerciales de hasta un 50% en poscosecha, ya que los tubérculos con desarrollos de brotes son rechazados en el mercado.

Por lo tanto, el control de la duración del período de reposo es de una gran importancia económica ya que es la causante de pérdidas durante el almacenamiento, transporte e industrialización. A pesar de su variabilidad fenotípica y ausencia de periodo de reposo, una fracción de papa criolla es procesada en forma precocida congelada o encurtida, en presentaciones que van desde la bolsa plástica hasta la papa enlatada o envasada en vidrio, siendo una opción para incursionar con éxito en los mercados internacionales (Rodríguez et al., 2009). Por lo anterior se necesitan nuevas estrategias, para el desarrollo de tecnologías que extiendan el periodo de vida útil y permita disminuir las pérdidas poscosecha siendo los actores más beneficiados los productores, comercializadores y procesadores.

El desarrollo de técnicas y tecnologías que permitan controlar parcialmente la situación anteriormente descrita, ampliando el tiempo de reposo contribuirá a disminuir las pérdidas en la poscosecha de papa criolla beneficiando a las numerosas familias de productores y comercializadores. Los tubérculos que no se procesan entre los 3 y 5 días después de la cosecha, presentan un rápido deterioro debido a manchado y brotación. Dentro de la calidad interna del tubérculo el principal parámetro es el contenido de materia seca, puesto que a mayor contenido de esta, menor será la energía requerida para su procesamiento en el caso de hacer frituras, y por ende determina el rendimiento del producto terminado.

1.2 Objetivos

1.2.1 Objetivo General

Evaluar el efecto de 3 inhibidores de brotación en papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia aplicados en poscosecha.

1.2.2 Objetivos Específicos

- Determinar el efecto de los inhibidores paclobutrazol, chlorpropham y trinexapac-ethyl sobre el proceso de brotación en la poscosecha de tubérculos de papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia.
- Determinar el período de reposo de la papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia y la dinámica del proceso de brotación durante poscosecha.
- Establecer la dinámica de azúcares reductores en el tubérculo de la papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia y su relación con el crecimiento del brote.

2 Evaluación del efecto de 3 inhibidores de brotación en papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia aplicados en poscosecha.

2.1 Resumen

La ausencia de dormancia en tubérculos de papa criolla es uno de los problemas que causa pérdidas hasta de un 40% en poscosecha en Colombia. Cuando el balance de giberelinas y ácido abscísico es el que determina la dormancia en los tubérculos de papa criolla, algunos retardadores o reguladores de crecimiento de diferente constitución química (chlorpropham, trinexapac etil y paclobutrazol) pueden impedir el desarrollo del ciclo de síntesis de giberelinas en varios estadios y por esa vía reducir el crecimiento de los brotes, principalmente por inhibición de la división celular a nivel de la región meristemática, en esos casos las aplicaciones de inhibidores de la biosíntesis de giberelinas podrían minimizar este problema. Con este fin se llevaron a cabo ensayos para determinar si los reguladores de crecimiento chlorpropham (CIPC), paclobutrazol (PAC) y trinexapac-etil, aumentan el periodo de dormancia en los tubérculos de papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia. Los experimentos se llevaron a cabo durante los meses de Junio y Octubre del año 2012, los tubérculos fueron almacenados a temperatura ambiente de 20°C en el laboratorio de Poscosecha de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. Los reguladores de crecimiento, chlorpropham (CIPC) paclobutrazol (PAC) y trinexapac-etil, fueron evaluados en muestras de 3 kg aproximadamente de tubérculos *solanum phureja* variedad Colombia, los tratamientos fueron 8, 12 y 20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹; 8, 15 y 35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹; 10, 20 y 30 mg trinexapac-etil *Kg de tubérculo⁻¹, todos en aplicaciones bajo aspersión. Se realizó una sola aplicación de los tratamientos a los 2 ddc, y se evaluó un tratamiento

control sin la aplicación del inhibidor. Los tratamientos más efectivos con dosis de 20 mg CIP C*Kg de tubérculo⁻¹ y 35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹, afectaron el periodo de reposo.

2.2 Introducción

La activación y terminación del periodo de reposo está regulada principalmente por las hormonas de la planta (Wiltshire y Cobb, 1996; Hemberg, 1985). Durante este período el metabolismo general es bajo, y existe un equilibrio antagónico entre el ácido abscísico y bajos niveles de giberelina (Blumenthal y Rappaport, 1965 citados por Suttle, 2007). A medida que se extiende el periodo de reposo se observan una serie de cambios bioquímicos. Bool 1961, afirma que hay un aumento de giberelinas y disminución de los niveles de ácido abscísico, división y expansión celular y un aumento en la tasa de respiración.

Los reguladores de crecimiento empleados para reducir el crecimiento vegetativo de los brotes actúan a través de la inhibición de la síntesis de giberelinas, bloqueando un eslabón particular en la cadena biosintética (Grossman et al., 1991).

Hoy en día, en las industrias alimentarias, las fábricas de papa frita son uno de los más interesados en el mejoramiento de la calidad de la apariencia de sus productos. Esto es porque los consumidores tienden a asociar la apariencia visual de las papas chips y papas a la francesa con preferencias de sabor y crujiente, que determinan su aceptación o rechazo (Segnini et al., 1999; Mendoza et al., 2007). El color es uno de las características más importantes en papas chips y está estrictamente relacionada con la percepción de los consumidores (Segnini et al., 1,999; Marique et al., 2003). Desde un punto de vista sensorial, el aspecto del color resultante de papas fritas depende de la cantidad y distribución de regiones de marrones desarrollados durante la fritura, así como el aceite absorbido en la superficie después de la fritura, que producen áreas aceitosas con apariencia transparente (Mendoza et al., 2007). El tendencia del consumidor se dirige hacia alimentos más saludables y productos bajos en grasa sin embargo, el consumo de aperitivos está aumentando en los países desarrollados y en desarrollo. Los

productos fritos contienen todavía una gran cantidad de grasa, en particular, las papas fritas que contienen hasta un 40% (Bouchon et al., 2003). La aparición de manchas marrones y el desarrollo del gusto están relacionadas con la composición química. Los azúcares reductores (principalmente compuestos de glucosa y fructosa) y aminoácidos libres están implicados en las reacciones de pardeamiento no enzimático, conocido como el Maillard reacción.

El objetivo de este estudio fue investigar efecto de los inhibidores de la biosíntesis de giberelinas, trinexapac etil, paclobutrazol y chropropham, en el porcentaje de brotación en tubérculos de papa criolla variedad Colombia y determinar si afectan los parámetros de calidad para uso industrial como la gravedad específica, pérdida de peso, materia seca, y el color de la pulpa de los tubérculos de papa criolla.

2.3 Efectos Fisiológicos producidos por las hormonas

2.3.1 Giberelinas (GAs)

Las giberelinas (GAs) son ácidos diterpeno tetracíclicos, cuya estructura básica está constituida por un anillo ent-giberelano, algunos de los cuales tienen actividad hormonal (Talón, 2000). Las GAs son fitohormonas, que pueden actuar como reguladores endógenos del crecimiento, controlando varios procesos del desarrollo de las plantas tales como la germinación, la elongación del tallo, la expansión de las hojas, el desarrollo de los tricomas, el desarrollo de frutos (Pharis y King 1985, citado por Medina 2010; Huttly y Phillips, 1995; Sponsel, 1995; Hedden y Kamiya, 1997) y además inducen la floración en algunas especies de plantas, sustituyendo incluso los requerimientos de horas de luz o de bajas temperaturas para florecer (Salisbury y Ross, 1991). Sin embargo, se reporta que en cítricos, las giberelinas actúan reduciendo la floración, con lo que un tratamiento con un inhibidor de la síntesis de giberelinas, la induciría (Okuda et al., 1996). La biosíntesis de GAs sucede a través de diferentes pasos catalizados por enzimas de distinta localización subcelular. A pesar de su complejidad, la ruta se puede dividir en tres fases: la

biosíntesis de ent-kaureno en los proplastídios a partir de geranylgeranylpirofosfato (GGPP), conversión de ent-kaureno a GA12, en el retículo endoplasmático y síntesis de GAs activas en el citoplasma a partir de GA12 (Hedden y Phillips, 2000a; Olszewski et al., 2002). Inhibiendo uno o más pasos en la vía biosintética de GA, se previene la formación de GA y, por consiguiente, se retarda el crecimiento de la planta.

Efectos positivos, encaminados a evitar alteraciones en diversas especies de plantas han sido obtenidos con la adición de reguladores de crecimiento a los medios de cultivo: reducción del crecimiento en longitud en bananos (Murali y Duncan, 1995), inhibición de la expansión foliar y aumento de la proliferación de yemas o de protocormos en *Aechmea fasciata* (Ziv et al., 1986), desarrollo abundante del corno en gladiolos (Ziv, 1990), aumento de la proliferación de yemas en cultivos líquidos de clusters gemulares de *Philodendrum*, en presencia de 6-BAP y ANA (Ziv y Hadar, 1991). Estos autores se refieren a los conocidos efectos de los retardantes de crecimiento al actuar como inhibidores en la ruta metabólica de los isoprenoides que conduce a la síntesis de giberelinas y esteroides. (Rodríguez et al., 2000).

2.3.2 El ácido abscísico (ABA)

El ácido abscísico (ABA) es un fitorregulador tradicionalmente asociado con el desarrollo de semillas, adaptación a condiciones de estrés y con el metabolismo de azúcares (Schwartz y Zeevaart, 2004). Suttle y Hulstrand (1994), demostraron que el ABA endógeno es esencial para la iniciación y conservación del periodo de reposo en el tubérculo. Al respecto, Coleman y King (1984) y Suttle (1996), mostraron que las concentraciones de ABA disminuyen al final de la dormancia, sin embargo, se desconocen las concentraciones de ABA necesarias para el inicio del crecimiento del brote.

El contenido de ácido abscísico (ABA) puede inhibir el crecimiento de los brotes. En la cosecha el contenido de ABA es usualmente alto y decrece durante el almacenamiento poscosecha, hasta un umbral por debajo del cual se inicia el

crecimiento del brote. Sin embargo, se ha encontrado que mientras el almacenamiento a temperaturas de refrigeración no afecta la producción de ABA si tiene efecto en alargar el periodo de reposo (Suttle, 1995), además en algunas variedades de papa aunque los contenidos de ABA decrecen, no existe una correlación significativa con el término del periodo de reposo por lo que la disminución de ABA no es la única responsable de la duración del periodo de reposo.

La temperatura parece ser uno de los factores principales en la inducción y rompimiento del periodo de reposo (Delvalle'e et al., 1990; Langens-Gerrits et al., 2001). Sin embargo, se ha reportado que los niveles endógenos de ácido abscísico (Djilianov et al., 1994; Kim et al., 1994; Yamazaki et al., 1995, 1999a, b, 2002) y sacarosa (Nowak et al., 1974; Hobson y Davies, 1977, 1978; Aguetaz et al., 1990) en bulbos están asociado con el desarrollo de la liberación de la dormancia.

2.4 Los reguladores del crecimiento vegetal

Los reguladores de crecimiento vegetal se usan comercialmente en una amplia variedad de cultivos. Los retardantes o reguladores del crecimiento, inducen generalmente el acortamiento de los entrenudos, lo cual se explica, según Graebe (1987) por su papel de inhibidores de la síntesis de giberelinas. Se conoce que los reguladores de crecimiento empleados para reducir el crecimiento vegetativo abundante actúan a través de la inhibición de la síntesis de giberelinas, bloqueando un eslabón particular en la cadena biosintética (Grossman et al., 1991). Entre los reguladores de crecimiento se encuentran los inhibidores de la biosíntesis de giberelinas, estos se clasifican en cuatro grupos principales basados en el modo de acción bioquímico: 1. bloqueadores antes de la síntesis del ent-kaureno. 2. Inhibidores de los pasos oxidativos desde el ent-kaureno hasta el ácido ent-kaurenoico. 3. Inhibidores en los pasos tardíos de la biosíntesis de giberelinas y 4. Inhibidores de dioxigenasas en los últimos pasos de las giberelinas (Rademacher, 2000).

Diversos retardantes tales como paclobutrazol, ancimidol, uniconazol, pirimidinas, cloruro de cloromequat y otros, han sido utilizados con buenos resultados para prevenir la desecación en crisantemos. El paclobutrazol (PAC) se encontró entre aquellos retardantes de mayor influencia (Smith et al., 1991). También en vitroplantas de uva el PAC aumentó la resistencia a la desecación, lo cual estuvo asociado a una mayor habilidad para el cierre de los estomas en condiciones de humedad relativa reducida (Smith et al., 1992).

Según Canada, pest management regulatory agency (2001), trinexapac-etil, es una ciclohexanodiona que actúa como un regulador de crecimiento en plantas (Fagerness Y Penner, 1998), inhibiendo la biosíntesis de giberelina (GA1) (Rademacher, 2000). El ácido libre del trinexapac-etil inhibe la hidroxilación de GA 20 a GA1 por competitividad inhibiendo la enzima reguladora 3- β - hidroxilasa, conduciendo esto a una inhibición de la elongación celular. (Rademacher, 2000). En consecuencia, esta inactivación del crecimiento del tallo se reduce y la pared del tallo es más fuerte. Por último, la altura de la planta es menor.

El paclobutrazol (PAC), consiste en una mezcla de los enantiómeros 2R, 3R y 2S, 3S. El enantiómero 2R, 3R inhibe la biosíntesis de esteroides, en tanto que el enantiómero 2S, 3S inhibe la oxidación de ent-kaureno a ácido ent-kaurenoico en la ruta metabólica conducente a la síntesis de giberelina (Sugavanam, 1984, Mehouchi et al., 1996).

Las propiedades fitoregulatoras de los triazoles, entre los que se encuentra el PAC, son mediadas a través de cambios en la vía metabólica de los isoprenoides quizás modificando el balance importante de las hormonas vegetales, incluidas las giberelinas, ácido abscísico y citocininas (Gilley, y Fletcher, 1998). El paclobutrazol (PAC) se encontró entre aquellos retardantes de mayor influencia (Smith et al., 1991).

El paclobutrazol (PAC) es un regulador de crecimiento (Fig. 2.1) que ha sido ampliamente utilizado como promotor de la brotación floral con excelentes resultados en algunas variedades comercialmente importantes. Entre sus efectos se

citan floración temprana y profusa, madurez temprana en frutos, restricción de la brotación vegetativa, eliminación de la alternancia productiva, incremento en la producción de flores perfectas y altos rendimientos en mango (Burondkar y Gunjate, 1993; Werner, 1993; Whiley, 1993), la reducción o control del crecimiento de la altura de tallos y brotes de las plantas (Davies et al., 1988). En este sentido, el paclobutrazol (PAC) se ha aplicado a muchas especies de plantas tales como cereales, previniendo el encamado (Yim et al., 1997), ornamentales (Gent, 1997), plantas para césped y tapizantes (Yim et al., 1997) y en árboles frutales, consiguiendo un crecimiento compacto de la copa (Wieland y Wample, 1985).

Además se ha sugerido un novedoso uso de este tipo de reguladores de crecimiento para aumentar la resistencia de las plantas a estrés medioambientales como temperaturas extremas o elevadas concentraciones de dióxido de azufre en la atmósfera (Yim et al., 1997). En cítricos el PAC ha mostrado su efectividad como agente enanizante (Aron, et al., 1985; Bausher y Yelenosky, 1986, citados por Garcia, et al., 2001). Así, se utiliza para reducir el excesivo crecimiento de los brotes de patrones de cítricos (Hadlow y Allan, 1989), siendo preferibles en este caso las aplicaciones foliares de este regulador para no alterar el crecimiento normal de las raíces (Bausher y Yelenosky, 1986 citados por Garcia, et al., 2001); esta práctica favorece la obtención de una planta injertada de tamaño adecuado para el trasplante y resulta de menor costo que el uso de patrones enanizantes.

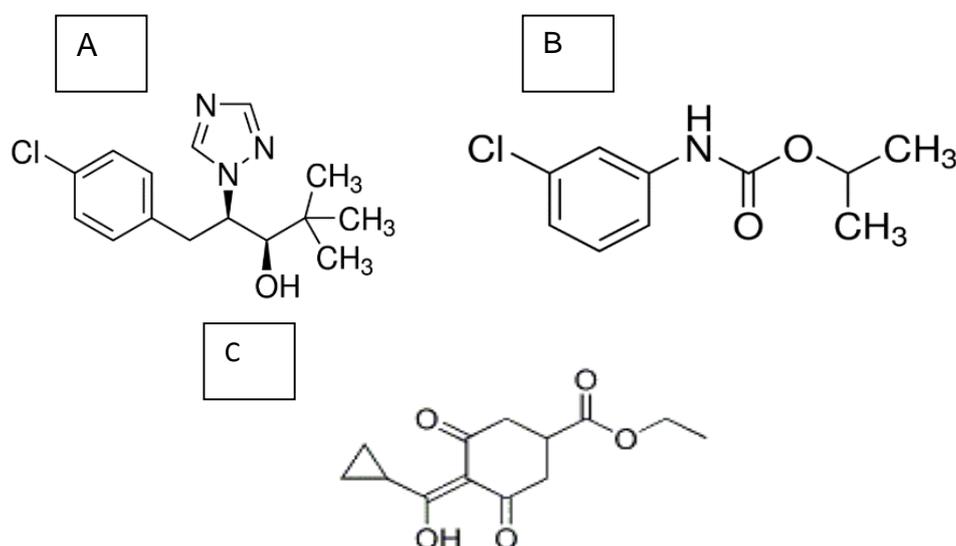


Fig. 2-1 Estructura de inhibidores de la síntesis de giberelinas (A) Paclobutrazol, (B) Chlorpropham, (C) Trinexapac-ethyl

Trinexapac-etil, es una ciclohexanodiona (Fig-2.1) que actúa como un regulador de crecimiento en plantas (Fagerness Y Penner, 1998), inhibiendo la biosíntesis de giberelina (GA1) (Rademacher, 2000).

Chlorpropham según la IUPAC es el isopropil 3-clorocarbanilato. Alonzo (2002) citado por Herrera (2004) afirma que el Chlorpropham, (isopropil-N-3-clorofenil-carbamato, ó CIPC), es utilizado como control del brotamiento durante el almacenamiento y es ampliamente utilizado en el mundo (Bradshaw, 2006); algunos autores, afirman que su “mecanismo de acción inhibe el desarrollo de los brotes interfiriendo con la división celular, interrumpiendo la formación del huso durante la mitosis”. (Gale, 1997; Smith 1968, citado por Herrera 2004).

El inhibidor de brotación de tubérculos de papa más ampliamente usado es el isopropil N-3-chlorofenil carbamato más conocido como clorprofam o CIPC, que ha sido probado con éxito en muchas variedades de papa común. El CIPC inhibe el desarrollo de brotes en papas ya que interfiere con la formación del huso durante la división celular. Sin embargo, la división celular es extremadamente importante durante el curado de las papas, proceso que requiere de la producción de 2 a 5 caras de células por división celular. Si el CIPC se aplica antes de que se complete este proceso, se puede producir una gran pérdida por deshidratación de los tubérculos o bien por una alta incidencia de enfermedades debido a un "mal curado" de la papa (Todo Papa, 2005). El CIPC presenta una baja toxicidad si se compara con otros herbicidas y pesticidas (LD_{50} oral (ratas) >2,000-4,200 mg/kg masa corporal) (FAO, 2005). Sin embargo en el mercado está disminuyendo su tolerancia al igual que con otros agroquímicos debido a la presencia de residuos en los alimentos (Daniels-Lake et al., 2011), de hecho se han encontrado niveles de CIPC en piel de papa en niveles de 20.17 mg/kg mientras que en los tubérculos sin pelar y pelados los niveles de residuos van desde 0,29 hasta 1,13 y 0,05 a 0,24 mg/kg, respectivamente, si bien todos los niveles de residuos observados se encontraban dentro del límite máximo de residuos establecido por la Agencia de Protección Ambiental de los EE.UU (Singh y Ezekiel, 2010), solamente la corteza presenta niveles más altos que los recomendados por la Unión Europea que son de 10 mg/Kg (Mehta et al., 2010). Los niveles de aplicación se realizan a niveles de 40 mL/Ton de

una suspensión con un 50% de ingrediente activo (Singh y Ezekiel, 2010), en niveles desde el 0.1% hasta el 1% (peso/volumen) de una suspensión de CIPC en una concentración de 350 g/L (Daniels-Lake et al., 2011), en aplicaciones de 8.3 y 16.6 mg/kg (Beaver et al., 2003) y en dosis de 35 ppm a partir de una solución acuosa de CIPC al 1% (Hui-Lu et al., 2012).

2.5 Materiales y Métodos

2.5.1 Material vegetal.

El material *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum variedad Colombia presenta forma redonda, ojos semiprofundos, piel y carne de color amarillo intenso, maduración temprana (120 días), gravedad específica de 1.088, ausencia de periodo de reposo y rendimiento promedio de 13-15 ton·ha⁻¹ (Rodríguez, et al., 2009), se adquirieron por los canales tradicionales de comercialización. Se seleccionaron tubérculos de tamaño mediano (rango aprox. 35-45 mm de diámetro), (IICTA, 2009), se descartaron los tubérculos con daño físico, y/o crecimiento irregular.

Las evaluaciones se llevaron a cabo en los laboratorios de Fisiología Vegetal y de Poscosecha de la Facultad de Agronomía, de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.

2.5.2 Aplicación de los inhibidores.

La evaluación del efecto de la aplicación de los inhibidores de brotación seleccionados se realizó utilizando unidades experimentales de 3kg de tubérculos de la variedad Colombia, las diferentes unidades experimentales de tubérculo fueron tratados en similares condiciones, aplicando los inhibidores de brotación. Se realizaron experimentos utilizando al menos 3 dosis de cada inhibidor para determinar aquellas de mejor comportamiento. Una muestra testigo sin aplicación alguna también fue incluida como tratamiento control. El diseño experimental consta de diez tratamientos (tres inhibidores de brotación con tres dosificaciones diferentes

cada uno y un tratamiento control), con tres repeticiones por tratamiento, se realizó una sola aplicación de los tratamientos a los 2 ddc.

Tabla 2-1: Tratamientos con inhibidores de brotación para determinar su efecto sobre el la brotación del tubérculo de papa criolla.

Tratamientos	Dosis		
Paclobutrazol	T1	35	
	T2	15	
	T3	8	ml por
Trinexapac-etil	T4	10	Kilogramo
	T5	20	de
	T6	30	tubérculo
Chlorpropham	T7	8	mg por
	T8	12	Kilogramo
	T9	20	de
Testigo	T10	Sin la aplicación de inhibidores	

También se tomaron al azar como referencia 10 tubérculos marcados en cada muestra para evaluar únicamente la longitud de brote y pérdida de peso. Se realizaron tomas de muestras con una frecuencia de cada 3 días durante toda la fase de laboratorio. . Se construyen curvas de desarrollo de la brotación comparando cada tratamiento.

2.5.3 Evaluación del efecto de los inhibidores a nivel de laboratorio.

Los inhibidores de la biosíntesis de las giberelinas trinexapac etil (4-cicloproil (hidropxi)metilene- ácido-3-5dioxociclohexanocarboxílico, etil ester), paclobutrazol ((2RS,3RS)-1-(4-crorofenil)-4,4- dimetil-2-(1,2,4-triazol-1-yl)-pentan-3-ol) y chropropham (CIPC) se evaluaron teniendo en cuenta el porcentaje de brotación, y se evaluaron algunos parámetros de calidad como la materia seca, el color de la carnosidad y la gravedad específica para determinar otros posibles efectos de los tratamientos. Las dosis evaluadas se tomaron de acuerdo a una evaluación previa

donde se tomo la dosis más alta donde no se observaron quemaduras en el tejido de la piel del tubérculo.

2.5.4 Porcentaje de brotación

Para determinar el porcentaje de brotación se tomaron diez tubérculos al azar de cada unidad experimental y una vez el tubérculo alcanzó su madurez fisiológica, que se midió como el tiempo en que el 80% de los tubérculos desarrolla brotes, con 2 mm como mínimo, de longitud, que se considera para indicar la rotura del reposo (Coleman, 1998 (Viola et al., 2007). Lo cual se considera como punto de inflexión donde se manifiesta el fin del período de reposo y se acelera la brotación. Se realizó una prueba de diferencia de varianza (ANAVA) con prueba de Tukey al 5%.

2.5.5 Evaluación de parámetros de calidad para uso industrial.

- **Gravedad específica (GE):** Se determinó tomando una muestra al azar de tres tubérculos (100 gr aprox.) por unidad experimental y se utilizó la metodología de peso en aire y peso en agua, propuesta por Talburt y Smith (1975) (ecuación (1)).

$$GE == \frac{\text{Peso en aire}}{\text{Peso en aire} - \text{peso agua}}$$

Donde:

G.E. = Gravedad específica

PA = Peso de la muestra en aire.

PW = Peso de la muestra en agua.

