

31967

2



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

DIVISIÓN DE ESTUDIOS DE POSGRADO
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**ESTUDIO DEL EFECTO DE TEMPERATURAS
CONTRASTANTES SOBRE EL CRECIMIENTO
Y EL COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO EN
PLANTAS DE PAPA (*Solanum tuberosum* L.)**

T E S I S
QUE PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

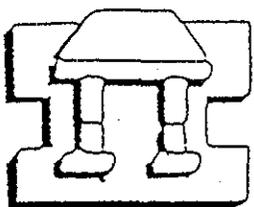
(BIOLOGÍA DE RECURSOS VEGETALES)

P R E S E N T A:

HÉCTOR GONZÁLEZ BRISEÑO

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE ISAAC SARQUÍS RAMÍREZ.



IZTACALA

LOS REYES IZTACALA, MÉXICO, MÉXICO 2001

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN



Universidad Nacional
Autónoma de México



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

El presente trabajo fue realizado en las instalaciones de la UNAM FES-Iztacala, en el Laboratorio de Ecofisiología, de la Unidad de Morfofisiología, en el Invernadero del Jardín Botánico, así como en las instalaciones del Instituto de Fisiología Celular UNAM.

El trabajo de campo fue realizado en el poblado de Tlaltizapán, Morelos, México y en un predio de San Jerónimo Lídice, Distrito Federal, México.

AGRADECIMIENTOS

A la Universidad Nacional Autónoma de México; Dirección General de Apoyo al Personal Académico, proyecto *DGAPA 209193*. Por el apoyo brindado para la realización de mis estudios de maestría.

A Sabritas S.A de C.V, por el apoyo brindado en la donación de los cultivares de papa Alfa, Atlantic y Herta, para la realización de este trabajo

Al Dr. Jorge Isaac Sarquís Ramírez, quien como profesional y persona es un gran ejemplo a seguir, y quien tuvo plena confianza en mí, supo guiarme acertadamente y por todos sus valiosos consejos que se ven culminados en el presente trabajo, así como por su gran amistad y sinceridad.

Al Dr. Sergio González Moreno, quien confió en mí a lo largo de mi estancia en la maestría y por sus valiosas observaciones en la revisión del manuscrito, por su amistad.

Al Dr. Ignacio Peñalosa Castro, por el apoyo brindado y sus acertadas observaciones en la revisión del manuscrito, por su amistad

Al M. en C Daniel Tejero Diez, quien por sus valiosas contribuciones en las correcciones y mejoramiento del manuscrito, por su confianza y amistad

Al M en C. Juan Gerardo Ortiz Montiel, por sus acertadas observaciones en la corrección y mejoramiento de este trabajo, por su amistad.

DEDICATORIA

A mis Papás:

Jesús González Márquez † ; *Rosa Briseño Ríos*; por haberme dado el don de lo más maravilloso que es la vida, guiarme a través de las tempestades y alegrías y especialmente a mi papá que siempre tuvo plena confianza e ilusión en que fuese un hombre de bien y donde quiera que se encuentre es mi guía espiritual. A Dios y a ustedes.

A mi esposa e hijas:

Hortencia Torres Esquivel; por ser mi gran compañera y amiga; por su apoyo moral y espiritual; por brindarme su confianza e ímpetu de superación.

"Rosa Reina González Torres"; por la gran alegría e ilusión que me trasmites en lo más profundo de mi corazón y que a pesar de tu edad eres capaz de cambiar mi inercia por una superación continua.

"Diana Laura González Torres"; por tu linda sonrisa e inocencia que me transforma ...

A mis hermanos:

Gabino; Maria Luisa.; Salvador; Beatriz; Maria Eugenia y Porfirio (Chuy)

A todos mis sobrinos.

A mis suegros:

Jose Natividad Torres Martínez. y Ma. Reynalda Esquivel Mora.

A mis cuñados (as) .

Con una mención muy especial a la Sra Pera † , Don Vicente † , Doña Vicky y al Ing. Javier Nava por su apoyo y amistad desinteresada que me brindaron.

A mis Amigos que me engrandecen con su amistad.

A Dios y a ustedes. Gracias.

ABREVIACIONES USADAS EN LA TESIS.