Porcentaje de masa seca. se registró el peso de cada tratamiento y el peso después de incubación en mufla por 24 horas a 105 °C. La tendencia del incremento de masa seca fue modelada en el tiempo. Se determinó el porcentaje de materia seca (ecuación (2)).

$$M. S = \frac{\text{Peso seco}}{\text{Peso fresco}} \times 100$$

- **Pérdida de peso:** es la principal causa de deterioro porque implica la pérdida cuantitativa directa de peso comercial y también en pérdida de la apariencia, calidad textural y nutricional (Kader, 2002). A una muestra de aproximadamente 100g de tubérculo se le midió de masa fresca en una balanza de precisión con aproximación de 0,001 g.
- **Color del parénquima vascular de reserva:** La papa criolla variedad Colombia presenta el color característico de las papas criollas comúnmente consumidas en el mercado. Mediante colorímetro digital marca Minolta CR 300, se determinaron los parámetros del sistema CIELab “L”, “a” y “b”, cada repetición estuvo compuesta por un tubérculo y a cada tubérculo se le hicieron tres lecturas.
- Se realizó un corte transversal en los tubérculos de papa criolla y se tomaron los valores L, a y b en la zona de la región ecuatorial de cada tubérculo. Se utilizó el parámetro L para la luminosidad, donde 0 es negro y 100 blanco; valores de “a” <0 indican tendencia hacia el verde y >0 hacia el rojo; “b” tiene el mismo rango pero valores <0 indican tendencia hacia el azul y >0 hacia el amarillo. Con estos valores se calculó el ángulo de tono (hue) y la pureza del color (croma) con las siguientes fórmulas (Little, 1975):

$$C = (a^{*2} + b^{*2})^{1/2}$$

$$(^{\circ}h) = \tan^{-1} \left(\frac{b^*}{a^*} \right) \text{ cuando } a^* > 0 \text{ y } b^* \geq 0$$

$$(^{\circ}h) = 180 + \tan^{-1} \left(\frac{b^*}{a^*} \right) \text{ cuando } a^* < 0$$

Y la luminosidad L obtenido directamente con el colorímetro, los cuales corresponden al espacio de color $L^*a^*b^*$ según (Minolta, 2007).

2.6 Resultados y Discusión

2.6.1 Efecto de los inhibidores a nivel de laboratorio

Los tratamientos con inhibidores de la síntesis de giberelinas (Gas) ensayados, T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹) y T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹) mostraron

capacidad para reducir significativamente ($p \leq 0.05$) la cantidad de tubérculos brotados en 100% y 98,4% a los 10 ddc respectivamente, lo que demuestra la dependencia hormonal de las GAs sobre el desarrollo de las yemas apicales en los tubérculos de papa (Tabla 2-2).

Tabla 2-2 Efecto de los inhibidores de brotación en tubérculos de papa en proceso poscosecha sobre el porcentaje de brotación (%).

		Porcentaje de brotación (%)				
Tratamientos		3	10	20	25	30*
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	0 a	48,33 d	100 c	100 b
T2	15 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	1,67 a	41,67 cd	100 c	100 b
T3	8 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	1,67 a	36,67 c	100 c	100 b
T4	10 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	30 b	30 b	63,33 e	100 c	100 b
T5	20 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	28,33 b	30 b	61,67 e	100 c	100 b
T6	30 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	28,33 b	30 b	50 d	100 c	100 b
T7	8 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	0 a	33,33 bc	63,33 b	100 b
T8	12 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	0 a	23,33 a	58,33 ab	100 b
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	0 a	3,33 a	25 ab	55 a	90 a
T0	Sin la aplicación de inhibidores	70 c	100 c	100 f	100 c	100 b
	c.v	11,65	10,08	9,85	9,85	3,84
	R ²	0,99	0,99	0,95	0,95	0,97

(*)días después de cosecha (ddc); medias con diferente letra son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

Se notó una diferencia muy marcada hasta los 10 ddc sin la presencia de brotes en los tubérculos de papa criolla en los tratamientos con inhibidores paclobutrazol chlorpropham (CIPC) y trinexapac etil, (Fig. 2.2), sin inferir en sus dosis lo cual nos indica que su efectividad en cuanto a la inhibición de la síntesis de giberelinas es concreto frente al testigo. Sin embargo a partir de los 15 y 25 ddc (Fig. 2-3) se evidencio una notable aparición de brotes bajo las aplicaciones de paclobutrazol y trinexapac etil, el mejor tratamiento sigue siendo sin duda las mayores dosificaciones de chlorpropham (CIPC) (Fig. 2.4) demostrando que después de los

35ddc se mantuvo con pequeños brotes pero que comercialmente no son viables. Lo cual concuerda con los trabajos realizados por Anli et al. (2010), quienes investigaron el efecto de 20 mg de chlorpropham por kilogramo de tubérculos, a temperaturas de almacenamiento de 8 y 15 °C, sobre el brotamiento de papa (*Solanum tuberosum* L.) variedad Agria, observando que a 8°C retrasa el brotamiento, reduce la pérdida de peso, reduce la longitud del brote y reduce el número de brotes.

Según Gale (1997), citado por Herrera (2004), propone que el mecanismo de acción del chlorpropham, inhibe el desarrollo de los brotes interfiriendo con la división celular, interrumpiendo la formación del huso durante la mitosis, y se evidenció una clara inhibición del crecimiento meristemáticos de los brotes en los tubérculos tratados con reguladores de crecimiento (Tabla 2-2), inhibiendo además la síntesis de GAs que influyen directamente en la regulación del crecimiento de los brotes (Suttle, 2004b)

Por otra parte Valladolid (1995), realizó una investigación de la acción de inhibidores en brotes de olluco (*Ollucus tuberosum* Loz) variedad Tarmeño. Entre las sustancias inhibidoras probadas fue CPC, que se utilizó a concentraciones de 75, 150, 225 y 300 mg*kg de tubérculo¹, aplicado por aspersion; de la misma manera encontró que CIPC en todas las concentraciones probadas inhiben el crecimiento de brotes en olluco, observándose una menor pérdida de peso y cantidad de tubérculos útiles.

Alonzo (2002), citado por Herrera (2004), reporta que el chlorpropham (CIPC) es uno de los productos más utilizados para inhibir la brotación en papa a nivel mundial.

Se observaron diferencias marcadas en la longitud del brote entre los tratamientos, se encontró que tuvieron un menor desarrollo de la yema los tubérculos tratados con el T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹), T8 (12 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹), y T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹), durante los 35 ddc de todo el periodo de evaluación (Fig.2-2, 2-3 y 2-4)

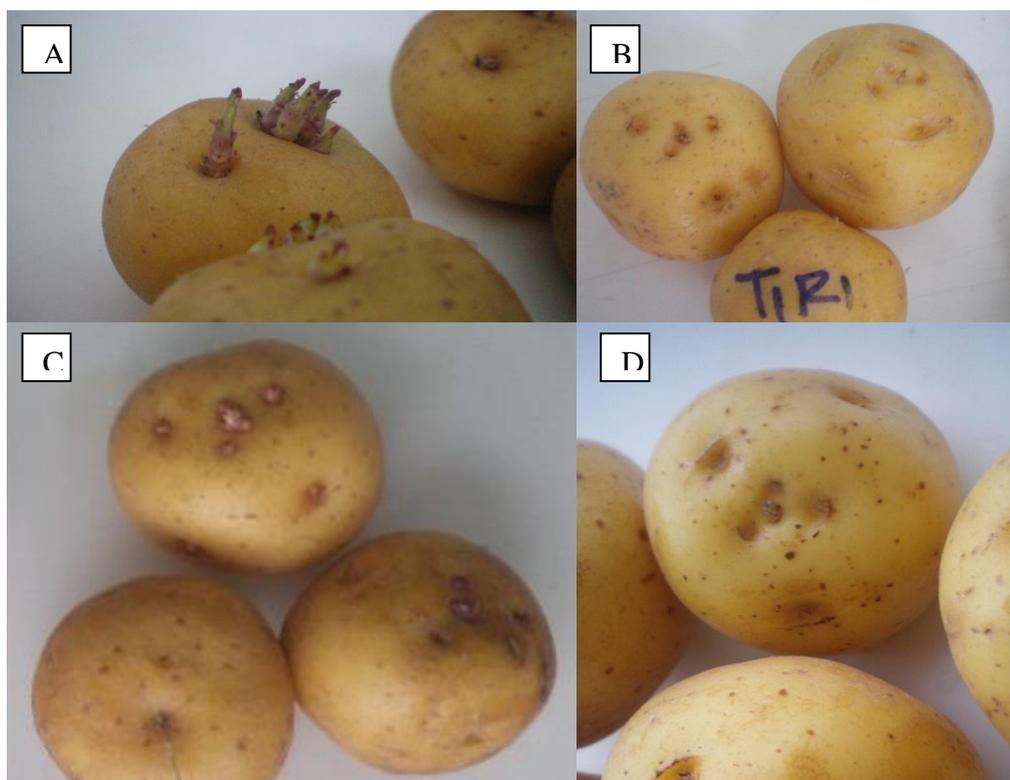


Fig. 2-2 Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 5 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, (D) Chlorpropham

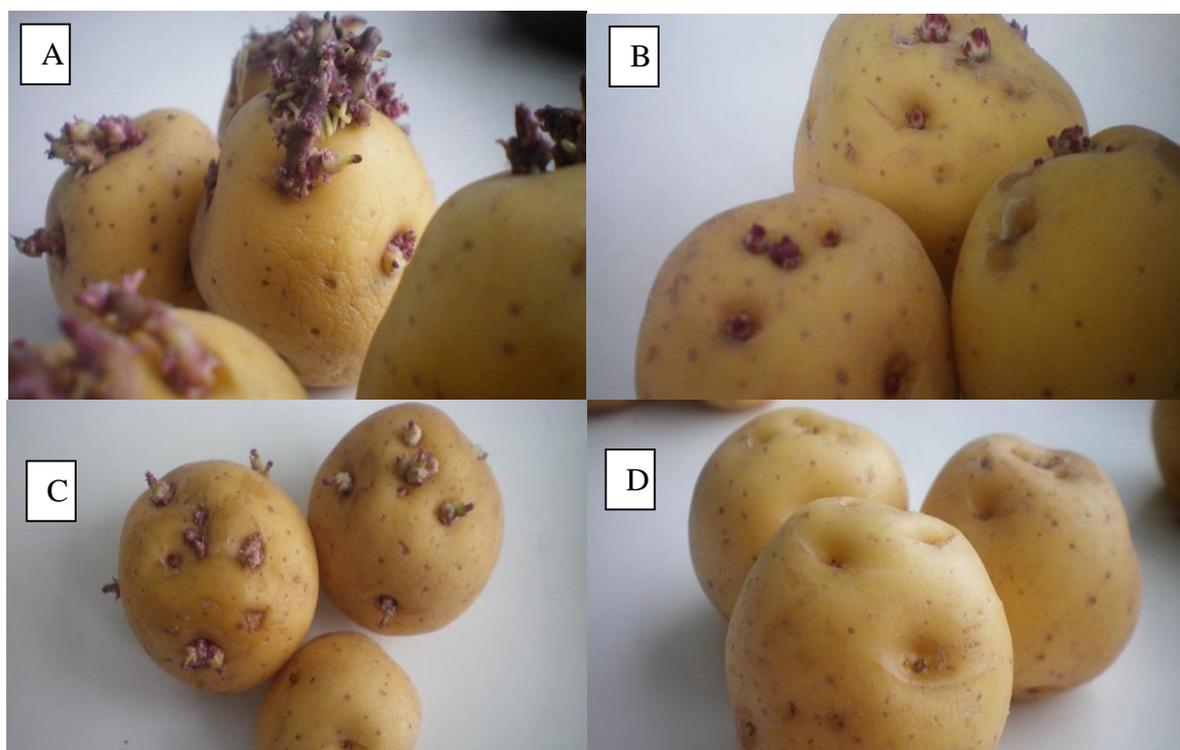


Fig. 2-3 Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 15 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, (D) Chlorpropham



2.6.2 Porcentaje de brotación

Se observaron porcentajes de brotación en rangos de 23,33% en el T9 (20 mL CIPC) **Fig. 2-4** Comportamiento de los tubérculos de papa criolla bajo la aplicación de inhibidores de brotación a los 25 ddc, (A) Testigo, (B) Paclobutrazol, (C) Trinexapac-etil, desde los 10 ddc.

La aplicación de los reguladores de crecimiento se comportaron eficientemente a la inhibición de la síntesis de giberelinas, presentando un porcentaje de brotación inferior con un 1,57 % y 3,33 % para los tratamientos de las dosis más altas de paclobutrazol (T1) y CIPC (T9), con la posibilidad de tener más de un 97% de tubérculos comerciales, a diferencia del testigo que ya había alcanzado el 100% de los tubérculos brotados a los 10 ddc.

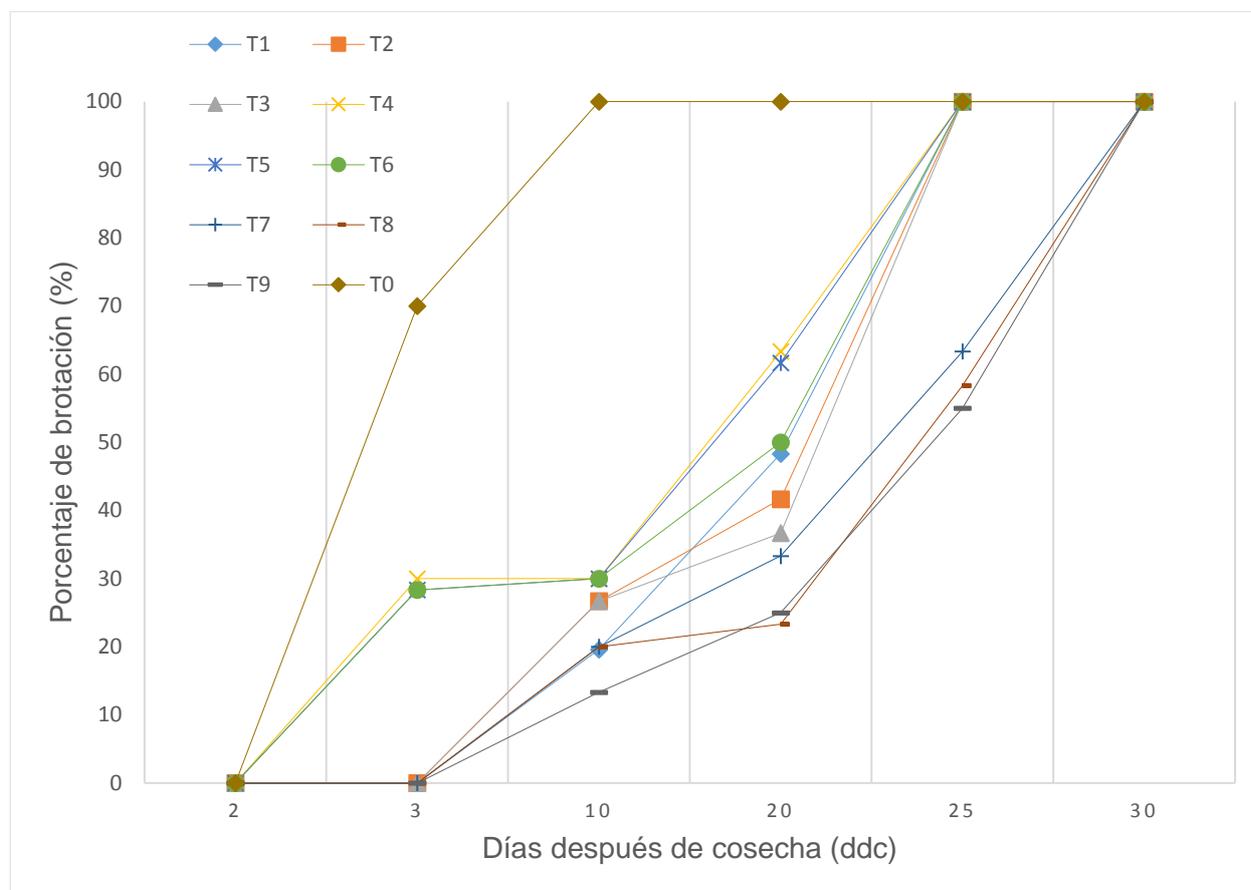


Fig. 2-5 Porcentaje de Brotación de tubérculos de papa *Solanum phureja* variedad Colombia bajo la influencia de inhibidores de brotación.

Se observó un 100% de brotes al final de las evaluaciones, en los tratamientos con CIPC y PAC, es probable que el efecto de los inhibidores de brotación tienen efecto reversible y el tubérculo continúa con su proceso de metabolismo. Los tubérculos sometidos a CIPC y PAC durante 10 días posteriores al rompimiento de la dormancia brotaron lentamente, mientras que los tubérculos tratados con trinexapac-etil y el tratamiento control a los 3 ddc desarrollaron brotes más rápidamente en un plazo más corto (Fig. 2-5)

2.6.3 Parámetros de calidad para uso industrial

El concepto de calidad está asociado a la forma en que un producto satisface las necesidades para un determinado uso (Herrera et al., 2011a; Rivera et al., 2011). Para el caso de la papa criolla, esta calidad depende de las condiciones edafoclimáticas, como el tipo de suelo, el microclima, altura, radicación solar y luminosidad de los ecosistemas donde es producida (Rivera et al., 2003).

- **Gravedad específica (GE)**

Un factor determinante del buen rendimiento de los tubérculos a nivel industrial es la gravedad específica (G.E), este valor determina el contenido de materia seca ya que es directamente proporcional a ella, una alta gravedad específica es un rasgo importante de calidad para el procesamiento industrial así como para diferentes usos culinarios (Ritter y Ruiz, 2006), altos valores de gravedad específica evitan que estos absorban demasiado aceite durante procesos industriales como la fritura del producto (Talbert y Smith 1975), reduciendo costos por requerir de menor cantidad de energía para evaporar el agua contenida.

El rango de las medias para la GE fluctuó entre 1.082 y 1.093 (Fig. 2.6) los cuales no difieren estadísticamente entre tratamientos. Los valores promedios de GE los hacen aptos para la elaboración de hojuelas, corroborando lo planteado por Pérez et al., (2008), sin embargo, Rivera et al., (2011), consideran que variedades de papa criolla con valores superiores a 1.08 tienen un buen comportamiento en fritura y menor para enlatados, precocidos y congelados. Es decir que, si los inhibidores de brotación no alteran la GE, se podría incluir en un proceso poscosecha para optimizar la cantidad y calidad de hojuelas ya que pueden considerarse con potencial para procesos de fritura.

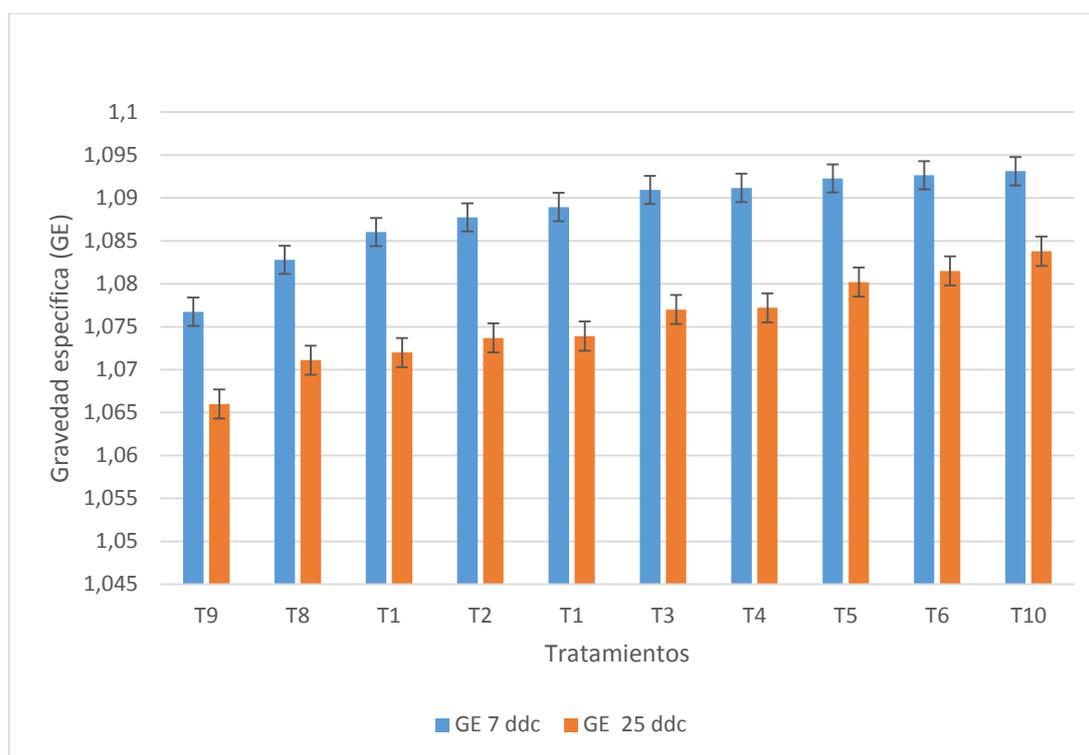


Fig. 2-6 Gravedad específica en tubérculos de papa criolla variedad Colombia

Sin embargo, durante las evaluaciones y al realizar el análisis de varianza ($p < 0.05$) no se presentaron diferencias significativas para ninguno de los tratamientos aplicados (Fig. 2.7), con el valor más alto de 1.093 y el más bajo con 1.082, que se encuentran dentro de los rangos que proponen Rivera et al., (2011) con valores de GE requeridos para la obtención de papas criollas con aptitud industrial y dependiendo del uso, para el caso de papas deshidratadas (hojuelas o harinas) varían entre 1,800 – 1,100; para enlatadas y/o envasadas entre 1,055 – 1,070; para precocidas y congeladas entre 1,068 – 1,070; para hojuelas o bastones de fritura de 1,089 y para empacadas al vacío y refrigeradas valores mayores a 1,100 (Rivera et al., 2011). Los tubérculos destinados para procesamiento en hojuelas deben tener forma circular-ovalada, ojos superficiales (Bonierbale et al., 2001; Estrada, 2000), aunque la diferencia entre valores es casi imperceptible, Andrade (1997) reporta en su estudio que por cada incremento de 0,005 en el valor de gravedad específica se produce un aumento del 1% en el rendimiento de papa para hojuelas.

▪ Pérdida de peso

La pérdida de peso de los tubérculos fue lineal durante el almacenamiento y no se presentaron diferencias estadísticas ($p \leq 0,05$) durante el periodo de observación, a los 23 ddc mostraron una pérdida de peso del 24,24 y 24,08% en los tratamientos con trinexapac-etil y testigo respectivamente, mientras que con una pérdida de 22,2% del peso en el tratamiento T1. Al realizar el análisis de varianza ($p < 0.05$) no se encontraron diferencias significativas (Tabla 2.3).

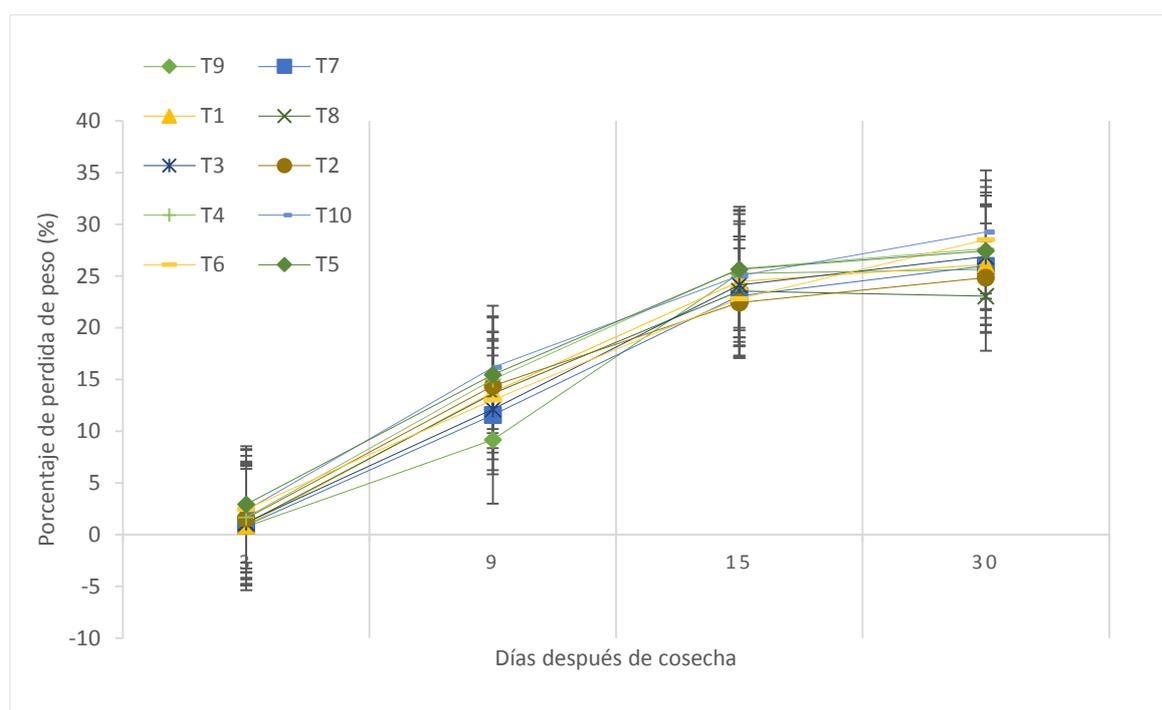


Fig. 2-7 Pérdida de peso en tubérculos de papa *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum variedad Colombia

De acuerdo con Muy-Rangel et al., (2003), el estado hídrico presente en las células vegetales es uno de los factores principales que determinan la calidad y la vida de anaquel de los productos perecederos. Del mismo modo, Kader (2002), comenta que la pérdida de agua es la causa principal del deterioro de los productos, porque resulta en pérdida directa del peso fresco, de la apariencia y frescura (arrugamiento), calidad de textura (ablandamiento, flacidez) y calidad nutritiva, además, se aceleran los procesos de senescencia debido a una producción de etileno y ácido abscísico (Burk, 2004). Por otra parte Osterloh et al. (1996), afirma

que la disminución del peso es la suma de las pérdidas por transpiración y respiración, es probable que la pérdida de peso en los tubérculos de papa criolla durante la poscosecha, se deba a la pérdida de sustratos, ocasionada por la respiración y a la pérdida de agua por transpiración (Kader, 2002). La pérdida de agua ocasiona daños de tipo oxidativo por causa de la desecación y por otra parte, se pierden constituyentes antioxidantes (Rodríguez et al., 2006b).

La mayor pérdida de peso en los tubérculos de papa *Solanum phureja* variedad Colombia fue hasta los 15 ddc, se debe probablemente a que presentan una mayor desintegración celular, con paredes y membranas celulares débiles que permiten la salida de agua por transpiración a mayor velocidad, a esto se le suma, que ya han alcanzado el climaterio, y por ende, las tasas respiratorias presentadas se han encargado de utilizar en mayor grado las reservas presentes en el tubérculo, como ácidos y azúcares principalmente (Kays, 2004).

Sin embargo, visualmente los tubérculos tratados con los inhibidores de brotación tenían un apariencia más fresca que los tubérculos no tratados a los (Fig. 2-3) a los 15ddc. esto probablemente a que PAC y CIPC proporcionan una película de protección, en concordancia con Rodríguez, et al., (2000), quien realizó estudios en las plantas de ñame afirma las que plantas tratadas con PAC mostraron, en general, mayor resistencia a la desecación que las no tratadas, de la misma manera, en vitroplantas de crisantemo cultivadas en un medio de cultivo con 1.0 mg.l⁻¹ de PAC, Smith et al. (1990) encontraron que el retardante mejoró la resistencia a la desecación, lo que estuvo asociado a un incremento en la deposición de la cera epicuticular y mejoramiento de la fisiología de los estomas como respuesta al estrés hídrico. En estas mismas plantas también se encontró una mejor diferenciación del parénquima en empalizada y un incremento de la clorofila por unidad de área foliar.

Tabla 2-3 Pérdida de peso en tubérculos de papa *Solanum phureja* variedad Colombia, tratados con inhibidores de brotación.

Tratamiento	Porcentaje de pérdida de peso (%)					% de pérdida Total
	3	8	12	17	23*	
T1 35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	126,51	116,74	109,05	102,61	98,45	22,18 a
T2 15 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	125,90	115,20	107,78	101,52	98,04	22,13 a
T3 8 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	112,74	103,05	95,16	88,47	85,41	24,24 a
T4 10 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	117,31	108,55	101,61	95,42	89,42	23,77 a
T5 20 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	120,15	109,36	103,29	97,69	91,37	23,95 a
T6 30 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	130,08	117,47	109,64	102,57	97,03	25,41 a
T7 8 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	104,82	97,09	90,04	84,45	78,96	24,67 a
T8 12 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	111,17	104,14	97,39	91,97	83,35	25,02 a
T9 20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	107,32	98,57	90,69	84,22	80,44	25,04 a
T0 Sin la aplicación de inhibidores	123,30	112,77	104,98	98,17	93,61	24,08 a

*días después de cosecha (ddc); medias con diferente letra son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$)

Los tubérculos de papa criolla variedad Colombia que no son tratados en poscosecha para la inhibición de la brotación se deberían comercializar a más tardar a los 4ddc ya que hay una pérdida de peso de más de 16% a los 10 ddc, o someterlo a tratamientos poscosecha que mantenga por más tiempo la calidad del tubérculo (Álvarez et al., 2009b), esto ocurre con la aplicación de los inhibidores de giberelinas, que a los 10 ddc solo un 9,1% de pérdida de agua se reportó en el tratamiento con la dosis más alta de CIPC.

- **Materia seca (MS)**

Aunque la materia seca depende de la madurez y de factores edafoclimáticos y manejos agronómicos, está controlada por su genética y en consecuencia puede mantenerse mediante el desarrollo de cultivares que contengan altos valores en este parámetro (Guerrero, 1998; Tai y Coleman, 1999). El contenido de materia

seca influye en la consistencia, textura y harinosidad y determina el valor de la gravedad específica (Rivera et al, 2011).

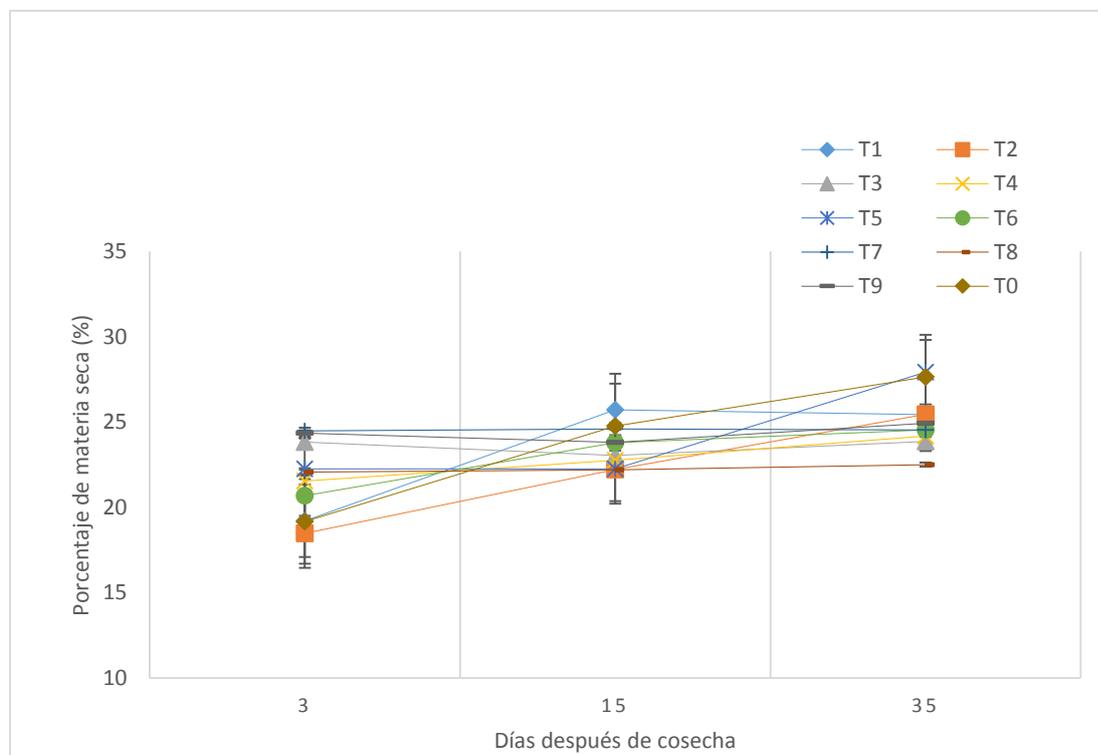


Fig. 2-8 Porcentaje de acumulación de materia seca en tubérculos de papa criolla variedad Colombia.

La materia seca es un parámetro que permite inferir los rendimientos en tratamientos donde se efectúe deshidratación (fritura, extracción de almidón y obtención de puré), y está linealmente relacionada con la gravedad específica. Al realizar el análisis de varianza ($p < 0.05$) no se encontraron diferencias significativas (Fig. 2.8) para los tratamientos, en concordancia con los resultados obtenidos por Blenkinsop et al., (2002) quienes afirman que aplicaciones con clorprofam (CIPC) a tubérculos de papa no muestran ningún efecto del CIPC sobre la materia seca.

Los inhibidores de brotación evaluados no alteran el contenido de materia seca en los tubérculos teniendo en cuenta que es un parámetro importantes para la industria, ya que la calidad final de los productos y la eficiencia del procesamiento están directamente relacionada con ella (Haase, 2004).

- **Color del parénquima vascular de reserva:**

Al realizar el análisis de varianza ($p < 0.05$) para el parámetro de luminosidad (L), en el parénquima vascular de reserva (pulpa), no se encontraron diferencias significativas entre los tratamientos a los 5 ddc, ni existe correlación entre la época de cosecha. Los datos se muestran en la Fig. 2.9, sin embargo se observa una variación hacia una baja luminosidad a través del tiempo a los 30 ddc.

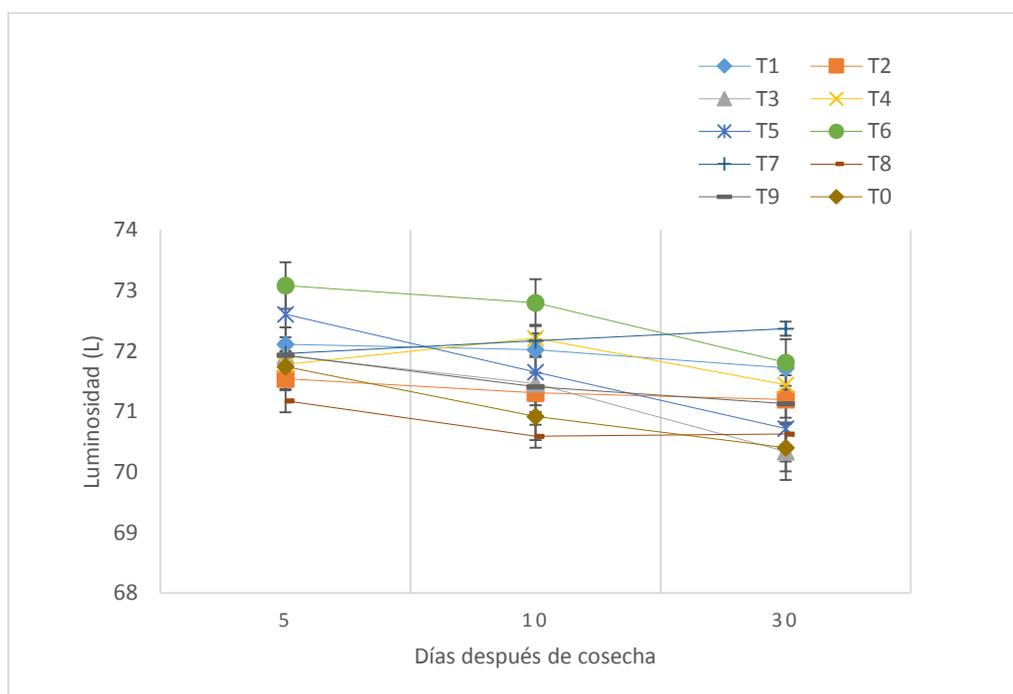


Fig. 2-9 Variación del parámetro colorimétrico L (luminosidad) en parénquima vascular de reserva (pulpa) de tubérculos de papa criolla variedad Colombia.

A temperatura ambiente, la luminosidad disminuyó en los primeros 10 días después de cosecha en todos los tratamientos, sin embargo la aplicación de chlorpropham y paclobutrazol retardaron la pérdida de luminosidad de forma significativa, siendo la mejor dosis 8 mg/Kg de tubérculo de chlorpropham, con la cual a partir de los 11 días se tuvo la mayor luminosidad. Chlorpropham y paclobutrazol conservaron mejor su luminosidad que el testigo, en sus tres diferentes dosis a temperatura ambiente.

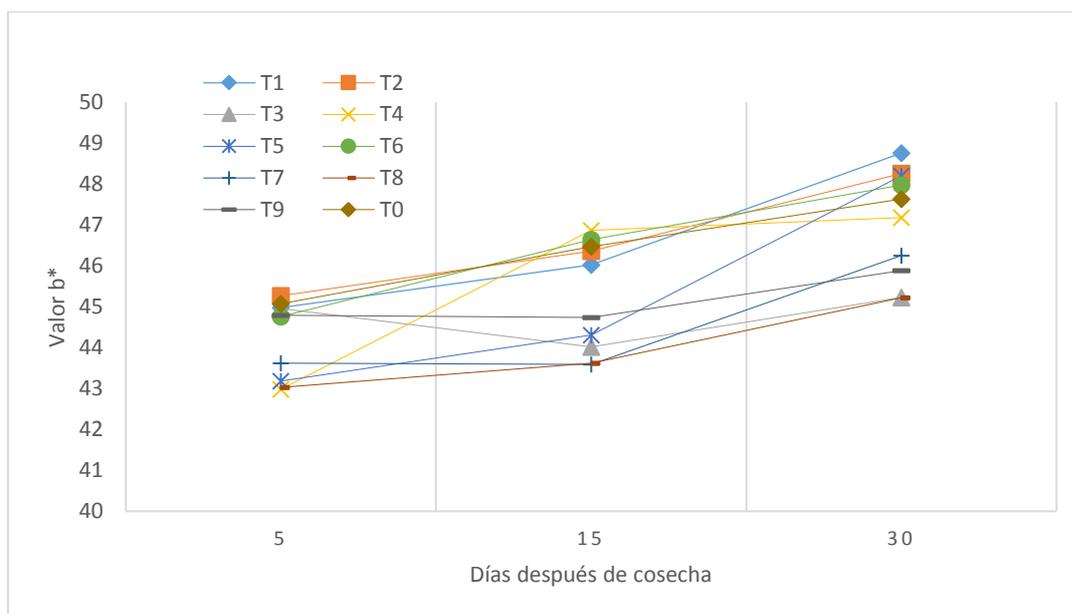
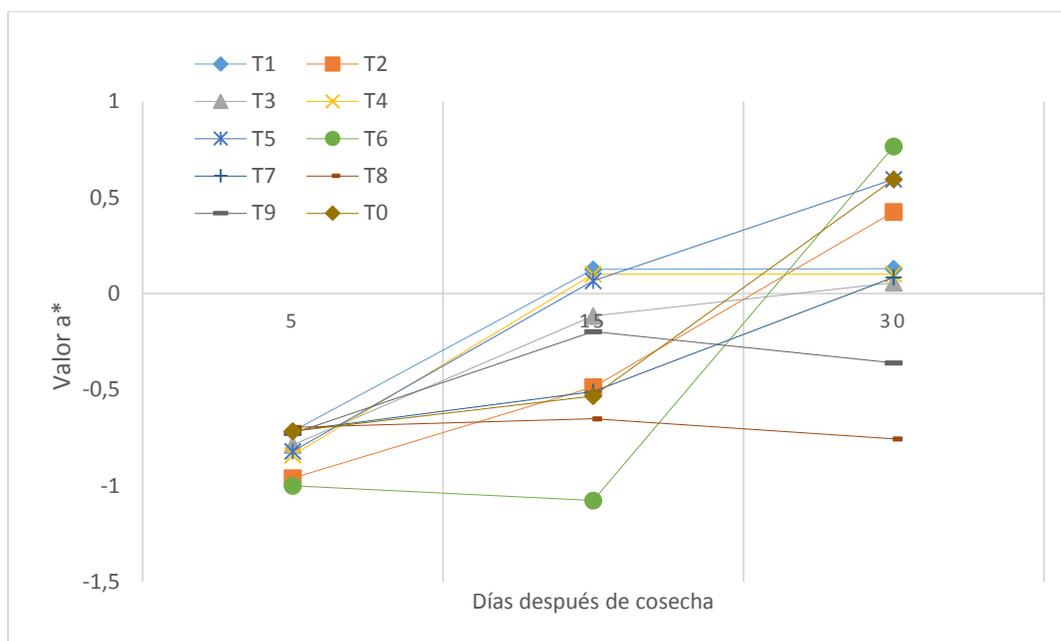


Fig. 2-10 Variación del parámetro colorimétrico a^* y b^* en el parénquima vascular de reserva (pulpa) de tubérculos de papa criolla variedad Colombia.

Las diferencias de color en el parénquima vascular de reserva que presenta la papa criolla variedad Colombia, tiende más al verde, en los 5 ddc lo que la hace visualmente más pálida. Por su parte, en el valor a* a los 5 ddc en comparación a los 15 y 30 ddc sí se encontraron diferencias significativas, ya que se inicia un proceso de envejecimiento de los tubérculos conduciendo a un edulcorante senescente (Burton, 1989).

Tabla 2-4 Variación en el ángulo de tono (hue)¹ y Croma (Cr)² en tuberculoso de papa criolla variedad Colombia bajo la incidencia de inhibidores de brotación.

	Tratamientos	HUE ¹			CR ²		
		5*	15*	30*	5*	15*	30*
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	89,89 a	89,89 d	44,98 e	46,02 e	48,75 h
T2	15 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,44 b	89,54 c	45,27 g	46,36 f	48,26 g
T3	8 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,43 b	89,97 c	44,96 e	44,01 b	45,23 a
T4	10 mg Trinexapac- etil*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	89,92 a	89,9 d	42,99 a	46,86 i	47,17 d
T5	20 mg Trinexapac- etil*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	89,96 a	89,34 ab	43,19 b	44,31c	48,20 g
T6	30 mg Trinexapac- etil*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,45 b	89,13 a	44,77 d	46,65 h	47,97 f
T7	8 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,44 b	89,94 d	43,62 c	43,59 a	46,25 c
T8	12 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,45 b	178,45 e	43,03 a	43,62 a	45,23 a
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	178,45 a	178,43 b	178,44 e	44,80 d	44,73d	45,88 b
T0	Sin la aplicación de inhibidores	178,45 a	178,44 b	89,33 bc	45,07 f	46,47 g	47,63 e
	cv	0,6	0,10	0,06	0,08	0,09	0,07
	R ²	0,33	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00
	dms	0,32	0,43	0,20	0,11	0,12	0,99

(*) días después de cosecha (ddc); medias con diferente letra son estadísticamente diferentes (p≤0.05)

El ángulo de tono (hue) se mantuvo alrededor de 178°, no presentó diferencias estadísticas (p<0.05) en todos los tratamientos a los 5 días después de cosecha, con este valor la escala CIELAB indica la zona de colores verdes (Tabla 2-3); sin embargo, el Angulo hue se mantuvo a 178° solo en los tratamientos con dosis de 12 y 20 mg/kg de tubérculo de chlorpropham hasta los 30 días después de la

cosecha, lo que hace que la pulpa del tubérculo sea visualmente más pálida frente a los demás tratamientos.

Mientras que en los demás tratamientos el ángulo de tono se mantuvo alrededor de 89 °, a los 30 días después de cosecha, con este valor la escala CIELAB indica que la zona de color verde paso a la zona de colores amarillos (Tabla 2-4), En tanto que la pureza de color (Cr) presentó alteraciones a través del tiempo, pero se mantuvo por encima de 40 unidades, lo que nos indica que se mantuvo un color de alta pureza en todos los tratamientos. Sin cambios importantes en la pureza de color; el ángulo de tono y la luminosidad (brillantez) se convirtieron en el parámetros más importante para explicar el cambio total de color de la pulpa en tubérculos de papa criolla en poscosecha.

2.7 Conclusiones

La aplicación de CIPC en dosis iguales o mayores de 20 mg*Kg de tubérculo⁻¹, son efectivas para inhibir la brotación en tubérculos de papa *solanum phureja* variedad Colombia, para mantener un periodo de dormancia de hasta 14 ddc. Por el contrario dosis menores no son recomendables ya que a los 13 días la dosis de 12 mg/Kg tuvieron en promedio 70% de brotación.

La aplicación del PAC en dosis de 30 ml*Kg de tubérculo igualmente inhiben la brotación de papa *Solanum phureja* variedad Colombia, en condiciones de almacenamiento no especializado hasta los 9 días con 98% de los tubérculos sin presencia de brotes.

La aplicación de inhibidores de brotación que retrasen el crecimiento de los brotes en papa criolla es una alternativa para mejorar los procesos poscosecha, evitando pérdidas de tuberculos brotados, que son rechazos en los canales de comercialización.

El CIPC es uno de los tratamientos que mejor se comportó en relación al porcentaje de brotación hasta los 25 ddc. Mientras que paclobutrazol causó el efecto de restricción a la brotación vegetativa de los tubérculos de papa criolla hasta en 12 ddc sin presencia de brotes > a 2mm

Los parámetros de calidad como la masa seca, y gravedad específica son indiferentes a la aplicación de reguladores de crecimiento evaluados en este trabajo hasta en 3 semanas de almacenamiento.

El parámetro de color en la pulpa bajo las aplicaciones de CIPC se mantuvo conservando su color inicial, con tendencia del amarillo hacia al verde pálido.

Los tratamientos con retardantes de crecimiento pueden llegar a ser una alternativa como método para la prevención del crecimiento temprano de brotes en tubérculos de papa *Solanum phureja* variedad Colombia, en poscosecha, evitando grandes pérdidas por la presencia de brotes no deseados en la comercialización.

3 Evaluación de la pérdida de dominancia apical en tubérculos de papa criolla (*Solanum phureja*) bajo la influencia de inhibidores de brotación en poscosecha

3.1 Resumen

La papa criolla (*Solanum phureja*) es un producto que se destaca por su gran valor nutricional, sus cualidades culinarias y altos contenidos de proteína, no presenta periodo de reposo, el control de la brotación durante el almacenamiento es uno de los mayores retos para el mercado en fresco y el procesamiento industrial. Con el objetivo de determinar la influencia de reguladores de crecimiento sobre la pérdida de la dominancia apical (DA) y sobre el índice de edad fisiológica (IEF) en tubérculos de papa criolla en poscosecha, se evaluaron tubérculos de papa criolla variedad Colombia, tratados con diferentes dosis de paclobutrazol (PAC) y chlorpropham (CIPC), utilizando adicionalmente un testigo sin aplicación. Después de la aplicación de los reguladores de crecimiento, los tubérculos fueron almacenados a temperatura ambiente (18°C y 70%HR). Las mediciones se realizaron cada 48 horas para determinar la dinámica de brotación y el rompimiento del periodo de reposo que se inicia por la brotación de la yema apical del meristemo del tubérculo, que se caracteriza por la presencia de una (DA). El periodo de reposo se extendió a 9 y 14 días después de cosecha (ddc) con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ respectivamente, frente al testigo que mostró carencia del periodo de reposo. Bajo microscopia óptica se observó que la yema apical del meristemo de los tubérculos no se desarrolló completamente bajo la influencia de reguladores de crecimiento. Los tubérculos de papa criolla tratados reflejaron una

DA de tipo II con yemas axilares no superiores a 2mm en el caso de 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹, siendo este regulador el de mejor comportamiento.

Adicionalmente, se analizó el índice de edad fisiológica (IEF) con base en la fecha de la senescencia del cultivo (T0) y el periodo final de incubación de tubérculos. El IEF expresa envejecimiento fisiológico en los tubérculos de papa dentro de un rango de 0 a 1 (0 para tubérculos fisiológicamente jóvenes y 1 para tubérculos envejecidos). La variedad criolla Colombia, a los 2 días después de la senescencia del cultivo presentó un IEF de 0,09; después de la aplicación de los inhibidores de brotación el IEF a los 14 ddc fue de 0,3 con 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ y el IEF a los 9 ddc fue de 0,58 con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹, mientras que el testigo presentó un IEF de 0,8 a los 6 ddc; los tubérculos tratados con inhibidores de brotación 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ son fisiológicamente más jóvenes que el testigo. La utilización de inhibidores de brotación son una alternativa para mejorar las condiciones de calidad de papa criolla en almacenamiento.

3.2 Introducción

La edad de un tubérculo desde el inicio de cosecha se denomina edad cronológica, mientras que la edad fisiológica se refiere principalmente al proceso de desarrollo de los brotes, y está influenciada tanto por la edad cronológica como por las condiciones ambientales (Martínez, 1987, citado por Aliaga et al, 2011). Existe un lento crecimiento de los brotes a temperaturas inferiores a 5 °C. Por arriba de 5 °C aumenta el crecimiento de los brotes hasta una temperatura óptima para el crecimiento de alrededor de 20 °C, por encima de la cual la tasa de crecimiento disminuye.

Los inhibidores de brotación son muy utilizados en el hemisferio norte durante el almacenamiento de papas especialmente cuando no se utiliza temperaturas bajas (4 °C) sino temperaturas sobre los 9 °C (Plissey, 1996; Prange et al., 1997; Lewis et al., 2001).

La longitud del período de reposo depende del genotipo y las condiciones ambientales durante el crecimiento y almacenamiento (Destefano-Beltran, et al., 2006b, Burton, 1989; Struik y Wiersema, 2007; Vreugdenhil, 2007), La papa criolla por su alto valor comercial e importancia como cultivo de seguridad alimentaria (Gould, 1999; Moreno, 2000) es una importante fuente de ingresos para los agricultores (Bonilla et al., 2009). Uno de los mayores retos para el mercado de consumo en fresco del tubérculo de papa, para su procesamiento industrial, y el de almacenamiento de los tubérculos de semillas es lograr un control en la germinación de brotes durante el almacenamiento (Coleman, 2000). Los brotes de tubérculos son generalmente inactivo después de la cosecha, y no crecerán incluso bajo condiciones óptimas para su germinación (temperatura óptima, oscuridad, humedad alta). Después de un período de transición de entre 1 y 15 semanas, dependiendo de las condiciones de almacenamiento y el genotipo del cultivar, la dormancia se rompe y las yemas apicales comienzan a crecer (Wiltshire y Cobb, 1996). De acuerdo a Huamán y Spooner, 2002, el Grupo Phureja, se clasifica como un conjunto independiente dentro de las papas diploides por presentar brotación en el momento de la cosecha, siendo el único grupo dentro de las especies cultivadas de papa con un periodo de reposo ausente (Ghislain et al., 2006), lo cual no permite un adecuado almacenamiento por lo que es de vital importancia optimizar los procesos poscosecha bajo tecnologías de aplicación de reguladores de crecimiento.

Durante la poscosecha, la edad de los tubérculos se someten a un cambio en su estado fisiológico que influye en su brotación potencial. El estado de dormancia se rompe durante el proceso de poscosecha, pero el crecimiento de brotes pueden inhibirse bajo la aplicación de reguladores de crecimiento, el número de tallos producidos por el tubérculo y su comportamiento fisiológico y agronómico están influenciados por la edad fisiológica del tubérculo, es decir, que tubérculos jóvenes no dormantes producen solo un brote, mientras que tubérculos maduros producen múltiples brotes debido a la pérdida de Dominancia Apical (DA).

3.3 Periodo de Reposo o Dormancia

En las plantas, el periodo de reposo o dormancia se ha definido como "la suspensión temporal del crecimiento visible de cualquier estructura de la planta que contiene un meristemo" (Lang et al., 1987 citado por Jeffrey C. Suttle, 2007) que se desarrolla bajo condiciones normalmente favorables para el crecimiento (Juntilla, 1988 citado por Jeffrey C. Suttle, 2007). La dormancia en planta se ha subdividida en tres tipos distintos: endodormancia, paradormancia y ecodormancia (Lang et al., 1987). En endodormancia, un meristemo es detenido por factores fisiológicos que surgen desde dentro de la estructura afectada; en paradormancia, un meristemo es detenido por factores fisiológicos externos; y en ecodormancia, un meristemo es detenido por factores ambientales externos. Durante su ciclo de vida, los tubérculos de papa pueden exhibir los tres tipos de dormancia. Inmediatamente después de la formación y por un período indeterminado después de la cosecha, los meristemos del tubérculo son endodormantes y no brotarán.

El periodo de reposo en tubérculos de la papa ha sido definido como el intervalo de tiempo entre la cosecha y la aparición visible de brotes, se observa incluso en condiciones que son favorables para la brotación (Reust, 1986, Juntilla, 1988, R. Panneerselvam, 1998). En la cosecha y por un período indeterminado después de esta, los tubérculos de la papa no brotan y son fisiológicamente latentes (Destefano-Beltran, et al., 2006a), consiste en un período de inactividad del tubérculo (Casseres, 1980), durante el cual las yemas permanecen inactivas (Dutta y Kaley, 1968), y no hay división celular aun cuando las condiciones de humedad, temperatura, fotoperiodo (Hemberg, 1985), y oxígeno en el medio sean óptimas para su desarrollo (Burton, 1968).

3.4 Factores que afectan la duración del periodo de dormancia

Se llevaron a cabo numerosos estudios para caracterizar los cambios fisiológicos que tienen lugar durante el período de dormancia, tales como la tasa de respiración, la regulación del crecimiento (Powell, 1987), el metabolismo de carbohidratos (Marquat et al., 1999; Young et al., 1987; Maurel et al., 2004; Bonhomme et al.,

2005; González et al., 2008), el contenido de agua (Cottignies, 1990; Trejo-Martínez et al., 2009) y la dinámica de otros compuestos que se cree que participan en la iniciación del periodo de reposo. Sin embargo, Halaly et al., (2008), afirman que los acontecimientos que conducen a la liberación de la dormancia y el orden en el que se produce sigue siendo de aspecto limitado, en parte porque la mayoría de estos estudios trataron con sólo uno o dos de estos numerosos eventos.

La longitud del período de reposo depende del genotipo y las condiciones ambientales durante el crecimiento y almacenamiento (Destefano-Beltran, et al., 2006b, Burton, 1989; Struik y Wiersema, 2007; Vreugdenhil, 2007), por ejemplo, temperatura durante el ciclo de cultivo (Burton, 1989), la edad de la planta, daños mecánicos y lesiones, el aumento de la concentración de CO₂ en la atmósfera de almacenamiento aumenta la tasa de rotura de latencia y se relaciona con cambios en las concentraciones de carbohidratos (Coleman, 1998).

En condiciones apropiadas el tubérculo de papa rompe su estadio de reposo con la formación de brotes y posteriormente de estolones. Una vez que estos alcanzan la fase de madurez fisiológica cesa su crecimiento para iniciar el proceso de tuberización (Fernie y Willmitzer, 2001). Este proceso es favorecido por los días cortos (DC), concentraciones bajas de nitrógeno, temperaturas bajas y altos contenidos de sacarosa (Jackson, 1999).

Los mecanismos fundamentales que controlan el periodo de reposo en el tubérculo de la papa siguen siendo enigmáticos, actualmente se acepta que se inicia simultáneamente con la formación del tubérculo (Vreugdenhil 2004). Después de dos o tres meses de almacenamiento en papas andígenas comienza el crecimiento del brote. Los cultivares difieren mucho en su período de reposo. Las especies cultivadas diploides (*S. phureja*, *S. stenotomum* y *S. goniocalyx*) tienen un período más corto (0-1 mes). Las especies *S. tuberosum* tienen el periodo de reposo un poco más largo (2-3 meses) y las subespecies andígenas lo tienen de 3-5 meses (Booth y Shaw, 1981, citados por Estrada, 2000). De acuerdo a Huamán y Spooner, 2002, el Grupo Phureja, se clasifica como un conjunto independiente dentro de las papas diploides por presentar brotación en el momento de la cosecha, siendo el

único grupo dentro de las especies cultivadas de papa con un periodo de reposo ausente (Ghislain et al., 2006). La supresión del reposo del tubérculo y el inicio del crecimiento del brote están acompañados por numerosos cambios bioquímicos, muchos de los cuales son perjudiciales para la calidad nutricional y el procesamiento de la papa (Suttle, 2004).

3.5 Control hormonal

La duración del período de reposo y su terminación está regulada principalmente por las hormonas de la planta (Wiltshire y Cobb, 1996; Hemberg, 1985) Durante este período el metabolismo general es bajo, hay un equilibrio antagónico entre el ácido abscísico y bajos niveles de giberelinas (Blumenthal-Goldschmidt y Rappaport, 1965). Bool, 1961 afirma que durante el periodo de reposo se observan una serie de cambios bioquímicos, tales como, aumento de giberelinas y disminución de los niveles de ácido abscísico, división y expansión celular y un aumento en la tasa de respiración.

Muchos factores ambientales ejercen sus efectos sobre el periodo de reposo a través de cambios en los niveles de hormonas de producción endógena. A pesar de que las hormonas vegetales están íntimamente relacionadas con el control del reposo de los tubérculos de papa (Suttle, 2004), sus funciones concretas están aún inciertas. Por ejemplo, el ácido abscísico (ABA) se considera que amplía el periodo de reposo del tubérculo (Suttle, 1995, Milborrow 1967), Aunque el contenido de ácido abscísico del tubérculo disminuye continuamente durante el almacenamiento, no existe una concentración particular en el cual se rompe la latencia, lo que indica que otros reguladores de crecimiento también pueden intervenir en el control de reposo (Sonnewald, 2001), mientras que las citocininas (van Staden y Dimalla, 1978; Suttle, 1998b; Suttle, 2004) y el ácido giberélico (GA) (Claassens y Vreugdenhil, 2000; Alexopoulos et al., 2007) se consideran que conducen a la rotura de la latencia del tubérculo, pero este efecto depende de la etapa de desarrollo del tubérculo (Turnbull y Hanke, 1985), pero poco se sabe acerca de las vías fisiológicas o factores metabólicos que intervienen en esta transición.

Por otra parte, las alteraciones metabólicas relacionadas con la inhibición de los brotes son poco comprendidos. El conocimiento de los procesos que ocurren en los tubérculos de papa durante el periodo de reposo podría ser útil para revelar las etapas críticas relacionadas con la brotación.

3.6 Dominancia apical en tubérculos de papa

El estado fisiológico de los tubérculos de papa se sabe que afecta la germinación y la capacidad de rendimiento (Knowles y Knowles 2006, Delaplace et al. 2009), pero no existe método definitivo para su determinación. El estado fisiológico ha sido evaluado, por ejemplo, por medio de la suma de la temperatura acumulada (Shahba et al., 2007), el período de incubación, o mediante la combinación de la edad cronológica y el período de incubación (Caldiz et al., 2001). Sin embargo, estos métodos tienen insuficiencias y no pueden ser utilizados para evaluar el estado fisiológico en todas las circunstancias (Johansen et al., 2008). Delaplace et al., (2008a) consideran que el índice de edad fisiológica (IEF) es adecuado para la papa, aunque sólo en parte determina el envejecimiento del tubérculo.

Las diferencias entre tubérculos fisiológicamente jóvenes y viejos han sido ampliamente estudiados. Según Delaplace et al. (2008b), consideran que sólo un brote se desarrolla en tubérculos de siembra fisiológicamente jóvenes, mientras que varios brotes se desarrollan en los más viejos, pero carecen de la dominancia apical. Tubérculos de papa fisiológicamente más viejos también emergen más rápido que los más tubérculos jóvenes fisiológicamente (O'Brien et al. 1986, Bodlaender y Marinus 1987, Knowles y Botar 1991, Jenkins et al. 1993, Essah y Honeycutt 2004, Eremeev et al., 2007).

Aunque el tubérculo de la papa después de la cosecha se utiliza como un sistema modelo para el estudio de los procesos metabólicos asociados con la liberación del periodo de dormancia, la brotación, y el envejecimiento, muy pocos estudios se han realizado sobre la dominancia apical (AD) durante estos procesos. Krijthe (1962) describe cuatro etapas de desarrollo fisiológico en poscosecha tras la liberación de

la dormancia: (1) AD, donde sólo un brote se desarrolla; (2) múltiples brotes adicionales que brota como resultado de la reducción de AD; (3) la ramificación de la brotación de tallos; y (4) en los tubérculos de la planta madre, la sustitución de brotes por tubérculos de la planta hija. Fauconnier et al. (2002) encontraron que la DA puede durar hasta aproximadamente 60 días en almacenamiento en variedades Bintje y De'sire'e. Entre 60 y 240 días de almacenamiento, el número de brotes por tubérculo se incrementó regularmente debido a la pérdida de DA. Baja temperatura (4 ° C comparados con 12° C) reduce la capacidad de brotación y DA y aumenta el número de tallos cuando los tubérculos finalmente no brotan (Hartman y Van Loon, 1987). Estudios previos han demostrado que aplicaciones de inhibidores de brotación, provocan daños en la membrana del meristemo, lo que lleva a una necrosis local del meristemo apical del brote del tubérculo; y algunas semanas más tarde, observaron que el crecimiento de yemas axilares se indujeron en el mismo ojo de brotación (Teper-Bamnlker et al., 2010).

3.7 Materiales y métodos

Material vegetal.

Se adquirieron tubérculos *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum variedad Colombia por los canales tradicionales de comercialización. Se seleccionaron tubérculos de tamaño mediano (rango aprox. 35-45 mm de diámetro), (IICTA, 2009), se descartaron los tubérculos con daño físico, y/o crecimiento irregular, estos tubérculos se lavaron a mano y se almacenaron a temperatura ambiente (20°C). Las evaluaciones se llevaron a cabo en los laboratorios de Fisiología Vegetal y Poscosecha de la Facultad de Agronomía, de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá.

Teniendo en cuenta las evaluaciones realizadas con los inhibidores de brotación, se seleccionaron los dos mejores tratamientos (T1 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y T2 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹) y se realizaron observaciones cada 3 días, para medir la variable: índice de edad fisiológica, mientras que para estimar la pérdida de dominancia apical y periodo de dormancia se tuvieron en cuenta todos los

tratamientos (Tabla 2.1) para compararlas frente al testigo. Se realizó un diseño experimental de bloques al azar con prueba de comparación Tucker 5%.

3.7.1 Pérdida de la dominancia apical

Para determinar la pérdida de dominancia apical (DA) en los tubérculos de papa, se tomaron diez tubérculos al azar de cada tratamiento, se observaron los diferentes brotes y se clasificaron de acuerdo al modelo propuesto por Krijthe (1962) quien describe cuatro etapas de desarrollo fisiológico en almacenamiento, tras la liberación de la dormancia: (Tipo I) DA, donde sólo un brote se desarrolla; (Tipo II) múltiples brotes adicionales que brotan como resultado de la reducción de DA; (Tipo III) la ramificación de tallos. Se realizaron cortes histológicos (método de parafina) y bajo microscopía óptica para observar cambios estructurales en los brotes de los tubérculos que fueron sometidos a la aplicación de inhibidores de brotación.

3.7.2 Período de reposo o dormancia de tubérculos de papa criolla

Para determinar el periodo de reposo o dormancia se tomaron diez tubérculos papa de la variedad Colombia, una vez el tubérculo alcanzó su madurez fisiológica, que se midió como el tiempo en que el 80% de los tubérculos presentaban brotes, con 2 mm como mínimo, de longitud. Coleman, 1998; Viola et al., 2007 consideran que este es el factor para indicar la ruptura del reposo. Siendo este el punto de inflexión donde se manifiesta el fin del período de reposo y se acelera la brotación. Se realizó una prueba de diferencia de varianza (ANAVA) con prueba de Tukey al 5%.

3.7.3 Índice de la edad fisiológica

Algunos autores (Sánchez et al., 2005; Zapata et al., 2006) argumentan que los tubérculos de papa criolla variedad Colombia poseen una maduración temprana y a los 120 días después de siembra, inicia su proceso de senescencia. El Índice de la edad fisiológica (IEF) de los tubérculos de papa se calculó con base en el momento en el que el follaje senesció en forma natural y el final del periodo de

incubación de tubérculos en almacenamiento. La fórmula que se utilizó para determinar el IEF fue propuesta por Caldiz et al (2001):

$$IFE = \frac{T - T_0}{T_1 - T_0}$$

Dónde: T₀ es el momento en que el follaje ha senescido de forma natural, T₁ el tiempo en que el tubérculo ha roto la dormancia (un brote con una longitud de más de 2 mm) y T es el tiempo de muestreo o tiempo de medición de la edad fisiológica del tubérculo. El IEF expresa envejecimiento fisiológico de tubérculos de papa dentro de un rango de 0 (para tubérculos fisiológicamente jóvenes) a 1. Se realizó una prueba de diferencia de varianza (ANAVA) y se compararon las medias con prueba de Tukey al 5%.

3.8 Resultados y discusión

3.8.1 Pérdida de la dominancia apical del tubérculo (DA)

Se observaron dos tipos principales de pérdida de DA en tubérculos de papa después de la aplicación de los inhibidores de brotación (Fig. 3-1): pérdida de dominio apical de brotes situados basipetalmente en el tubérculo (tipo I); pérdida de la dominancia de la yema principal de cualquier ojo sobre las yemas axilares subyacentes en el mismo ojo (tipo II); también se reporta en la literatura la pérdida de dominancia del desarrollo de brotes sobre su propia ramificación, lo que significa que no emerge de la base del brote como en el tipo II (tipo III, Anexo 3) sin embargo, este tipo de brotación no se evidenció en este trabajo.



Fig. 3-1 Tipos de dominancia apical en tubérculos de papa criolla tratados con inhibidores de brotación.

Los tubérculos sometidos a inhibidores de crecimiento, en las dosis más altas dieron lugar a un crecimiento más lento de la yema apical, a partir de los 9 y 14 ddc, con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ respectivamente, presentando en ambos tratamientos, brotes morfológicamente más pequeños (Fig. 3-2), a diferencia del testigo y trinexapac- etil, que además evidenciaron la pérdida de DA tipo I a los 4 ddc y múltiples yemas brotaron en diferentes ojos de cada tubérculo, de ambos tratamientos a partir de los 4 ddc. En todos los tratamientos, la brotación resultó en la pérdida de la DA de todo tipo. Sin embargo los brotes que rodean las yemas apicales tienden a crecer más rápido en los tubérculos no tratados con los inhibidores de giberelinas PAC y CIPC (Fig. 3-2).

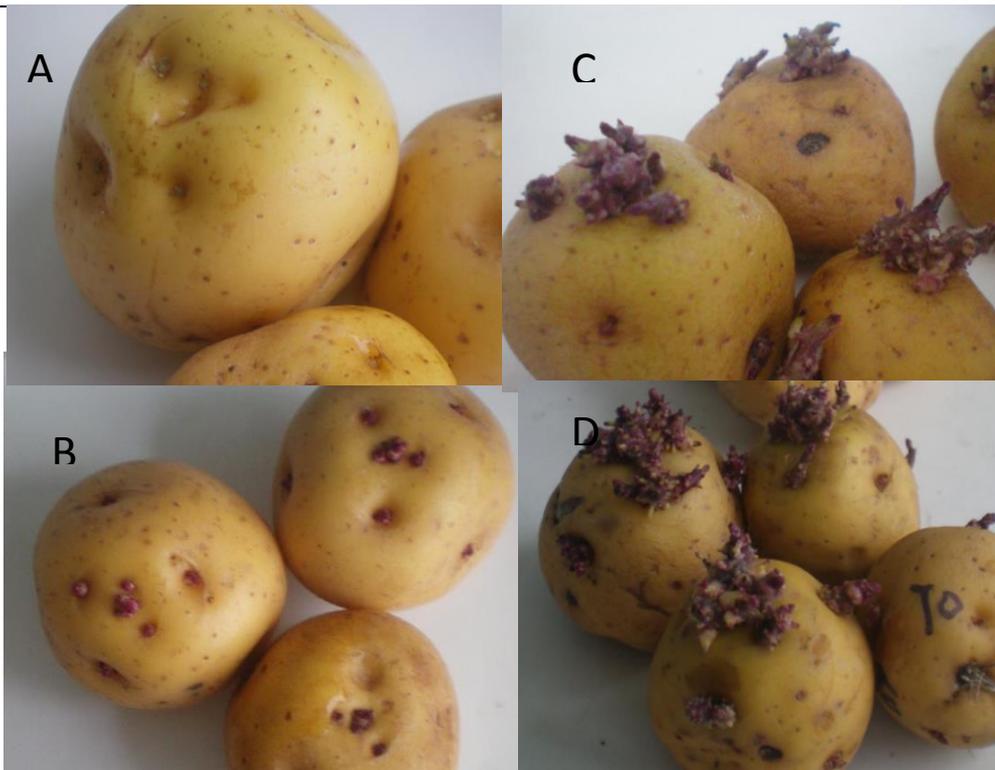


Fig. 3-2 Alteración de la dominancia apical en tubérculos de papa criolla tratados con inhibidores de brotación. (A) CIPC, (B) PAC, (C) Trimexapac etl, (T) testigo a los 9 ddc

Los brotes sometidos a CIPC y PAC (Fig. 3-3 y 3-4), difirieron morfológicamente de los tubérculos no tratados (Fig. 3-5), con inhibidores de brotación. Sin embargo, el modo de acción de los inhibidores de brotación alterando la dominancia apical de la yema, es poco conocida. Si bien, las GAs están implicada en el crecimiento de brotes después de la interrupción de la dormancia, pero no con su mantenimiento (Suttle, 2004a; Hartmann et al., 2011). Previos estudios han sugerido que la muerte celular programada en la yema apical del-meristema es uno de los mecanismos que regulan la DA. (Teper-Bamnlker et al., 2012),

Se encontró que la pérdida de dominancia apical de tipo II se diferenció notablemente en los tratamiento sometidos a los inhibidores de brotación con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ frente al testigo, ya que presentaban brotes < 6mm y < 4mm a los 9 y 14 ddc respectivamente (Fig. 3-4 y 3-5). Aplicaciones de PAC y CIPC causaron una lenta ruptura del letargo de las yemas y brotes en desarrollo y se diferenciaron morfológicamente del tratamiento control y trinexapac- etil, que se comportaron de igual manera presentando brotes > de 5mm (Fig. 3-6), a partir de los 4 ddc y logrando tener una longitud de hasta 2 cm de largo.

Los reguladores de crecimiento reducen la capacidad de brotación y DA alterando la morfología de los brotes (Fig. 3-3 y 3-4), esta misma condición se asemeja a los tubérculos sometidos a bajas temperaturas (4°C) en almacenamiento (Hartman y Van Loon, 1987). Igualmente estos resultados concuerdan con los estudios realizados por Teper-Bamnlker et al., (2010), encontraron que aplicaciones con inhibidores de brotación ((R) carvona), dañaron la membrana de los meristemas, lo que llevó a la necrosis local del meristemo de la yema apical del tubérculo y algunas semanas más tarde, el crecimiento de yemas axilares se indujeron en el mismo ojo de brotación.

Teper-Bamnlker y colaboradores (2012) afirman que tubérculos almacenados a bajas temperaturas, disminuyeron la DA, y que la viabilidad de algunas de las células meristemáticas se altera, sugiriendo que se desarrolla una fragmentación del ADN y este se propaga en la yema del meristemo durante el inicio de brotación del tubérculo en paralelo a la pérdida de DA.

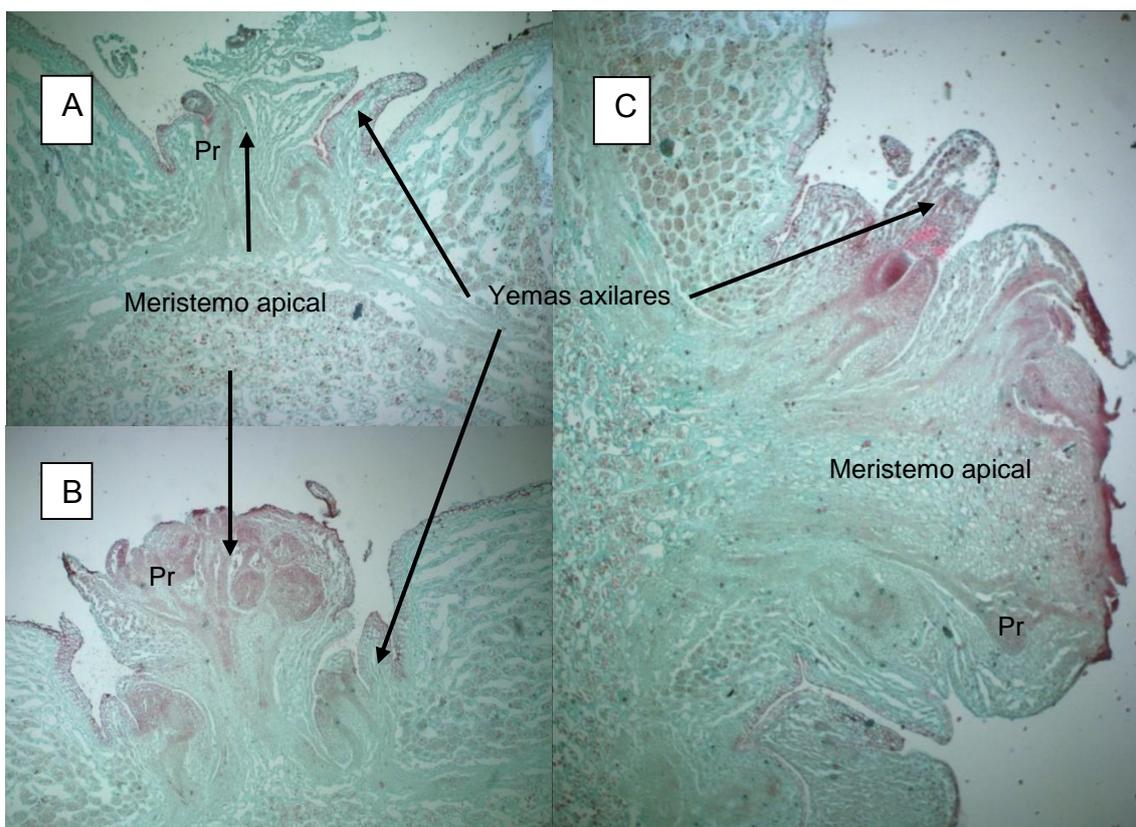


Fig. 3-3 Corte histológico visualización de brotes tratamiento CIPC 20 ml/Kg de tubérculo, A)15 ddc, B y C) a los 25 ddc, microscopio óptico 40x.

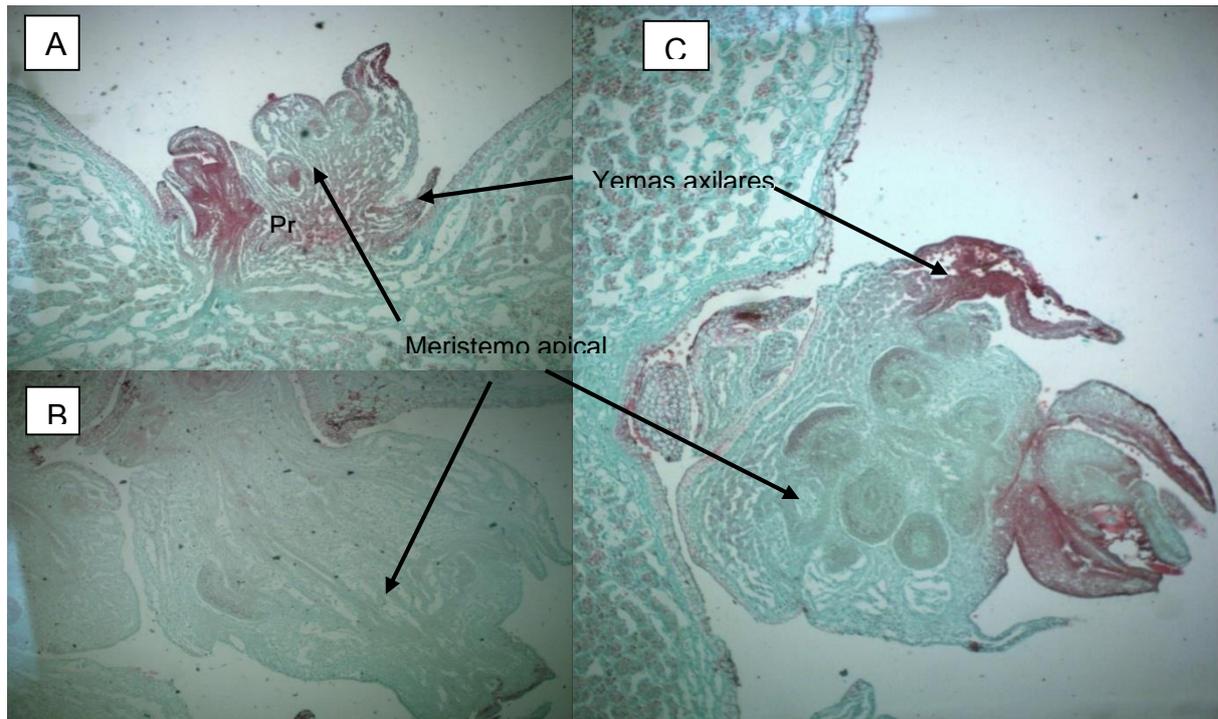


Fig. 3-4 Corte histológico visualización de brotes tratamiento Pacobutrazol 30mg/Kg de tubérculo, A) 10 ddc, B) 15 ddc y C) a los 25 ddc microscopio óptico 40x

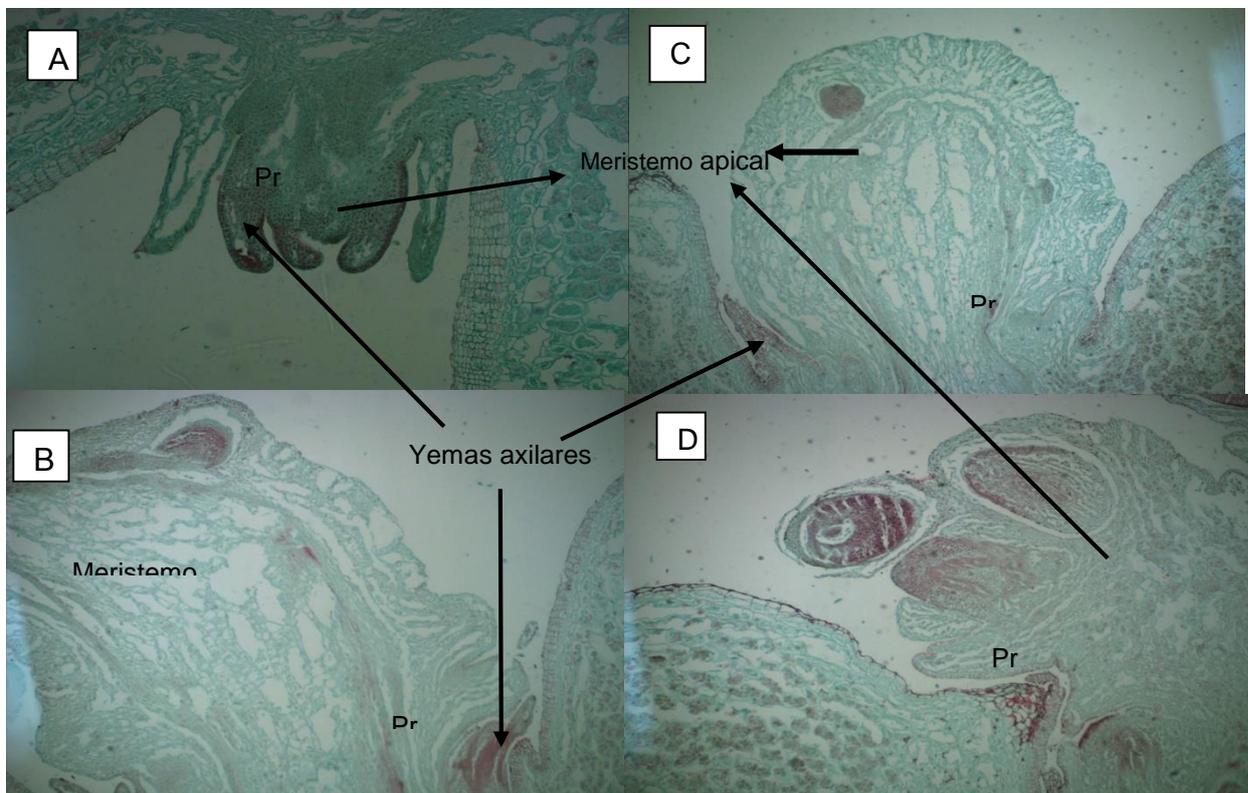


Fig. 3-5 Corte histológico visualización de brotes de tubérculo, Procambium(Pr). Testigo, A) 4 ddc, B) 10 ddc, C y D) 25 ddc, microscopio óptico 10x

3.8.2 Periodo de dormancia

Después de un período de transición entre 3,67 y 13,67 días después de cosecha, tubérculos tratados con inhibidores de la síntesis de giberelinas rompieron su aparente periodo de dormancia y los brotes apicales comenzaron a crecer (Wiltshire y Cobb, 1996). En la Tabla 3-1 se puede apreciar las diferencias estadísticas entre tratamientos, se encontró que aplicaciones con 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ extiende un periodo de reposo de hasta 13,67 días después de cosecha, siendo el tratamiento que mejor se comportó frente a los tratamientos con trinexapac-etil y testigo, que presentaron un mismo comportamiento, en los cuales se evidenció la presencia de brotes entre los 3,67 a 4 ddc.

Tabla 3-1 Periodo de dormancia en tubérculos de papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Colombia

Tratamientos		Periodo de dormancia (días)*	
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	9	d
T2	15 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	6,33	bc
T3	8 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	5,67	b
T4	10 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	4	a
T5	20 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	4	a
T6	30 mg Trinexapac-etil*Kg de tubérculo ⁻¹	3,67	a
T7	8 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	7,67	cd
T8	12 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	7,67	cd
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	13,67	e
T0	Sin la aplicación de inhibidores	3,67	a
	dms	1,39	
	cv	7,39	

(*)Medias con diferente letra son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

El periodo de reposo o dormancia observado en tubérculos de papa en postcosecha se define como endodormancia (Lang et al., 1987) y se debe a una señal endógena desconocida que media la supresión del crecimiento del meristemo (Suttle, 2004b). Sin embargo el mecanismo de acción de Chlorpropham (CIPC), inhibio el desarrollo de los brotes interfiriendo probablemente con la división celular, e interrumpiendo la formación del huso durante la mitosis". (Smith 1968; Gale, 1997 citado por Herrera 2004).

Por otra parte, las hormonas vegetales endógenas y su equilibrio relativo dentro del tubérculo interactúan para regular la endodormancia y brotación (Suttle, 2004a, 2009; Sorce et al., 2009; Hartmann et al., 2011). Es probable que aplicaciones de CIPC y PAC en altas dosis, mantengan los niveles bajos en giberelinas, implicadas en el crecimiento de brotes después del rompimiento del periodo de reposo, (Suttle, 2004a; Hartmann et al., 2011), ya que el modo de acción de los reguladores de crecimiento, afectan algún eslabón en la síntesis de giberelinas, lo que indica que la duración del período de reposo y su terminación está regulada principalmente por una relación de antagonica entre las giberelinas y ácido abscísico (Wiltshire y Cobb, 1996; Hemberg, 1985), posteriormente los niveles de ácido abscísico que ha sido asociado con el inicio y mantenimiento del periodo de dormancia del tubérculo (Suttle y Hultstrand, 1994), aumentan y se inicia el rompimiento de la dormancia que presentaron los tratamientos con CIPC y PAC a los 13,69 y 9 días después de cosecha respectivamente.

El tratamiento con 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ (T9), fue el tratamiento de mejor comportamiento frente al testigo, con un periodo de dormancia de 13,69 días y 9 días con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ (T1) (Fig. 3-1). Se ha encontrado que durante el período periodo de dormancia, el metabolismo general es bajo, y hay un equilibrio antagonico entre el ácido abscísico y bajos niveles de giberelinas (Blumenthal-Goldschmidt y Rappaport, 1965). Bool, 1961 afirma que durante el periodo de reposo se observan una serie de cambios bioquímicos, tales como, aumento de giberelinas y disminución de los niveles de ácido abscísico, división y expansión celular y un aumento en la tasa de respiración.

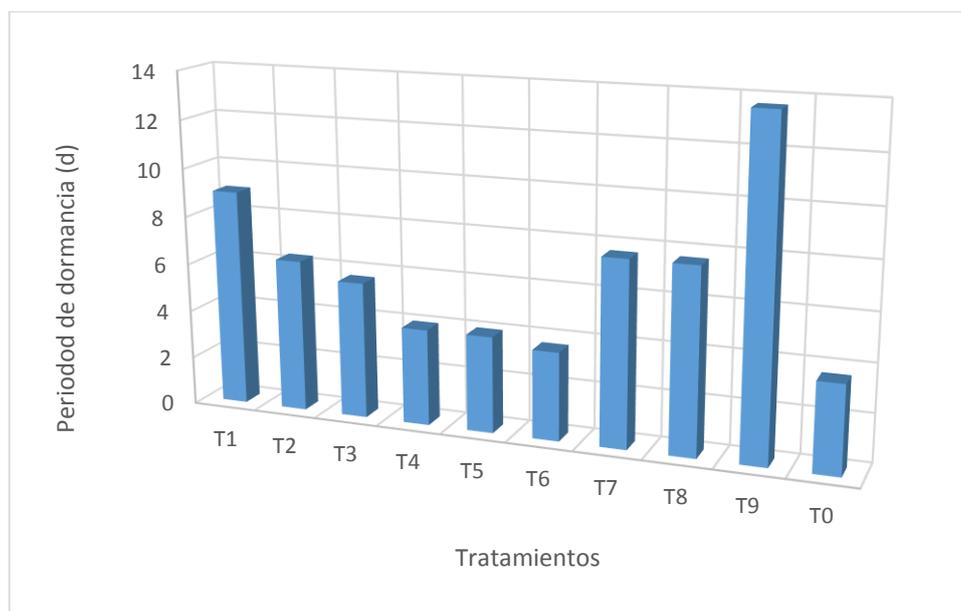


Fig. 3-6 Periodo de dominancia en tubérculos de papa *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum variedad Colombia bajo la incidencia de inhibidores de brotación.

Si PAC y CIPC mantienen ese equilibrio antagónico entre el ácido abscísico (ABA) y bajos niveles de giberelinas (Blumenthal-Goldschmidt y Rappaport, 1965), en los tubérculos tratados, se podría afirmar que el ABA es el principal regulador del inicio y mantenimiento de la dormancia en tubérculos de papa (Destefano-Beltrán et al., 2006; Suttle y Destefano-Beltrán, 2009). Sin embargo, los mecanismos que regulan el contenido de ABA durante la dormancia, así como los lugares de síntesis y catabolismo aún son desconocidos (Suttle et al., 2005; Destefano-Beltrán et al., 2005; Destefano-Beltrán et al., 2006a; Suttle y Destefano-Beltrán, 2009).

Estos resultados sugieren que el rompimiento de la dormancia en los tubérculos tratados con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ se presentó a los 9 y 13,68 ddc, respectivamente. Estudios realizados por Xu, Niimi y Han (2006) correlacionaron el rompimiento de la dormancia en bulbos de *Lilium rubellum* con la disminución de la concentración de ABA en las escalas del bulbo, en dicho trabajo afirman que existe un lapso de tiempo entre la disminución del ABA y de liberación de la dormancia completa. Esta relación entre la disminución de ABA y de liberación de la doramancia, también fue consistente con los resultados de estudios sobre *Polianthes tuberosa* (Nagar, 1995) y *Alliumwakegi* (Yamazaki et al., 1995,

1999a, b, 2002). Tubérculos sometidos a 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹ brotaron más lentamente que aquellos tubérculos no tratados (Fig.3-6). Este resultado sugiere, que la relación existente entre giberelinas y ABA es gradual en el tiempo y que existen otros factores que intervienen en el rompimiento de la dormancia. En gramíneas, ABA y cumarina son los inhibidores aislados con mayor frecuencia de la germinación, otros, tales como catequinas, taninos y fenoles también pueden estar presentes (Adkins y Bellairs, 1995 citado por Adkins et al., 2002). Khan (1975) citado por Xu, Niimi y Han (2006) sugieren que el nivel de ABA libre solo, no inhibe necesariamente el crecimiento de semillas latentes y bulbos. En bulbos de lirio, algunos factores desconocidos que no sean el de ABA también podrían estar involucrados en el rompimiento de la dormancia. El lapso de tiempo entre el aumento de los niveles de giberelinas y de liberación de la dormancia podría ser causada por factores desconocidos.

3.8.3 Índice de la edad fisiológica del tubérculo

Los datos obtenidos de IEF mostraron bajas desviaciones estándar, permitiendo que el índice pueda distinguir pequeñas variaciones de edad. Las mediciones progresivas bajo la influencia de los reguladores de crecimiento (Tabla. 3-1), y los valores iniciales de IEF dependieron principalmente del intervalo de tiempo entre la senescencia del cultivo y el periodo de incubación.

Tabla 3-2 Índice de la edad fisiológica IEF del tubérculo de papa bajo la influencia de inhibidores de brotación en tubérculos de papa criolla en proceso poscosecha

	Tratamientos	To Muestreo (T1) ^a	periodo incubación ^a	To final de incubación (T2) ^a	IEF T1/T2 ^B	
T0	Sin la aplicación de inhibidores	3	3,67	6,67	0,45	a
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	3	4	7	0,43	b
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	3	13,67	16,67	0,18	c
CV		7,2				
T0	Sin la aplicación de inhibidores	5	3,67	8,67	0,58	a
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	5	4	9	0,55	b

T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	5	13,67	18,67	0,27	c
CV		3,1				
T0	Sin la aplicación de inhibidores	10	3,67	13,67	0,73	a
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	10	4	14	0,71	b
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	10	13,67	23,67	0,42	c
CV						
T0	Sin la aplicación de inhibidores	20	3,67	23,67	0,84	a
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	20	4	24	0,83	b
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	20	13,67	33,67	0,59	c
CV		2,12				

(*)Medias con diferente letra son estadísticamente diferentes ($p \leq 0.05$).

La evaluación del IEF en tubérculos sometidos a diferentes condiciones de almacenamiento, demostraron que el IEF se puede aplicar para evaluar el efecto de los inhibidores de brotación sobre el estado fisiológico de los tubérculos de papa. Las aplicaciones de CIPC, durante el período de almacenamiento redujeron la edad fisiológica de los tubérculos y prolongando así la longitud del periodo de incubación. Esto es una ventaja para el IEF con respecto al uso del período de incubación, solo como un indicador de la edad fisiológica.

Se observaron diferencias estadísticas ($p \leq 0.05$) sobre la sensibilidad al envejecimiento fisiológico de los tubérculos de papa criolla *Solanum phureja* en los tubérculos no tratados con inhibidores de brotación. A los 3ddc, el IEF era muy próximo a 0, con valores de 0,18 en los tubérculos tratados con 20 mL CIPC*Kg tuberculos⁻¹ (T9), una indicación de que los tubérculos eran jóvenes (Tabla 3-2). Mientras que los valores más altos se registraron en el testigo con valores de 0,45 y 0,43 en los tubérculos tratados con 35 mL PAC*Kg tuberculos⁻¹ (T1).

Los valores de IEF aumentaron con el tiempo, en tubérculos tratados y no tratados con inhibidores de brotación (Tabla 3-2). El período de incubación fue mayor en el tubérculos tratados con 20 mL CIPC*Kg tuberculos⁻¹ (T9), siendo los tubérculos fisiológicamente jóvenes hasta los 20ddc, que los tubérculos de los tratamientos T1 y testigo, con un IEF resultante muy alto, debido al corto periodo de incubación (Tabla 3-2).

3.9 Conclusiones

El índice de edad fisiológica se puede utilizar para cuantificar la edad fisiológica de los tubérculos de papa, expuestos a diferentes condiciones de almacenamiento.

El IEF incluye componentes tanto de la edad cronológica como fisiológica y puede explicar las diferencias en la edad fisiológica debido al genotipo, senescencia y las condiciones de almacenamiento.

Tubérculos tratados con 20 mL CIPC*Kg tuberculos⁻¹, son fisiológicamente más jóvenes que los tubérculos no tratados con inhibidores de brotación, característica importante en el proceso de comercialización del tubérculo.

4 La Dinámica de los azúcares reductores y su importancia en la calidad de tubérculo de papa criolla

4.1 Resumen

Los azúcares reductores están implicados en la reacción de pardeamiento no enzimático, conocida como la reacción de Maillard, por otra parte, la concentración de azúcares de los tubérculos de papa criolla determinan el potencial de transformación del procesamiento industrial de la papa. La cantidad de azúcares reductores en las papas está influida por la interacción de varios factores como la genética del cultivar y el estrés biótico y abiótico durante el crecimiento, el almacenamiento y la edad fisiológica de la planta. En este trabajo, se evaluó la calidad de tubérculo para el procesamiento industrial de la papa criolla variedad Colombia, a través de la cuantificación del contenido de azúcares reductores. El análisis de azúcares se realizó en tres secciones del tubérculo, en la parte central, en la parte próxima al brote y en la parte media de estas dos zonas, con el fin de identificar la dinámica de los azúcares reductores con relación al periodo de reposo. Las evaluaciones se llevaron a cabo en el laboratorio de poscosecha de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. No se observaron diferencias estadísticas a los 5 y 25 ddc entre los tubérculos tratados con inhibidores de brotación frente al testigo, pero se observaron fluctuaciones en la concentración de azúcares reductores después del rompimiento del periodo de dormancia.

4.2 Introducción

Los tubérculos de papa están compuestos principalmente por los carbohidratos y proporcionan cantidades significativas de proteínas, minerales (hierro) y vitaminas (complejo B y vitamina C), (Navarrete et al; 2009), fibra dietética y antioxidantes que

varían con la genética del cultivo, las condiciones edafoclimáticas, almacenamiento; y fertilización durante el desarrollo del cultivo. Los carbohidratos constituyen aproximadamente el 75% de los sólidos totales y consisten principalmente de almidón. Hay tres tipos principales de azúcares en los tubérculos de papa, el disacárido sacarosa, y los dos monosacáridos, la D-glucosa y D-fructosa (Tarn et al., 2006). El contenido de azúcares en los tubérculos de papa varía desde 0,2 hasta 6% y es una característica genotípica que varía de acuerdo a las variedades (Dale y Mackay, 1994; Tai y Coleman, 1999). La calidad del tubérculo es dinámica y continúa cambiando como resultado de una actividad fisiológica debido a la acumulación de azúcares reductores y la disminución de almidón (Nourian et al., 2003). Por lo tanto, el azúcar y el almidón son los principales agentes afectados por el metabolismo durante el proceso de poscosecha en tubérculos de papa, que afecta básicamente, características de cocción y de procesamiento industrial. (Nourian et al., 2003).

El metabolismo de los azúcares comprende numerosos procesos interrelacionados que proveen de energía y de carbono necesario para el crecimiento de la planta. La fotosíntesis lleva a la formación de almidón asimilable. Posteriormente este almidón es convertido en sacarosa, la cual es translocada por el floema a lo largo de los tallos y estolones para ser acumulada en los tubérculos. La enzima encargada de translocar la sacarosa hasta las puntas de los estolones es la sacarosa sintasa. Durante la tuberización hay expansión celular y acumulación de almidón, éste polisacárido constituye aproximadamente un 80% del peso seco del tubérculo (Sowokinos, 2001a).

El balance existente entre la cantidad de almidón y azúcares reductores determinan la calidad y mercado de la papa para procesamiento industrial o consumo en fresco, esto presenta un gran impacto económico cuando los tubérculos acumulan azúcares reductores a bajas temperaturas de almacenamiento (2-4°C), llevando a cabo un proceso conocido como reacción de Maillard o “*Cold Induced Sweetening*” (CIS), o endulzamiento por frío. El periodo de dormancia puede ser interrumpido por variación de las temperaturas (Langens et al., 2003), estas variaciones desencadenan el desarrollo de la actividad metabólica (Shin et

al., 2002), lo que conduce a la germinación y desarrollo de la planta. Por lo tanto, la temperatura parece ser uno de los factores en la inducción y rompimiento de la dormancia (Delvalle'e et al., 1990;. Langens et al, 2001). Sin embargo, se ha reportado que la relación antagónica de los niveles de giberelina y los niveles endógenos de ácido abscísico (ABA) (Djilianov et al, 1994;.. Kim et al., 1994; Yamazaki et al, 1995, 1999a, b, 2002) y sacarosa (Nowak et al, 1974;. Hobson y Davies, 1977, 1978; Aguetz et al. , 1990) están asociados con el desarrollo de la inactividad y la liberación del periodo de reposo. La incorporación de inhibidores de brotación a procesos poscosecha sería una buena alternativa para sustituir el almacenamiento en frío de tubérculos.

Se realizó el presente estudio, para determinar la dinámica de los azúcares reductores y su influencia en el periodo de dormancia, durante el almacenamiento en tubérculos de papa criolla variedad Colombia tratados con inhibidores de brotación CIPC y PAC.

4.3 Azúcares reductores

En papa, los azúcares reductores están implicados en la reacción de pardeamiento no enzimático, conocido como la reacción de Maillard (Mackay et al., 1990; Mottram et al.,2002). y por tanto el cantidad de azúcares reductores (glucosa y fructosa), determina el potencial de transformación de la papa en términos de color para freír (Brown et al., 1990; Burton, 1989; Fuller y Hughes, 1984; Márquez y Añon, 1986; Pritchard, y Adam, 1994; citados por Romani et al., 2009). La cantidad de azúcares reductores en las papas depende de las condiciones durante el período de almacenamiento (Burton, 1989; Mackay et al., 1990). En almacenamiento, existe un flujo constante de carbohidratos que se liberan a partir de la hidrólisis del almidón y son usados para la respiración (Burton, 1989; Van der Plas, 1987). La Transformación del almidón en azúcares parece ser reversible (Isherwood, 1973; citado por Panneerselvam, 2007) y cuando la liberación neto de los azúcares a partir de almidón supera el consumo, se acumulan los azúcares.

El aspecto más importante en la calidad para los procesadores y consumidores es el color. Los tubérculos de papa almacenados a temperaturas inferiores a 9-10°C conlleva a altas concentraciones de azúcares reductores como la glucosa y la fructosa conocida como edulcorante de baja temperatura. Estos azúcares reductores participan en la reacción de pardeamiento de Maillard con los aminoácidos libres (Amrein y otros, 2003; Becalski et al., 2003) durante el proceso de fritura obteniendo hojuelas de color marrón oscuro (Taubert et al, 2004; Pedreschi et al, 2006) y estas hojuelas oscurecidas no son aceptables ante los consumidores y también pueden dar lugar a una mayor cantidad en la producción de acrilamida (Mottram et al., 2002; Stadler et al., 2002) que se han vinculado a muchos tipos de cáncer (Chuda et al., 2003; Hogervorst et al., 2007). Los tubérculos que contienen 0,1% de azúcares reductores son ideales para el procesamiento e inaceptable cuando más de 0,33% (Dale y Mackay, 1994). Los edulcorantes de baja temperatura son un gran desafío que enfrenta la industria de la papa.

Actualmente se ha utilizado con éxito la ingeniería genética para mejorar la tolerancia a edulcorante de baja temperatura en tubérculos de papa. Se ha reportado que el silenciamiento del gen phosphorylase L (PhL) en tubérculos de papa resultó en la expresión reducida del gen PhL y logrando una reducción en la acumulación de glucosa en los tubérculos almacenados en frío (Rommens et al, 2006; Yan et al., 2006).

4.4 Factores que afectan el metabolismo de carbohidratos en tubérculos de papa

La regulación del metabolismo de carbohidratos es compleja y la concentración final de almidón y azúcares libres está influida por la interacción de varios factores como el cultivar, estrés bióticos y abióticos durante el crecimiento y desarrollo de las condiciones de almacenamiento y la edad fisiológica de la planta. El balance existente entre la cantidad de almidón y azúcares reductores determina la calidad y mercado de la papa para procesamiento industrial o consumo en fresco. Se presenta un gran impacto económico cuando los tubérculos acumulan azúcares reductores a bajas temperaturas de almacenamiento (2-4°C), llevando a cabo un

proceso conocido como “*Cold Induced Sweetening*” (CIS), o endulzamiento por frío. En éste proceso, los grupos carbonilo de los azúcares reductores (glucosa y fructosa), reaccionan con los grupos amino de aminoácidos libres cuando son freídas las papas (Sowokinos, 2001a).

La regulación del endulzamiento por frío se da inicialmente a través de alteraciones hormonales que influyen en la permeabilidad y composición de la membrana, lo que puede resultar en ajustes de la compartimentalización de iones, sustratos y moléculas efectoras enzimáticas. El endulzamiento también involucra el transporte de metabolitos a través de la membrana del amiloplasto y puede ser resultado de una alteración de la expresión genética o modulación de la actividad post trasduccional de enzimas orientando al flujo de carbono hacia la formación de azúcares (Sowokinos, 2001b).

El almidón es el principal carbohidrato de que provee de reserva al tubérculo de la papa. Se sintetiza durante la formación del tubérculo y se degrada para proporcionar los carbohidratos necesarios para el crecimiento de los brotes (Claassens, 2002). En la madurez, más del 70% de los carbohidratos de reserva del tubérculo son almacenados como almidón, convirtiéndose en solutos compatibles que son transportados para el sostenimiento de los brotes (Viola et al., 2007).

En siguientes posteriores a la separación del tubérculo de la planta madre, dentro del mismo se existe un cambio en el metabolismo de almacenamiento (síntesis de almidón) y la movilización de las reservas, sugiriendo una transición fuente-vertedero favoreciendo el crecimiento de los brotes, que inicialmente se encontraban aislados simplásticamente (Viola et al., 2007).

En el metabolismo de los carbohidratos durante el periodo de reposo y brotación, Claassens (2002), encontró que durante la iniciación del periodo de reposo hay una síntesis de almidón, mientras que al final de la misma predomina el desdoblamiento de esta molécula hacia sus monómeros constituyentes, en este caso la sacarosa (Suttle, 2007).

Panneerselvam et al., (2007), examinaron la actividad de las enzimas asociadas con las vías metabólicas de carbohidratos en los tubérculos de ñame y la rizomas de cúrcuma y determinaron los cambios en el metabolismo de carbohidratos durante el período de reposo, mostraron que los contenidos de almidón tuvieron una disminución gradual hasta los 35 y 42 días después de cosecha en los tubérculos de ñame y en rizomas de cúrcuma respectivamente, seguido de un rápido descenso hasta la germinación.

Davis y Ross (1984), citados por Panneerselvam et al., (2007), observaron que la degradación de almidón comenzó en el momento de la brotación en la papa. La degradación del almidón en los tubérculos de papa que se inicia cuando las yemas comienzan a crecer y se detiene si los brotes son eliminados.

La degradación de almidón en el tubérculo de papa se inicia al final del periodo de reposo al parecer, a una señal, probablemente hormonal, que parece tener origen en los brotes. Algunos datos sugieren que las giberelinas pueden acelerar la descomposición de las reservas de tubérculos y es fácil de demostrar la desaparición de almidón a partir de tejido de tubérculo tratado con ácido giberélico (Morris, 1967, citado por Panneerselvam et al., 2007). Isherwood (1975), citado por Panneerselvam et al., (2007), mostraron que el almidón era sólo el polisacárido que participa en los cambios de carbohidratos y por consiguiente en el crecimiento del brote inducido por edulcoración en tubérculos de papa. Un análisis comparativo de almidón y azúcares durante el período de reposo hasta el brote indican que los azúcares totales se incrementaron constantemente a medida que avanzaba la brotación, mientras que el contenido de almidón no variaba. Investigaciones realizadas en los tubérculos de *Dioscorea dumetorum* mostraron mayores niveles de azúcares con disminuciones sustanciales en el contenido de humedad y almidón. (Afoakwa, Sefa-Dedeh, 2001) Panneerselvam, et al., 2007). Una tendencia similar se registró en los tubérculos de papa (Copp, 2000) y en los cornos de *Crocus sativus* (Isherwood, 1973, citado por Panneerselvam, et al., 2007). La acumulación de azúcares se observó en los bulbos de *Lilium rubellum* durante el periodo de reposo y aumenta a un nivel más alto durante la brotación (Xu, et al., 2006). Esta

disminución en el contenido de almidón puede ser atribuida a la hidrólisis hasta azúcares debida a la acción de enzimas amilolíticas (Afoakwa, Sefa-Dedeh, 2002).

Las reservas de carbohidratos en las plantas presentan fluctuaciones estacionales, se acumulan tarde durante la temporada de crecimiento y se utilizan cuando los árboles emiten brotes en la primavera (Yang y Hori, 1980). En invierno, una parte de las reservas de almidón es hidrolizado en azúcares solubles especialmente sacarosa por las enzimas que degradan el almidón (Elle y Sauter, 2000). Sin embargo, los patrones de brotación parecen estar más correlacionada con la capacidad de los brotes de usar azúcares solubles que con la abundancia de azúcar en las estructuras latentes (Leite et al., 2004; Bonhomme et al., 2005).

La influencia de la fertilización es un aspecto importante en el contenido de azucares reductores, por ejemplo el potasio en la papa beneficia al tubérculo, aumentando el contenido del ácido cítrico y de la vitamina C, esto influye positivamente en el contenido de almidón y disminuye el contenido de azúcares reductores, aspectos importantes para el procesamiento industrial de la papa (Bernal y Espinosa, 2003; Hasbún, Esquivel, Brenes, y Alfaro, 2009)

4.5 Materiales y métodos

Se adquirieron tubérculos *Solanum tuberosum* Grupo Andigenum variedad Colombia por los canales tradicionales de comercialización. Se seleccionaron tubérculos de tamaño mediano (rango aprox. 35-45 mm de diámetro), (IICTA, 2009), se descartaron los tubérculos con daño físico, y/o crecimiento irregular, estos tubérculos se lavaron a mano y se almacenaron a temperatura ambiente (20°C). La investigación se llevó a cabo en los laboratorios de Fisiología Vegetal y Poscosecha de la Facultad de Agronomía, de la Universidad Nacional de Colombia sede Bogotá. Las evaluaciones se realizaron a los tubérculos tratados con 35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹ (T1), 20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹ (T9) y un tratamiento control (testigo), las observaciones se realizaron a los 3, 5, 10, 15, 20 y 25 días después de cosecha (ddc). Para determinar el contenido de azucares reductores se realizó una

curva de calibración de glucosa ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$), representada en la Fig. 4-1. Se realizó el análisis estadístico utilizando el análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de comparación entre medias, a través del test de comparación múltiple de Tuckey ($p \leq 0,05$); mediante el software SAS v. 8.1e (Cary, N.C).

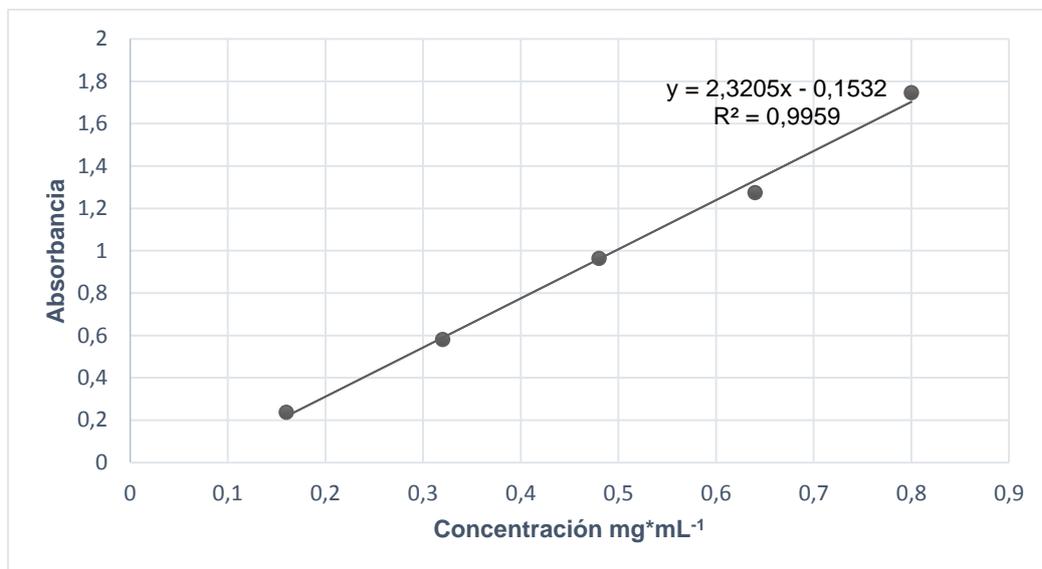


Fig. 4-1 Curva de calibración de glucosa ($\text{mg}\cdot\text{mL}^{-1}$).

4.5.1 Determinación de azúcares reductores y totales:

Se determinó el contenido de azúcares reductores mediante el método del Ácido dinitrosalicílico, (Miller G.L.,1959), usando espectrofotómetro, según el protocolo planteado en Herrera (2010). El análisis de azúcares se realizó en tres secciones del tubérculo: en la parte central, en la parte próxima al brote y el parte media de estas dos zonas (Fig 4.3). Se pesaron 2 gr de papa aproximadamente, de tres diferentes tubérculos de cada muestra, se maceraron y finalmente puestos en 7 mL de alcohol etílico al 80%. Posteriormente las muestras se centrifugaron durante 10 minutos a 3000 rpm. El sobrenadante fue aforado a 10 mL con agua destilada. De esta solución fueron tomados 1,2 mL y se mezclaron con 1,8 mL de la solución de ácido dinitrosalicílico y puestos a baño de maría en ebullición durante 20 min. Posteriormente, fue vertido en cubetas plásticas de espectrofotómetro y se midió la absorbancia a 575 nm y se expresó la concentración en $\text{mg} \cdot \text{mL}^{-1}$. Utilizando una

curva de calibración de glucosa (Fig. 4-1) y a través de estequiometría básica, se calculó la cantidad de azúcares reductores en $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$ de papa. Igualmente para determinar la cantidad de azúcares totales se utilizó una metodología similar a la de azúcares reductores. Después del aforo de la solución a 10 mL, se tomaron 5 mL de esta solución y se le agregaron 200 μL de ácido sulfúrico y se pusieron en baño maría en ebullición durante 30 minutos, para digerir los azúcares no reductores a reductores y así poder usar la misma longitud de onda de la medición. Posteriormente se agregaron 2,5 mL de base (KOH a 5M) para neutralizar el ácido contenido en la solución anterior, luego se tomaron 1,2 mL de esta solución y se mezclaron con 1,8 mL de ácido dinitrosalicílico, y se siguió la metodología igual de los azúcares reductores.



Fig. 4-2 Secciones del tubérculo: donde se realizó la medición de azúcares reductores, (A) en la parte próxima al brote (B) en la parte central, y (C) el parte media de estas dos zonas

4.6 Resultados y discusión

4.6.1 Determinación de azúcares reductores y totales

Se evaluaron los tratamientos, que presentaron el menor porcentaje de brotes en los tubérculos tratados con inhibidores de brotación, T1 (35 mL PAC* Kg de tubérculo $^{-1}$), T9 (20 mg CIPC* Kg de tubérculo $^{-1}$), no se tuvieron en cuenta los tratamientos con trinexapac etil, puesto que este se comportó de manera similar al tratamiento sin control. El contenido de azúcares reductores en los tubérculos tratados con

inhibidores de brotación no presentó diferencias estadísticas ($p < 0,05$) ni al inicio y ni al final en el proceso poscosecha. En el primer período de evaluación a los 3 ddc, se observó que se mantuvieron los contenidos de azúcares reductores en bajas concentraciones entre 0,14 y 0,15 (Figura 4-3), tanto en los tubérculos tratados y no tratados con los inhibidores de brotación.

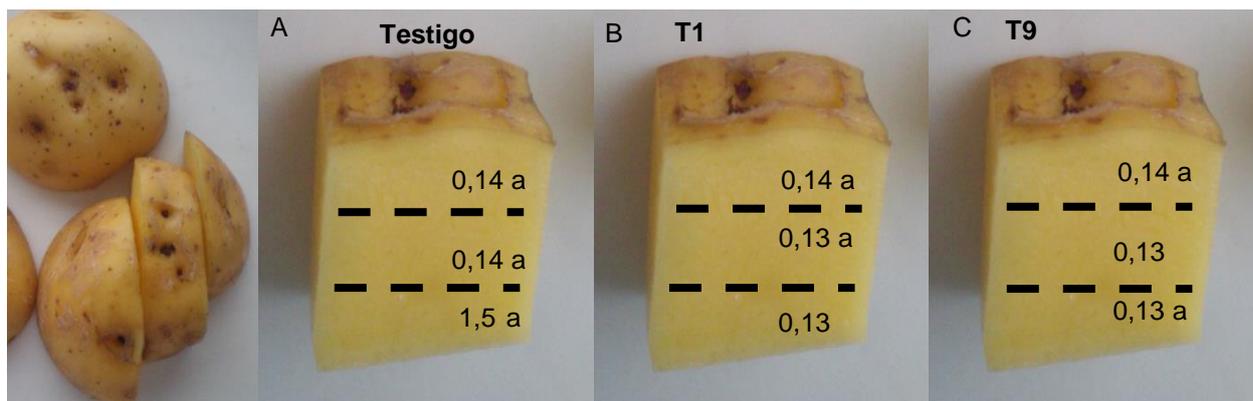


Fig. 4-3 Porcentaje de azúcares reductores, en diferentes partes del tubérculo, a los 3 ddc, tratados con inhibidores de brotación, A) Testigo (tratamiento control), B) T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹), C) T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹),. Letras con la misma letra no representan diferencias estadísticas ($p \leq 0,005$)

Sin embargo a los 5, 10 y 15 ddc (Fig. 4-4), que evidenciaron diferencias estadísticas entre los tratamientos T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹) y T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹), frente al testigo que ya presentaba brotes $>2\text{mm}$, se reportó un leve incremento en la concentración de azúcares reductores justo en el momento de inicio del rompimiento del periodo de dormancia, con una concentración de 0,28, a los 10 ddc en el T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹), a los 15 ddc, en el T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹), mientras que en el testigo se observó un valor de 0,32 a los 5 ddc (Tabla 4-1). Corroborando lo que afirman Xu, Niimi y Han (2006) quienes reqlizaron estudios en bulbos de *L. rubellum* y manifiestan que la emergencia de brotes en podrían estar relacionados con efectos combinados de la disminución de la ABA libre, la acumulación de azúcares y disminución o aumento de algunos factores desconocidos en los bulbos.

Tabla 4-1 Porcentaje de azúcares reductores

		Porcentaje de azúcares reductores (%)					
		3	5	10	15	20	25*
T0m	Sin la aplicación de inhibidores	0,15 a	0,32 b	0,26 b	0,24 b	0,20 a	0,19 a
T1	35 mg PAC*Kg de tubérculo ⁻¹	0,14 a	0,176 a	0,17 a	0,28 b	0,19 a	0,20 a
T9	20 ml CIPC*Kg de tubérculo ⁻¹	0,15 a	0,186 a	0,28 b	0,18 a	0,19 a	0,21 a
	Cv	1,580	5,59	9,51	0,86	6,45	2,82
	dms	0,006	0,032	0,56	0,5	0,31	0,14

*Días después de cosecha (ddc). Letras con la misma letra no representan diferencias estadísticas ($p \leq 0,005$)

La acumulación de azúcares solubles se correlaciona bien con la liberación de endodormancia del brote (Marquat et al., 1999). En muchos casos, los azúcares solubles no solo funcionan como nutrientes para sostener el crecimiento, sino también como señales que afectan el control del desarrollo del brote (Chao y Serpe, 2010; Roitsch y González, 2004). Por lo tanto la acumulación de los azúcares, parece jugar un papel clave, posiblemente mediante la reducción del potencial osmótico que desencadena los acontecimientos que condujeron a la liberación de la endodormancia de las yemas o brotes, como se sugirió en bulbos latentes de cebolla (Benkeblia et al., 2005).

Además de inhibir la brotación, Blenkinsop et al., (2002) y Hui-Lu et al., (2012), afirman que el CIPC presenta ventajas en interferir en la hidrólisis del almidón y por consiguiente prevenir la acumulación de azúcares reductores que son los causantes del color marrón de las papas durante la fritura debida al pardeamiento por la reacción de Maillard o en su defecto no aumentarla de la misma manera, el uso de CIPC podría afectar las características sensoriales de los tubérculos de papa (Bolyston et al., (2001). Sin embargo esto no ocurrió en el presente estudio, los azúcares reductores presentaron un comportamiento particular en el tiempo, se observó que hay fluctuaciones de las concentraciones de azúcares reductores (Tabla 4-1) en los tubérculos tratados y no tratados con los inhibidores de brotación,

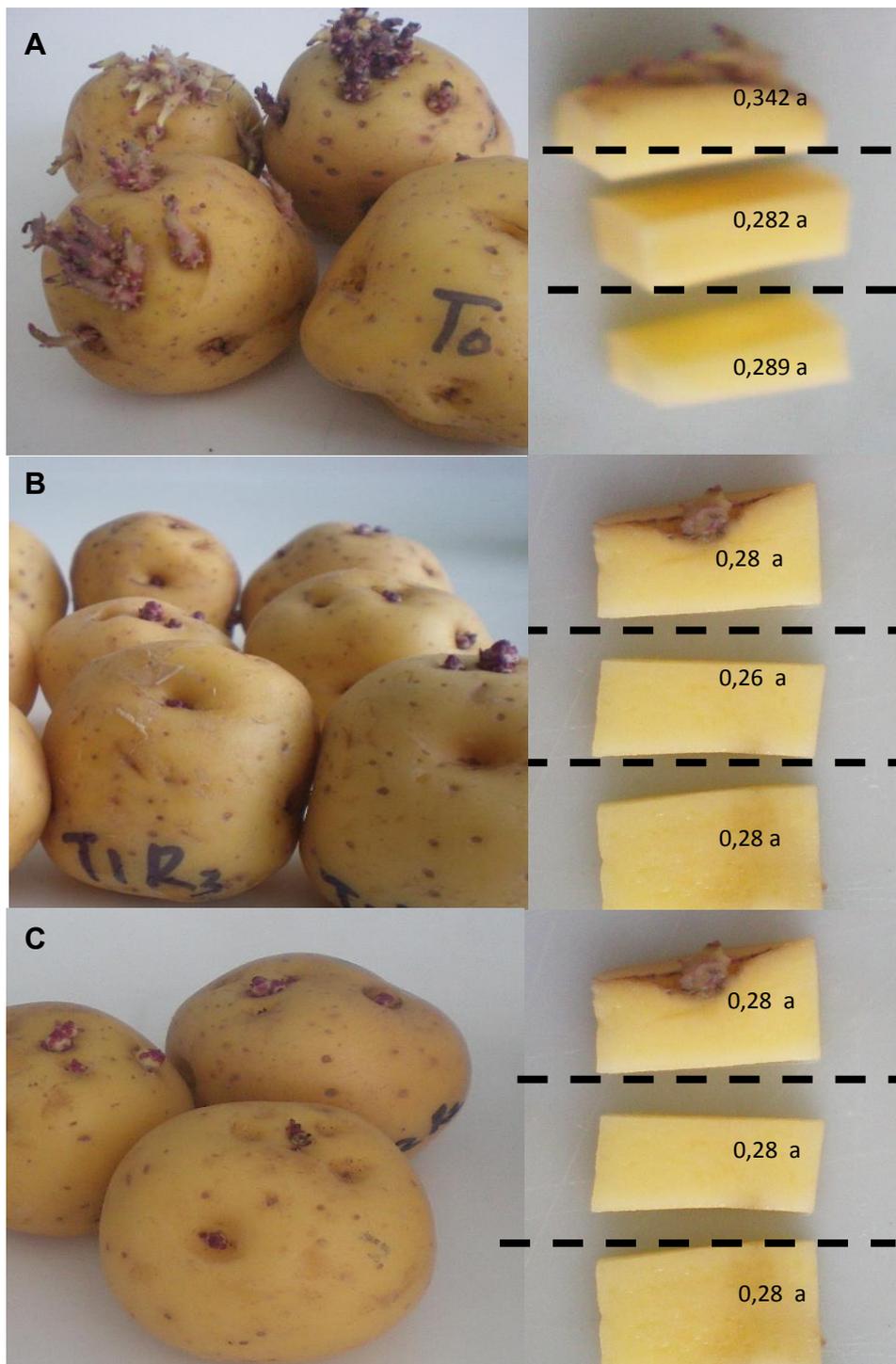


Fig. 4-4 Porcentaje de azúcares reductores, en diferentes partes del tubérculo. (A) Testigo (tratamiento control) a los 5 ddc; (B) T1 (35 mL PAC*Kg de tubérculo⁻¹) a los 10 ddc; (C) T9 (20 mg CIPC*Kg de tubérculo⁻¹) a los 15 ddc. Letras con la misma letra no representan diferencias estadísticas ($p \leq 0,005$).

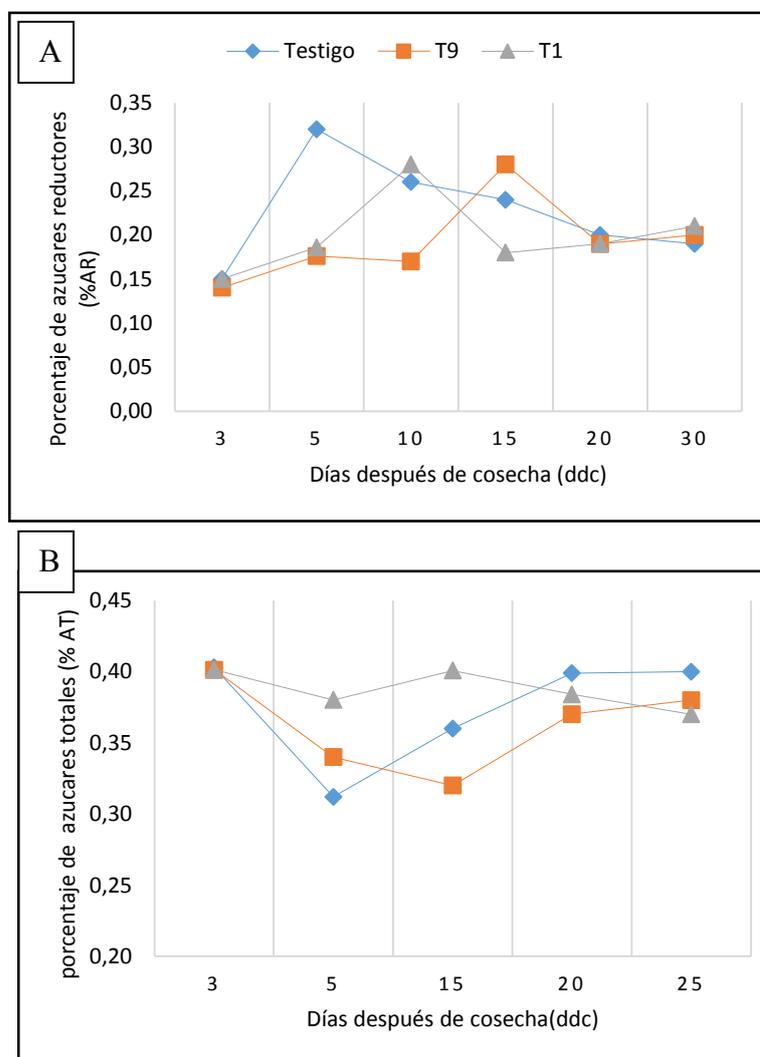


Fig. 4-5 Dinámica de los azúcares reductores (A) y totales (B) en el tubérculo de papa criolla variedad Colombia en el proceso de poscosecha.

Se relacionó las concentraciones altas de azúcares reductores con en los inicio de ruptura de la dormancia (Xu, Niimi y Han, 2006) posteriormente se observó que el contenido de azúcares reductores disminuyo a 0,20 en el testigo y 0,19 para los tratamientos T1 y T9 a los 20 ddc y al final de las evaluaciones (25ddc) se notaron unos leves incrementos (Fig. 4-4), esta dinámica de los azúcares reductores en los tubérculos puede estar relacionado con la conjugación de azúcares a almidón y la posterior degradación del almidón, Plaisted (1957), Bello (2000), Barreiro y Sandoval (2006), proponen que las concentraciones de azúcares reductores disminuyen a medida que son conjugados en almidón y posteriormente aumentan

su concentración (Fig 4-3) dada la degradación del mismo. Claassens (2002) encontró que durante la iniciación del periodo de reposo hay una síntesis de almidón, mientras que al final de la misma predomina el desdoblamiento de esta molécula hacia sus monómeros constituyentes, en este caso la sacarosa (Suttle, 2007).

En otros estudios, Xu, Niimi y Han (2006) demostraron que bulbos de *Lilium rubellum* sometidos a condiciones de baja temperatura mostraron una rápida hidrólisis del almidón acompañado por acumulación de sacarosa y azúcares reductores (Matsuo y Mizuno, 1974; Miller y Langhans, 1990). Aunque los tubérculos de papa criolla no fueron sometidos a bajas temperaturas, se presentó un fenómeno similar a los estudios en *Lilium rubellum* (Xu, Niimi y Han, 2006), en lirio de Pascua bombillas (Miller y Langhans, 1990) y en jacinto y tulipanes bulbos (Algera, 1936). Los tubérculos estudiados presentaron un aumento de azúcares reductores en el momento de la ruptura de la dormancia (Fig.4-5), Lo observado también podría estar relacionado con el fenómeno de la reacción de Maillard, también denominada como glucosilación o glicación no enzimática de proteínas, que consiste en la condensación de proteínas, aminoácidos y aminos con el grupo carboxilo de azúcares reductores (glucosa y fructosa), posterior a esto se forman condensaciones de pigmentos melanoideos responsables del oscurecimiento de la hojuela de papa (Marquez y Añon, 2006; Haase, 2007). Teniendo en cuenta que la sacarosa es un carbohidrato soluble esencial para el crecimiento de las plantas y sirve como transporte principal de carbohidratos en la mayoría de las plantas (Arnold, 1968), la acumulación de azúcares reductores y totales en los tubérculos podrían influir en la germinación y el crecimiento de los brotes. Incluso las hexosas, son necesarias para la síntesis de sacarosa y podría ser utilizado directamente en el metabolismo respiratorio, su acumulación también podrían influir en la germinación y el crecimiento de los brotes. El comportamiento del brotes en los tubérculos tratados. (Xu, Niimi y Han, 2006).

La disminución de la concentración de azúcares en los tubérculos tratados y no tratados con inhibidores de brotación después del rompimiento de reposo que se observó, es probable que ocurrió un consumo rápido de azúcares solubles debido a

la brotación, lo que indica que la actividad metabólica de las yemas se intensificó como se informó previamente en melocotón (Bonhomme et al., 2005 ; Maurel et al, 2004) y en uvas Hatem et al., 2012)

4.7 Conclusiones

Las aplicaciones de inhibidores de brotación con dosis de 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹, no alteran las concentraciones de azúcares reductores al inicio (3ddc) de las evaluaciones, ni al final del proceso poscosecha frente al testigo.

Los tubérculos de papa *solanum phureja*, después de la liberación de la dormancia, a los 8 y 13 días en los tubérculos tratados con 35 mL PAC*Kg tubérculo⁻¹ y 20 mg CIPC*Kg tubérculo⁻¹, respectivamente, continúan su metabolismo, como un proceso dinámico, donde hay una acumulación de azúcares reductores durante el periodo de dormancia.

Hay un cambio en la concentración de azúcares reductores en los tubérculos de papa en relación al rompimiento del periodo de dormancia. Se evidenciaron fluctuaciones de altas concentraciones del contenido de azúcares reductores cuando se presentaron la apariciones de los primeros brotes en los tubérculos tratado y no tratados con inhibidores de brotación.

5 Conclusiones

Los tratamientos con retardantes de crecimiento son una alternativa como método para la prevención del crecimiento temprano de brotes en tubérculos de papa *Solanum phureja* variedad Colombia, en poscosecha, evitando grandes pérdidas por la presencia de brotes no deseados, que son rechazos en los canales de comercialización.

La aplicación de CIPC en dosis iguales o mayores de 20 mg*Kg de tubérculo⁻¹, son efectivas para inhibir la brotación en tubérculos de papa *solanum phureja* variedad Colombia, para mantener un periodo de dormancia de hasta 14 ddc

Los parámetros de calidad como la masa seca, y gravedad específica son indiferentes a la aplicación de reguladores de crecimiento evaluados en este trabajo hasta en 3 semanas de almacenamiento.

El índice de edad fisiológica se puede utilizar para cuantificar la edad fisiológica de los tubérculos de papa, expuestos a diferentes condiciones de almacenamiento, incluye componentes tanto de la edad cronológica como fisiológica y puede explicar las diferencias en la edad fisiológica debido al genotipo, senescencia y las condiciones de almacenamiento.

Los tubérculos sometidos con retardantes de crecimiento son fisiológicamente más jóvenes que los tubérculos no tratados con inhibidores de brotación, característica importante en el proceso de comercialización del tubérculo.

Las aplicaciones de CIPC y PAC, no alteran las concentraciones de azúcares reductores al inicio (3ddc) de las evaluaciones, ni al final del proceso poscosecha

frente al testigo, Sin embargo hay un cambio en la concentración de azúcares reductores en los tubérculos de papa en relación al rompimiento del periodo de dormancia. Se evidenciaron fluctuaciones de altas concentraciones del contenido de azúcares reductores cuando se presentaron la apariciones de los primeros brotes en los tubérculos tratado y no tratados con inhibidores de brotación.

6 Bibliografía

- Adkins, S.W., Bellairs, S.M., Loch, D.S. 2002. Seed dormancy mechanisms in warm season grass species. *Euphytica* 126, 13–20.
- Afoakwa, E.O., Sefa-Dedeh., S. 2001. Chemical composition and quality changes in trifoliate yam *Dioscorea dumetorum* tubers after harvest, *Food Chem.* 75: 85–91.
- Afoakwa, E.O., Sefa-Dedeh, S. 2002. Changes in rheological properties and amylase activities of trifoliate yam, *Dioscorea dumetorum*, starch after harvest, *Food Chem.* 77.
- Aguettaz, P., Paffen, A., Delvalle´e, I., Van der Linde, P., De Klerk, G.J., 1990. The development of dormancy in bulblets of *Lilium speciosum* generated in vitro. I. The effects of culture conditions. *Plant Cell Tiss. Org. Cult.* 22, 167– 172.
- Alexopoulos, A.A., K.A. Akoumianakis, S.N. Vemmos y H.C. Passam. 2007. The effect of postharvest application of gibberellic acid and benzyl adenine on the duration of dormancy of potatoes produced by plants grown from TPS. *Postharv. Biol.Technol.* 46(1), 54-62.
- Amrein, T.M., Bachmann, S., Noti, A., Biedermann, M., Ferraz Barbosa, M., Biedermann-Brem, S., Grob, K., Keiser, A., Realini, P., Escher, F., Amadò, R., 2003. Potential of acrylamide formation, sugar and free asparagine in potatoes: a comparison of cultivars and farming system. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51, 5556–5560.
- Aron Y, Monselise S.P, Goren R and Costo J. 1985. Chemical control of vegetative growth in citrus trees by paclobutrazol. *J. of Hort. Sci.* 20(1): 96-98.
- Bausher M.G., Yelenosky G., 1986. Sensitivity of potted citrus plants to top sprays and soil applications of paclobutrazol. *Hort-Science* 21(1), 141-143.

- Becalski, A., Lau, B.P.Y., Lewis, D., Seaman, S.W., 2003. Acrylamide in foods: occurrence, sources, and modeling. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 51, 802–808.
- Becerra L., S. Navia, C. Núñez. 2007. Efecto de niveles de fósforo y potasio sobre el rendimiento del cultivar ‘Criolla Guaneña’ en el departamento de Nariño. *Revista Latinoamericana De La Papa*; 14(1): 51-60.
- Benkeblia, N., Onodera, S., Shiomi, N., 2005. Variation in 1-fructo-exohydrolase (1-FEH) and 1-kestose-hydrolysing (1-KH) activities and fructo-oligosaccharide (FOS) status in onion bulbs. Influence of temperature and storage time. *J. Sci. Food Agric.* 85, 227–234.
- Bernal, J. y Espinosa, J. 2003. Manual de nutrición y fertilización de pastos. Instituto de la Potasa y el Fósforo (INPOFOS), Quito.
- Bian, X., Merewitz, E. and Huang, B. 2009. Effects of Trinexapac-ethyl on Drought Responses in Creeping Bentgrass Associated with Water Use and Osmotic Adjustment. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 134(5): 505-510.
- Blenkinsop, R., Coop, L., Yada, R. 2002. Changes in compositional parameters of tubers of potato (*Solanum tuberosum*) during low-temperature storage and their relationship to chip processing quality. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 50, 4545-4553.
- Blumenthal-Goldschmidt S. and L. Rappaport, 1965, *Plant Cell Physiol.* 6, 601.
- Bodlaender, K.B.A., Marinus, J., 1987. Effect of physiological age on growth vigour of seed potatoes of two cultivars. 3. Effect on plant growth under controlled conditions. *Potato Res.* 30, 423–440.
- Bonilla, M.E., F. Cardozo y A. Morales. 2009. Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la papa en Colombia con énfasis en papa criolla. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá.
- Bonhomme, M., Rageau, R., Lacoïnte, A., Gendraud, M., 2005. Influences of cold deprivation during dormancy on carbohydrates contents of vegetative and floral primordia and nearby structures of peach buds (*Prunus persica* L. Batch). *Sci. Hortic.* 105, 223–240.
- Bonhomme, M.; Peuch, M.; Ameglio, T.; Rageau, R.; Guillot, A.; Decourteix, M.; Alves, G.; Sakr, M.; Lacoïnte, A. 2010. Carbohydrate uptake from xylem vessels and its distribution among stem tissues and buds in walnut (*Juglans regia*). *Tree Physiology* 30: 89-102.

- Boo L, 1961. The effect of gibberellic acid on the inhibitor complex in resting potato. *Physiol Plant* 14: 676-681p.
- Booth, R., Shaw, R. 1985. Principios de almacenamiento de papa. Editorial Agropecuaria Hemisferio Sur SRL, Centro internacional de la Papa. Lima-Peru, Motevideo-Uruguay.
- Bouchon, P., Aguilera, J.M., Pyle, D.L., 2003. Structure oil-absorption relationships during deep-fat frying. *Journal of Food Science* 68, 2711–2716.
- Bradshaw, N. 2006. Pesticide Residue Minimisation-Potatoes. Editors: Nick Bradshaw, Sue Ogilvy ADAS, Food Standards Agency-UK.
- Brown, J., MacKay, G.R., Bain, H., Griffith, D.W., Allison, M.J., 1990. The processing potential of tubers of the cultivated potato, *Solanum tuberosum* L., after storage at low temperature. 2. Sugar concentration. *Potato Research* 33, 219–227.
- Burton W.G. 1989. The potato. 3 ed. New York: John- Wiley y Sons, Inc. 742
- Bulk, R.E., El-F. Babiker, El-T. Abdullahi. 1997. Changes in chemical composition of guava fruits during development and ripening. *Food Chem.* 59(3), 395-399.
- Caldiz, D.; Lanfrancon, L.; Fernández, L.; Nasetta, M. 1999. Aplicación de hidrazida maleica en papa (*Solanum tuberosum* L cv. Spunta) y sus efectos sobre el rendimiento, la brotación y el nivel de residuos en los tubérculos. *Revista Latinoamericana de la papa* 11(1): 164-172.
- Caldiz, D.O., Struik, P.C. 1999. Survey of actual potato production and posible yield constraints in Argentina. *Potato Research* 42, 43-63.
- Caldiz, D.O., Fernandez, L.V., Struik, P.C., 2001. Physiological age index: a new, simple and reliable index to assess the physiological age of seed potato tubers based on the haulm killing date and length of the incubation period. *Field Crop. Res.* 69, 69–79.
- Canada, Pest Management Regulatory Agency. 2001. Proposed regulatory decision document PRDD2001-05 Trinexapac-ethyl. Ontario.(Online) <<http://www.pmr-arla.gc.ca/english/pdf/prdd/prdd2001-05-e.pdf>> (14. sept. 2004).
- Chao, W.S., y Serpe, M.D., 2010. Changes in the expression of carbohydrate metabolism genes during three phases of bud dormancy in leafy spurge. *Plant Mol. Biol.* 73, 227–239.

- Chuda, Y., Ono, H., Yada, H., Takada, A. O., Endo, C. M., & Mori, M. (2003). Effects of physiological changes in potato tubers (*Solanum tuberosum* L.) after low temperature storage on the level of acrylamide formed in potato chips. *Biosci Biotechnol Biochem.*, 67(5), 1188–1190.
- Claassens, M.M.J.; Vreugdenhil, D. 2000. Is dormancy breaking of potato tubers the reverse of tuber initiation *Potato Research*, v.43, 347-369
- Claassens, M.M.J. 2002. Carbohydrate metabolism during potato tuber dormancy and sprouting. Tesis de doctorado. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Coleman, W., King. 1984. Changes in endogenous abscisic acid, soluble sugars and proline levels during tuber dormancy in *Solanum tuberosum* L. *American Potato Journal* 61, 437-449.
- Coleman WK (2000) Physiological ageing of potato tubers: a review. *Ann Appl Biol* 137: 189–199.
- Cottignies, A., 1990. Potentiel osmotique et potentiel hydrique du bourgeon terminal de Frêne, au cours du cycle annuel. *C.R. Acad. Sci. Paris III* 310, 211–216.
- Copp, L.J., Blenkinsop, R.W., Yada, R.Y., Marangoni, A.G. 2000. The relationship between respiration and chipcolour during long-term storage of potato tubers, *Am. J. Potato Res.* 77, 279–287.
- Dale, M. F. B., y Mackay, G. R. 1994. Inheritance of table and processing quality. In: J. E. Bradshaw, G. R. Mackay (Eds.), *Potato genetics* CAB International, Wallingford, Oxon. 285–315.
- Daniels-Lake, B.J., Pruski, K. y Prange, R.K. 2011."Using Ethylene Gas and Chlorpropham Potato Sprout Inhibitors Together." *Potato Research* 54, 2011: 223–236.
- Davis, H.V., Ross, H.A., 1984.The pattern of starch and protein degradation in tubers, *Potato Res.* 27, 373–381.
- Destefano, L., Knauber, D., Huckle, L., Suttle, J. 2005. Changes in ABA biosynthesis and metabolism-related gene expression during meristem dormancy in potato tubers. p. 34. En: Abstract Book Plant Sciences Institute "Meristems 2005". Ames, IA.
- Destefano-Beltrán, L.J., D.C. Knauber, L.L. Huckle y J.C. Suttle. 2006. Chemically forced dormancy termination mimics natural dormancy progression in potato tuber meristemos by reducing ABA content and modifying expression of genes

- involved in regulating ABA synthesis and metabolism. J. Expt. Bot. 57(11), 2879-2886.
- Destefano, L., Knauber D, Huckle L, Suttle JC (2006a) Effects of postharvest storage and dormancy status on ABA content, metabolism, and expression of genes involved in ABA biosynthesis and metabolism in potato tuber tissues. Plant Mol Biol 61: 687–697
- Delaplace, P., Brostaux., Y., Fauconnier, Mand., Jardin, P. 2008. Potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber physiological age index is a valid reference frame in postharvest ageing studies. Postharvest Biol. Technol. 50,103–106
- Delaplace, P., Rojas, J., Frettinger P., Jardin P., Fauconnier ML.2008. Oxylipin profile and antioxidant status of potato tubers during extended storage at room temperature. Plant Physiol Biochem 46: 1077– 1084.
- Delaplace, P., Brostaux, Y., Fauconnier, M., Jardin, P. 2008. Potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber physiological age index is a valid reference frame in postharvest ageing studies. Postharvest Biology and Technology 50 ,103–106.
- Delgado, C. y S. Robles. 2002. Investigación y transferencia de tecnología sobre calidad de almidones, azúcares y valoración energética de materiales de papa. CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical) y Corpoica (Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria).
- Delvalle´e, I., Paffen, A., De Klerk, G.J., 1990. The development of dormancy in bulblets of *Lilium speciosum* generated in vitro. II. The effect of temperature. Physiol. Plant. 80, 431–436.
- Djilianov, D., Gerrits, M.M., Ivanova, A., Van, H.A., De Klerk, G.J.M., 1994. ABA content and sensitivity during the development of dormancy in lily bulblets regenerated in vitro. Physiol. Plant. 91, 639–644.
- Elle, D., Sauter, J.J. 2000. Seasonal changes of activity of a starch granule bound endoamylase and a starch phosphorylase in poplar Wood (*Populus x Canadensis* Moench 'robusta') and their posible regulation by temperature and phytohormones. Journal of Plant Physiology 156: 731-740
- Estrada, N. 2000. La biodiversidad en el mejoramiento genético de la papa. Centro de Información para el desarrollo (CID), Lima, Perú.

- Fagerness, M.J., Penner, D. 1998. ¹⁴C-Trinexapac-ethyl absorption and translocation in Kentucky bluegrass. *Crop Science* 38 (4):1023–1027.
- Fauconnier ML, Rojas Beltraín J, Delcarte J, Dejaeghere F, Marlier M, Jardin P (2002) Lipoxygenase pathway and membrane permeability and composition during storage of potato tubers (*Solanum tuberosum* L. cv Bintje and Desiree) in different conditions. *Plant Biol* 4: 77–85.
- Fletcher, R., Hofstra, G., 1988. Triazoles As Potential Plant Protectants. In: Berg, D. And M. Plempel (eds.): *Sterol Synthesis Inhibitors in Plant Protection*, 321-331. Ellis Horwood Limited, Cambridge..
- Gale, K. 1997. CIPC Residues on stored russet Burbano. In: *Potatoes: maximum label application*. American potato journal (USA). Vol 74. pp: 107-117.
- Fuller, T.J., Hughes, J.C., 1984. Factors influencing the relationships between reducing sugars and fry colour of potato tubers of cv. Record. *Journal of Food Technology* 19, 455–467.
- García, A., Bernal, M., Conesa, A., Bleda F., Porrás I. 2001. Influencia del paclobutrazol en patrones de cítricos. *Invest. Agr.: Prod. Prot. Veg.* Vol. 16 (1), 59-69.
- Gent M. P., 1997. Persistence of triazole growth retardants on stem elongation of *Rhododendron* and *Kalmia*. *J. Plant Growth Regul.* 16, 197-203.
- Ghislain, M., D. Andrade, F. Rodríguez, R.J. Hijmans y D.M. Spooner. 2006. Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor. Appl. Genet.* 113(8), 515-1527.
- Gilley, A., Fletcher, A. 1998 Gibberellin Antagonizes Paclobutrazol-induced Stress Protection in Wheat Seedlings. *J Plant Physiol WJL* 153. pp. 200-207.
- González-Rossia, D., Reig, C., Dóvis, V., Gariglio, N., Agustí, M., 2008. Changes on carbohydrates and nitrogen content in the bark tissues induced by artificial chilling and its relationship with dormancy budbreak in *Prunus* sp. *Sci. Hortic.* 118, 275–281.
- Graebe, JE (1987) Gibberellin biosynthesis and control. *Annual Review of Plant Physiology* 38: 419-465.
- Grossman, K, Kwiatkowski J y Jauser C (1991) Phytohormonal changes in greening and senescing intact cotyledons of oilseed rape and pumpkin: influence of the growth retardant BAS III. W. *Physiology Plantarum* 83: 544 -550.

- Haase, N. 2004. Estimation of dry matter and starch concentration in potatoes by determination of under-water weight and near infrared spectroscopy. *Potato Research* 46, 117-127.
- Hadlow A.P., Allan P. 1989. Effect of paclobutrazol on vegetative growth in citrus nursery trees. *South African Journal of Plant and Soil* 6, 150-152.
- Halaly, T., Zion, B., Arbel, A., Regev, R., Barak, M., Or, E., 2011. Short exposure to sublethal heat shock facilitates dormancy release in grapevines. *Am. J. Enol. Viticult.* 62, 106–112.
- Hatem, B. M., Ahmedou M. V., Jan M.C. Geunsb, Habib K. 2012. Carbohydrate changes during dormancy release in Superior Seedless grapevine cuttings following hydrogen cyanamide treatment. *Sci. Hortic.* 140,19–25.
- Hartmans, K.J., Van Loon, C.D., 1987. Effect of physiological age on growth vigour of seed potatoes of two cultivars. I. Influence of storage period and temperature on sprouting characteristics. *Potato Res.* 30, 397–409.
- Hartmann A, Senning M, Hedden P, Sonnewald U, Sonnewald S. 2011 Reactivation of meristem activity and sprout growth in potato tubers require both cytokinin and gibberellin. *Plant Physiol* 155: 776–796
- Hasbún, J., Esquivel, P., Brenes, A., Alfaro, I. 2009. Propiedades físico-químicas y parámetros de calidad para uso industrial de cuatro variedades de papa. *Agronomía Costarricense* 33(1): 77-89.
- Hawkes, J.G. 1990. *The Potato Evolution, Biodiversity and Genetic Resources.* Smithsonian Institution Press. Washington. D. C. 259.
- Hedden, P.; Kamiya, Y. 1997. Gibberellin biosynthesis: enzymes, genes and their regulation. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 48: 431-460.
- Hedden, P.; Phillips A. 2000a. Gibberellin metabolism: new insights revealed by the genes. *Trends in Plant Science* 5: 523-530.
- Fernie, A.R.; Willmitzer, L. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiology*,1459-1465 p.
- Hemberg T. (1985) Potato rest. In *Potato Physiology* (ed. P.H. Li). Academic Press, New York, NY, USA. 353–388.

- Hemberg, T. 1970. The action of some cytokinins on the rest-period and the content of acid growth-inhibiting substances in potato. *Physiologia Plantarum*, v.23, 850-58.
- Herrera, G., 2004. Evaluación de Chlorpropham como inhibidor de brotes en las variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.) Desirée, Yagana-INIA y Asterix. Tesis de grado. Universidad Austral De Chile. Facultad de ciencias agrarias escuela de agronomía.
- Himmelbach A, Yang Y, Grill E (2003) Relay and control of abscisic acid signaling. *Curr Opin Plant Biol* 6: 470–479.
- Hirayama T, Shinozaki K (2007) Perception and transduction of abscisic acid signals: keys to the function of the versatile plant hormone ABA. *Trends Plant Sci* 12: 343–351.
- Hobson, G.E., Davies, J.N., 1978. Influence of the extent and duration of cold treatment on the flowering behaviour, composition and metabolic activity of tulip bulbs. *Sci. Hort.* 8, 279–287.
- Hogervorst, J. G., Schouten, L. J., Konings, E. J., Goldbohm, R. A., Van den Brandt, P. A. (2007). A prospective study of dietary acrylamide intake and the risk of endometrial, ovarian, and breast cancer. *Cancer Epidemiol Biomarkers Prev.*, 16 (11), 2304–2313.
- Högy, P., Fangmeier, A. 2009. Atmospheric CO₂ enrichment affects potatoes: 2, Tuber quality traits. *European Journal of Agronomy*, 30. 85-94
- Huaman, Z. y Spooner, D.M. 2002. Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum* sect. *petota*). *American Journal of Botany* 89(6): 947–965 p.
- Huttly, A.K.; Phillips, A.L. 1995. Gibberellin-regulated plant genes. *Physiol. Plant.* 95:310-317.
- Isherwood, F.A., Burton, W.G., 1975. The effect of senescence, handling, sprouting and chemical sprout suppression upon the respiratory quotient of stored potato tubers, *Potato Res.* 18, 98–104.
- Jackson, S.D. 1999. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiology* , v.119,1- 8 p.
- Jenkins P.D., T.C. Gillison and A.D. Al-saidi, 1993, *Ann. Appl. Biol.* 122, 345.

- Kader, A. A. 2002. Postharvest technology of horticultural crops, University of California (System). Division of Agriculture and Natural Resources. Tercera edición, ANR Publications, 535 p.
- Kays, S. 2004. Postharvest biology. Exon Press (Athens, Georgia). 568 p.
- Kim, K.S., Davelaar, E., De Klerk, G.J., 1994. Abscisic acid controls dormancy development and bulb formation in lily plantlets regenerated in vitro. *Physiol. Plant.* 90, 59–64.
- Knowles, N.R., L. Knowles y M.M. Haines. 2005. 1,4-Dimethylnaphthalene treatment of seed potatoes affects tuber size distribution. *American Journal of Potato Research* 82:179-190.
- Krause, K., Hill, L., Reimholz, R., Nielsen, T., Sonnewald, U. y Stitt, M. 2002. Sucrose metabolism in cold-stored potato tubers with decreased expression of sucrose phosphate synthase. *Plant Cell Environment*. Vol. 21. No.3. p. 285 – 299.
- Krijthe N (1962) Observations on the sprouting of seed potatoes. *Potato Res*5: 316–333
- Lang, G.A., G.C. Martin y R.L. Darnell. 1987. Ende-, para- and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22, 371-377
- Langens, M.M., Miller, W.B., Croes, A.F., De Klerk, G.J., 2003. Effect of low temperature on dormancy breaking and growth after planting in Lily bulblets regenerated in vitro. *Plant Growth Regul.* 40, 267–275.
- Leite, G.B.; Bonhomme, M.; Guillot, A.; Sakr, S.; Lacoïnte, A.; Pétel, G.; Rageau, R.; Maurel, K.; Rodriguez, A.C. 2004. Influence of lack of chilling on bud-break patterns and evolution of sugar contents in buds and stem tissues along the one-years-old shoot. *Acta Horticulturae* 662: 61-69.
- Lewis, M. D. 2007. Practical aspects of potato storage management. *International potato processing and storage convention*, October 10-12, Calgary, Alberta, Canada.
- Lewis, M., Thornton, M., Kleinkopf, M. 2001. Comercial application of sprout inhibitor, CIPC, to storage potatoes. *Potato storage research*. Kimberly Research and Extension Center. Kimberly, Idaho.

- Li, L., Paulo, M., Strahwald, J., Lübeck, J., Hofferbert, H., Tacke, E., Junghans, H., Wunder, J., Draffehn, A., Eeuwijk, F. y Gebhardt, C. 2008. Natural DNA variation at candidate loci is associated with potato chip color, tuber starch content; yield and starch yield. *Theor. Appl. Genet.* Vol 116. No.8. pp 1167-1181.
- Mackay, G.R., Brown, J., Torrance, J.W., 1990. The processing potential of tubers of the cultivated potato, *Solanum tuberosum* L., after storage at low temperature. 1. Fry color. *Potato Research* 33, 211–218.
- Manriquez, K. 2005. Las deficiencias en poscosecha en la cadena productor-consumidor de la papa en el Perú. INCOPA. Proyecto Papa Andina Centro Internacional de la Papa, Lima-Perú.
- Marquat, C., Vandamme, M., Gendraud, M., Petal, G., 1999. Dormancy in vegetative bud of peach: relation between carbohydrate absorption potentials and carbohydrate concentration in the bud during dormancy and its release. *Sci. Hortic.* 79, 151–162.
- Marquez, G., Añon, M.C., 1986. Influence of reducing sugars and amino acids in the colour development of fried potatoes. *Journal of Food Science* 51, 157–160.
- Martínez, H. 2006 La Cadena De La Papa En Colombia. Una Mirada Global De Su Estructura Y Dinámica 1991-2005. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Observatorio Agrocadenas Colombia. <http://www.agrocadenas.gov.co/agrocadenas@iica.int>. 38p. Consulta: Noviembre de 2010.
- Maurel, K., Leite, G.B., Bonhomme, M., Guilliot, A., Rageau, R., Petel, G., Sakar, S., 2004. Trophic control of bud break in peach (*Prunus persica*) trees: a possible role of hexoses. *Tree Physiol.* 24, 579–588.
- Medina, M., 2010. Androesterilidad ligada a la obtención de frutos partenocárpicos en cultivares comerciales de tomate (*Solanum lycopersicum* L.) Tesis doctoral. Universidad politécnica de Valencia. Departamento de biotecnología.
- Mendoza, F., Dejmek, P., Aguilera, JM. 2007. Color and image texture analysis in classification of comercial potato chips. *Food Res Int*, 40, 1146-1154.
- Mehouachi, J., Tadeo, FR., Zaragoza, S. 1996. Effects of gibberellic acid and paclobutrazol on growth and carbohydrate acumulation in shoots and roots of citrus rootstock seedlins. *J Hortic Sci*, 71(5), 747-754.

- Miller G. L. 1959. Use of dinitrosalicylic Acid Reagent for Determination of Reducing Sugar. *Analytical Chemistry*. Vol 31 No. 3 Pag: 426-428.
- Milborrow B.V., 1967, *Planta* 76, 93.
- Mohamed, H., Vadel, A., Geuns, J., Khemira, H. 2012. Carbohydrate changes during dormancy release in Superior Seedless grapevine cuttings following hydrogen cyanamide treatment. *Scientia Horticulturae* 140 (2012) 19–25.
- Moreno, M. 2000 Calidad de la Papa para Usos Industriales. CORPOICA-Colombia <http://redepapa.org/calidadpapa.pdf>. Consulta: Septiembre de 2010.
- Morris, D.A. 1967. The influence of light and gibberellic acid and CCC on sprout growth and mobilization of tuber reserves in the potato, *Planta* 77: 224–232.
- Mosquera, C. E., Núñez, L. 2007. Efecto de niveles de fósforo y potasio sobre el rendimiento del cultivar 'Criolla Guaneña' en el departamento de Nariño *Revista Latinoamericana de la Papa*.14(1): 51-60.
- Mosquera, C. J. 2003. La Modesta Papa Criolla. En: <http://www.angelfire.com>. Consulta: Octubre de 2010.
- Mottram, D.S., Wedzicha, B.L., Dodson, A.T., 2002. Acrylamide is formed in the Maillard reaction. *Nature* 419, 448–449.
- Murali, TP y Duncan EJ (1995) The effects of *in vitro* using triazoles on growth and acclimatization of banana. *Scientia Horticulturae* 64: 243-251.
- Muy-Rangel, D., Siller-Cepeda, J., Díaz-Pérez, J. García-Estrada, R. y Osuna-Enciso, T. 2003. Efecto de las Condiciones de Almacenamiento y el Encerado en el Estatus Hídrico y la Calidad Poscosecha en Frutos de Pepino de Mesa y Mango. Tesis de Doctorado CIAD, A.C. Unidad Culiacán.
- Nagar, P.K., 1995. Changes in abscisic acid, phenols and indoleacetic acid in bulbs of tuberose (*Polianthes tuberosa* L.) during dormancy and sprouting. *Sci. Hort.* 63, 77–82.
- Nourian, F., Ramaswamy, H. S., & Kushalappa, A. C. 2003. Kinetic changes in cooking quality of potatoes stored at different temperatures. *Journal of Food Engineering*, 60, 257–266.
- Nowak, J., Saniewsky, M., Rudnicki, R.M., 1974. Studies on the physiology of hyacinth bulbs (*Hyacinthus orientalis*). I. Sugar content and metabolic activities in bulbs exposed to low temperatures. *J. Hort. Sci.* 49, 383–390.

- Ñústez, C. E. 2001. La papa criolla (*Solanum phureja*): Un Cultivo Para Destacar en Colombia. En: Boletín de la papa (3), 25, <http://www.redepapa.org.html>. 246 p. Consulta: Octubre de 2010.
- Okuda H., Kihara T., Iwagaki Y., 1996. Effects of paclobutrazol application to soil at the beginning of maturation on sprouting, shoot growth, flowering and carbohydrate contents in roots and leaves of satsuma mandarin. J. Hort. Sc. 71(5), 785-789.
- Olszewski, N.; Sun, T.P.; Gubler, F. 2002. Gibberellin signalling, biosynthesis, catabolism, and response pathways. Plant Cell, 14: 61-80.
- Osterloh, A., G. Ebert, W.H. Held, H. Schulz y E. Urban. 1996. Lagerung von Obst und Südfrüchten. Verlag Ulmer, Stuttgart. 253 p.
- Ovchinnikova, A., E. Krylova, T. Gavrilenko, T. Smekalova, M. Zhuk, S. Knapp and D. Spooner. 2011. Taxonomy of cultivated potatoes (*Solanum* section *Petota*: Solanaceae). Botanical Journal of the Linnean Society 165: 107-155.
- Panneerselvam R., Jaleel C.A., Somasundaram R., Sridharan R., Gomathinayagam M. 2007. Carbohydrate metabolism in *Dioscorea esculenta* (Lour.) Burk. tubers and *Curcuma longa* L. rhizomes during two phases of dormancy. Colloids and Surfaces B: Biointerfaces, 59: 59–66.
- Pedreschi, F., Mery, D., Mendoza, F., Aguilera, J.M., 2004. Classification of potato chips using pattern recognition. Journal of Food Science 69, 264–270.
- Plissey, E. 1996. Maintaining Tuber Health During Harvest, Storage, and Post-storage Handling. In: R. C. Rowe (ed.), Potato Health Management. APS PRESS. The American Phytopathological Society. Chapter 6: 41-55.
- Pharis, R.P.; King, R.W. 1985. Gibberellins and reproductive development in seed plants. Annu. Rev. Plant Physiol. 36: 517-568.
- Prange, R.; Kalt, W.; Daniels-Lake, B.; Walsh, J.; Dean, P.; Coffin, R.; Page, R. 1997. Alternatives to currently used potato sprout suppressants. Conference Proceedings. Postharvest News and Information Vol. 9 (3): 37-41.
- Pritchard, M.K., Adam, L.R., 1994. Relationships between fry colour and sugar concentration in stored Russet Burbank and Shepody potatoes. American Potato Journal 71, 59–68.
- Rademacher, W. 2000. Growth Retardants: Effects on Gibberellin Biosynthesis and Other Metabolic Pathways. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology, June 2000, Vol. 51, s. 501-531

- Reust, W., 1986. EAPR working group physiological age of the potato. *Potato Res.* 29, 268–271
- Rodríguez, S., García, M., Álvarez, E., Abad, G., Estrada E., 2000. Efecto del paclobutrazol en la proliferación de brotes y la resistencia al marchitamiento en vitroplantas de ñame cultivadas en medio líquido. *Biotecnología Vegetal*, 1: 27-32
- Rodríguez, D., L.E. Rodríguez y C.E. Núñez. 2006. Heredabilidad y evaluación del contenido de proteínas totales de la colección de papa criolla (*Solanum phureja* juz et buk) de la Universidad Nacional de Colombia), p. 71. En: Memorias del XXII Congreso de la Asociación Latinoamericana de la Papa (ALAP). Toluca, México.
- Rodríguez, M., J. Bou y S. Prat. 2007. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 151-180.
- Rodríguez, M. L. y Núñez, L. C.E. 2007. Cultivar Criolla Guaneña. Registro de cultivar comercial para producción y comercialización de semillas en Colombia N° PAP-07-49. Resolución No. 002656, 1 de Octubre, 2007. Instituto Colombiano Agropecuario ICA.
- Rodríguez L.E., C.E. Núñez y N. Estrada. 2009. Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, nuevos cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agronomía Colombiana*. 27(3), 289-303.
- Rodríguez, F., M. Ghislain, A. Clausen, S. Jansky and D. Spooner. 2010. Hybrid origins of cultivated potatoes. *Theoretical and Applied Genetics* 121(6): 1187-1198.
- Roitsch, T., González, M.C., 2004. Function and regulation of plant invertases: sweet sensations. *Trends Plant Sci.* 19, 606–613.
- Rommens, C. M., Ye, J., Richael, C., & Swords, K. (2006). Improving potato storage and processing characteristics through all-native DNA transformation. *J. Agric. Food. Chem.*, 54(26), 9882–9887.
- Romani S., Rocculi P., Mendoza F., Dalla M. 2009. Image characterization of potato chip appearance during frying. *Journal of Food Engineering* 93, 487–494.

- Sanchez J., Lopez, A., y Rodríguez, L. 2005. Determinación de las etapas críticas en el desarrollo fenológico en el cultivo de la papa *Solanum phureja* (Juz et Buk), frente al ataque de la Polilla Guatemalteca *Tecia solanivora* (Lepidóptera: Gelechiidae). *Agronomía Colombiana* 23 (2): 230 -238.
- Segnini, S., Dejmer, P., y Oster, R. 1999. Relationship between instrumental and sensory analysis of texture and color of potato chips. *Journal of Texture Studies*,30(6), 677-690.
- Shin, K.S., Chakrabarty, D., Paek, K.Y., 2002. Sprouting rate, change of carbohydrate contents and related enzymes during cold treatment of *Lily bulblets* regenerated in vitro. *Sci. Hort.* 96, 195–204.
- Smith, EF, Gribaudo I, Roberts AV y Mottley J (1992) Paclobutrazol and reduced humidity improve resistance to wilting of micropropagated grapevine. *HortScience* 27: 111-113.
- Smith, EF, Roberts AV, Mottley J y Deness S (1991) The preparation *in vitro* of chrysanthemum for transplantation to soil. 4 The effects of eleven growth retardants on wilting. *Plant cell, Tissue and Organ Culture* 27: 309-313.
- Smith, O. 1968. Potatoes: production, storing, processing. Cornell University and the agricultural experiment station. The avi publishing company, Inc. 1st printing. New York, USA. 641
- Schwartz S.H y J.A.D. Zevevaart. 2004. Abscisic acid biosynthesis and metabolism. pp. 137-155. En: Davies P.J. (ed.). *Plant hormones biosynthesis, signal transduction, action!* Kluwer Academic Publ., Dordrecht.
- Sonnewald, U. 2001. Control of potato tuber sprouting. *Trends Plant Sci.* 6(8), 333-335.
- Sowokinos, J. R. 2001a. Pyrophosphorylase in *Solanum tuberosum* L.: Allelic and isozyme patterns of UDPglucose pyrophosphorylase as a marker for cold-sweetening resistance in potatoes. *American Journal of Potato Research*, 78, 57–64.
- Sowokinos, J. R. 2001b. Biochemical and molecular control of cold-induced sweetening in potatoes. *American Journal of Potato Research*, 78, 221–236.
- Sowokinos, J. R. 2007. Internal physiological disorders and nutritional and compositional factors that market quality. In: D. Vreugdenhil (Ed.), *Potato Biology: Advances and Perspectives*, 501-523.

- Stadler, R.H., Blank, I., Varga, N., Robert, F., Hau, J., Guy, P.A., Robert, M.C., Riediker, S., 2002. Acrylamide from Maillard reaction products. *Nature* 419, 449–450.
- Sparenberg, H. 1987. Storage of potatoes at high temperatures. In: A. Rastovski, A. van Es (Eds.), *Storage of potatoes* (pp. 429–440). PUDOC, Wageningen, The Netherlands.
- Sponsel, V.M. 1995. Gibberellin biosynthesis and metabolism. In: *Plant Hormones. Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*. Davies PJ (ed). Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 66-97.
- Spooner, DM., Nuñez, J., Trujillo, G. 2007. Extensive simple sequence repeat genotyping of potato Inandrases supports a major reevaluation of their gene pool structure and classification. *Proc Natl Acad Sci* 104, 19398-19404.
- Sorce, C., Piaggese, A., Ceccarelli, N., Lorenzi, R., 1996. Role and Metabolism of Abscisic Acid in Potato tuber Dormancy and Sprouting. *Plant Physiol.* 101. 149. 548-552.
- Storey, M. 2007. The harvested crop. pp. 441-470. En: Vreugdenhil, D., J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D.K.L. MacKerron, M.A. Taylor y H.A. Ross (eds.). *Potato biology and biotechnology: advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands
- Struik PC, Wiersema SG 1999. *Seed Potato Technology*. CSIRO, Wageningen, The Netherlands
- Suttle J.C., 1995, *Physiol. Plant.* 95, 233.
- Suttle J.C. 1996. Dormancy in tuberous organs: problems and perspectives. pp. 133-143. En: G.A. Lang (ed.). *Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology*, CAB International, Wallingford.
- Suttle, J.C. y J.F. Hulstrand. 1994. Role the endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. *Plant Physiol.* 105, 891-896.
- Suttle J.C., 1998b, *Physiol. Plant.* 103, 59.
- Suttle, J.C. 2004a. Involvement of endogenous gibberellins in potato tuber dormancy and early sprout growth: a critical evaluation. *J. Plant Physiol.* 161, 157-164.
- Suttle, J.C. 2004b. Physiological regulation of tuber dormancy. *Amer. J. Potato Res.* 81, 253-262.

- Suttle, J.C., L.J. Destefano-Beltran, D.C. Knauber y L.L. Huckle. 2005. Changes in ABA content, metabolism and expression of genes involved in ABA biosynthesis and degradation in potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber meristems during chemically forced dormancy termination. pp. 994-996. En: 16th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. Bilbao, España
- Suttle, J.C. 2007. Dormancy and sprouting.. 287-309p. En: Vreugdenhil, D., J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D.K.L.
- Suttle, J.C. y L. Destefano-Beltrán. 2009. Role of metabolism in ABA homeostasis during potato tuber dormancy. *Amer. J. Potato Res.* 86(2), 159.
- Tai, C., y Coleman, K. 1999. Genotype x environmental interaction of potato chip color. *Canadian Journal of Plant Science*, 79, 433–438.
- Talón, M. 2000. Giberelinas. En: *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Arcón-Bieto J y Talón M (eds). Interamericana Mc Graw Hill, España, 325-341.
- Tandon, K.S.; Abegaz, E.; Shewfelt, R.L.; Balwin, E.A.; Scott, J.W. 2000. Interrelationship of sensory descriptors and chemical composition as affected by harvest maturity and season on fresh tomato flavour. *Proc. Florida State Hort. Soc.* 113.
- Taubert, D., Harlfinger, S., Henkes, L., Berkels, R., Schomig, E., 2004. Influence of processing parameters on acrylamide formation during frying of potatoes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 52, 2735–2739.
- Teper P, Dudai N, Fischer R, Belausov E, Zemach H, Shoseyov O, Eshel D. 2010. Mint essential oil can induce or inhibit potato sprouting by differential alteration of apical meristem. *Planta* 232:179–186
- Teper, P., Buskila, Y., Lopesco, Y., Ben, S., Saad, I., Holdengreber, V., Belausov, E., Zemach, H., Ori, H., Lears, A., Eshel, D. 2012. Release of Apical Dominance in Potato Tuber Is Accompanied by Programmed Cell Death in the Apical Bud Meristem. *Plant Physiology*. Vol. 158, 2053–2067.
- Trejo-Martínez, M.A., Orozco, A., Almaguer-Vargas, G., Carvajal-Millán, E., Gardea, A.A., 2009. Metabolic activity of low chilling grapevine buds forced to bud break. *Thermochim. Acta* 481, 28–31.
- Turnbul, C., Hanke, D. 1985. The control of bud dormancy in potato tubers. *Planta* 165: 359–365
- Van Staden J. and G.G. Dimalla, 1978, *J. Exp. Bot.* 29, 1077.

- Van Der Plas L. 1987. Potato tuber storage: Biochemical and physiological changes,. In Y.P.S. Bajaj (ed). Biotechnology in Agriculture and Forestry 3:Potato. Springer-Verlag, Berlin. 113-124.
- Viola, R., J. Pelloux, A. van der Ploeg, T. Gillespie, N. Marquis, A.G. Roberts y R.D. Hancock. 2007. Symplastic connection is required for bud outgrowth following dormancy in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. Plant Cell Environ. 30, 973-983.
- Vreugdenhil, D., X. Xu., J. S. Jung., A. A. M.van Lammern and E. E. Ewing. 1999. Initial anatomical changes associated with tuber formation on single-node potato (*Solanum tuberosum* L.) cuttings: A re-evaluation. Ann. Bot. 84, 675–680.
- Vreugdenhil, D., Bradshaw, J., Gebhardt, C., Govers, F., Taylor, MA., MacKerron, DKL., Ross, HA. 2007. Potato biology and biotechnology. Advances and Perspectives. Oxford, Amsterdam, Elsevier.
- Wiltshire, J., Cobb, A. (1996) A review of the physiology of potato tuber dormancy. *Annals of Applied Biology* 129, 553–569.
- Wieland W., Wample R., 1985. Effects of paclobutrazol on growth, photosynthesis and carbohydrate content of «Delicious» apples. *Scientia Horticulturae* 26, 139-147.
- Werner, H. 1993: Influence of paclobutrazol on growth and leaf nutrient content of mango. *Acta Horticulturae* 341: 255-259.
- Xu, R.Y., Niimi, Y., Han, D.S., 2006. Changes in endogenous abscisic acid and soluble sugar levels during dormancy-release in bulbs of *Lilium rubellum*, *Sci. Hort.* 111, 68–72.
- Yamazaki, H., Nishijima, T., Koshioka, M., 1995. Changes in abscisic acid content and water status in bulbs of *Allium wakegi* Araki throughout the year. *J. Jpn. Soc. Hort. Sci.* 64, 589–598.
- Yamazaki, H., Nishijima, T., Yamato, Y., Koshioka, M., Miura, M., 1999a. Involvement of abscisic acid (ABA) in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. I. Endogenous levels of ABA in relation to bulb dormancy and effects of exogenous ABA and fluridone. *Plant Growth Regul.* 29, 189–194.

- Yamazaki, H., Nishijima, T., Yamato, Y., Hamano, M., Koshioka, M., Miura, M., 1999b. Involvement of abscisic acid in bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. II. A comparison between dormant and nondormant cultivars. *Plant Growth Regul.* 29, 195–200.
- Yamazaki, H., Nishijima, T., Koshioka, M., Miura, H., 2002. Gibberellins do not act against abscisic acid in the regulation of bulb dormancy of *Allium wakegi* Araki. *Plant Growth Regul.* 36, 223–229.
- Yan, H., Chretien, R., Ye, J., & Rommens, C. M. (2006). New construct approaches for efficient gene silencing in plants. *Plant Physiol*, 141, 1508–1518.
- Yeshitela, T., Robbertse, P., Stassen, P. 2004. Paclobutrazol suppressed vegetative growth and improved yield as well as fruit quality of 'Tommy Atkins' mango (*Mangifera indica*) in Ethiopia, *New Zealand Journal of Crop and Horticultural Science*, 32:3,281-293.
- Yim K.O., Kwon Y.W. and Bayer D.E. 1997. Growth responses and allocation of assimilates of rice seedlings by paclobutrazol and gibberellin treatment. *Journal of plant growth regulation.* 16: 35-41.
- Zapata, J., Navas, G., Tamayo, A., Diaz, C. 2006. Manejo agronómico de la papa criolla para el procesamiento industrial. CORPOICA. Boletín Técnico No. 19. Centro de Investigación La Selva. Rionegro, Antioquia. 44 p.
- Ziv, M., Yogev, T., Krebs, O. 1986. Effect of paclobutrazol and chlormequat on growth pattern and shoot proliferation of normal and variant *Aechmea fasciata* 'Baker' plants regenerated *in vitro*. *Israeli Journal of Botany.* 35: 175- 182.
- Ziv, M y Hadar, A. 1991. Morphogenic patterns of plants micropropagated in shaken flasks or large scale bioreactor cultures. *Israeli Journal of Botany* 40: 145-153.
- Ziv, M. 1990. The effect of growth retardants on shoot proliferation and morphogenesis in liquid cultured *Gladiolus* plants. *Acta Horticulturae* 280: 207-214.

7 Anexos

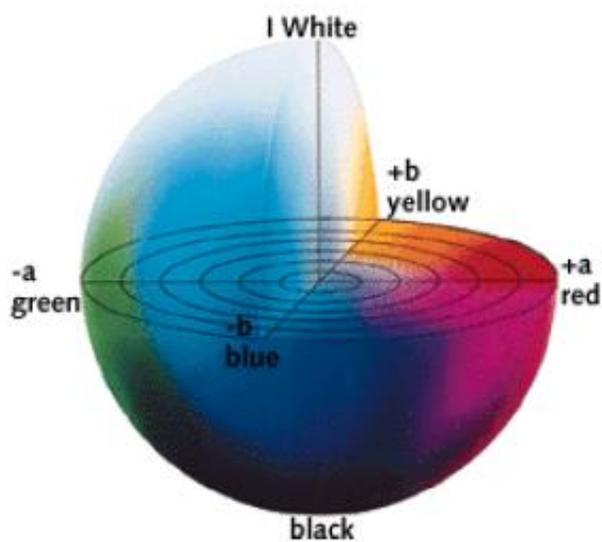
Anexo 7-1 Área cosechada de papa criolla en Colombia para el 2013



Anexo 7-2 Composición nutricional de la papa criolla

Papa Criolla con cáscara	
Datos: 100 g porción comestible	
Agua (g)	75,5
Proteínas (g)	2,5
Gasas (g)	0,1
Cenizas(g)	1
Carbohidratos totales (g)	20,9
Energía (kcal)	95
Calcio (mg)	7,0
Fosforo (mg)	54
Hierro (mg)	0,6
Vitamina A Equiv. totales (g)	6,0
Tiamina (mg)	0,08
Riboflavina (mg)	0,06
Niacina (mg)	2,5
Vitamina C (mg)	15,0

Anexo 7-3 Figura espacio de color CIELab



Anexo 7-4 Tipos de pérdida de dominancia apical (DA) en tuberculos de papa almacenada