Adenosine 5'-Triphosphate	AIP
Acido Abscísico	ABA
Ampere	A
Antes meridiano	AM
Alfa	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Alfa 3h, 9h; 25 y 35° C	Clón de <i>Solanum</i> ; en tratamiento
Atlantic	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Atlantic 3h; 9h ; 25,35 y 40° C	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.; en tratamiento
Bovine Serum Albumin	BSA
Bióxido de carbono	CO ₂
Burbank	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Capacidad de campo	c.c
Centímetros	cm.
Cultivar	cv, variedad
Clorofila	Chl
Conductancia	¹ /resistencia
Conductancia estomática	Cond. Estom.
Desiree	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
DIO-28	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Densidad de Flujo Fotónico Fotosintético	DFFF
Días después de emergencia	dde
Días después de siembra	dds
Dithiothreitol	DTI
Eficiencia en la fijación de carbono	EFC
Eficiencia en el Uso del Agua	EUA
Ethylenediaminetetraacetic Acid	EDTA
Fotosíntesis neta	PS neta
Fósforo inorgánico	Pi
Fructosa-6-fosfato	F6P
Fructosa 1-6-bisfosfato	F16BP
Grados centígrados	° C
Gramos	g
Glucosa 6-fosfato	G6-P
Glicerinaldehído-3-fosfato	G3P o PGA
Hidróxido de potasio	KOH
Hectárea	ha
HEPES-NaOH	(N-[2-Hidroxyethyl]piperazine-N'-[2-ethanesulfonic acid])-Hydroxide of sodium
Herta	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Herta 3h, 9h; 25,35,40° C; Control, 22-30 y 46-50	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.; en tratamiento
Hora	h
Kilogramos	Kg.
Litros	l
Metros sobre el nivel del mar	msnm
2-Mercaptoethanol	(2-Hydroxyethylmercaptan; B-mercaptoethanol)
Minutos	min
Milimolar	mM
Molar o Molaridad	M
Nitrógeno	N
Oxígeno	O ₂
Partes por millón	PPM
Planta	pl
Polyvinyl pirrolidone	PVP

Potencial de hidrógeno	pH
Polyethylene Glycol	PEG
Pasado meridiano	PM
Ribulosa bisfosfato carboxilasa oxigenasa	RuBISCO
Ribulosa bisfosfato	RuBP
Russet	Clón de <i>Solanum tuberosum</i> L.
Sacarosa	S
Sacarosa fosfato	SP
Sacarosa fosfato sintetasa	SPS
Segundo	s
SJ; TL Alfa	Localidades; variedad cultivada
SJ; IL Atlantic	Localidades; variedad cultivada
SJ; IL Herta	Localidades; variedad cultivada
<i>Solanum tuberosum</i>	<i>S. tuberosum</i>
<i>Solanum cardiophyllum</i>	<i>S. cardiophyllum</i>
<i>Solanum chaucha</i>	<i>S. chaucha</i>
Sacarosa fosfato sintetasa	SPS
Iriton X-100	(t-Octylphenoxy polyethoxyethanol)
Triosa fosfato	Triosa-P
Uridin difosfato	UDP
Uridin difosfato glucosa	UDP-g

CONTENIDO

	PÁGINAS
ABREVIACIONES USADAS EN LA TESIS	V, VI
ÍNDICE DE CUADROS	IX
ÍNDICE DE FIGURAS	X
RESUMEN	XI
SUMARY	XII
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES	3
2.1 ORIGEN E IMPORTANCIA DEL CULTIVO DE PAPA (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	3
2.2 MORFOLOGÍA DE LA PLANTA	3
2.3 FACTORES AMBIENTALES Y SU INFLUENCIA SOBRE EL DESARROLLO DE LAS PLANTAS DE PAPA (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	4
2.4 RESPUESTAS DE LAS PLANTAS DE PAPA A TEMPERATURAS ALIAS	6
2.4.1 Niveles de CO ₂ , Fotoperíodo y Densidad de Flujo Fotónico Fotosintético	6
2.4.2 Fotosíntesis-Respiración	8
2.5 EFECTOS DE LA TEMPERATURA SOBRE LA PARTICIÓN DE MATERIA SECA	10
2.6 OBJETIVOS	14
2.6.1 OBJETIVO GENERAL	14
2.6.2 OBJETIVOS PARTICULARES	14
2.7 HIPÓTESIS	15
3. MATERIALES Y MÉTODOS	16
3.1 SITIO DE TRABAJO	16
3.2 MATERIAL VEGETAL	16
3.2.1 Manejo del cultivo	16
3.2.2 Control de malezas en campo	17
3.2.3 Manejo de plantas cultivadas en macetas	17
3.3 MUESTREOS Y MEDICIONES EN CAMPO	17
3.3.1 Peso fresco y Peso seco	17
3.3.2 Mediciones no destructivas	18
3.3.3 Fotosíntesis aparente	18
3.3.4 Porometría	18
3.3.5 Mediciones en cámara de crecimiento	18
3.3.6 Respiración aparente	19
3.3.7 Ensayos de respiración oscura	19
3.3.8 Ensayos de SPS en hojas de papa	20
4. RESULTADOS	22
4.1 LOCALIDADES Y CLIMAS CONTRASTANTES	22
4.2 ANÁLISIS DEL CRECIMIENTO	23

4.3	RENDIMIENTO	24
4.4	FOTOSÍNTESIS APARENTE EN PLANTAS DE PAPA EN CONDICIONES DE CAMPO	26
4.4.1	Variación clonal en asimilación de CO ₂ bajo climas contrastantes.	26
4.5	FOTOSÍNTESIS NETA EN PLANTAS DE PAPA CULTIVADAS EN MACETAS	28
4.6	FOTOSÍNTESIS APARENTE EN PLANTAS INTACTAS BAJO CONDICIONES TÉRMICAS CONTROLADAS	30
4.6.1	Plantas intactas sometidas independientemente a tratamientos térmicos	30
4.6.2	Plantas de papa expuestas a un gradiente térmico ascendente y continuo por intervalos de tiempo variables.	32
4.7	RESPIRACIÓN APARENTE	34
4.7.1	Plantas jóvenes intactas sometidas a estrés térmico en cámara de crecimiento	34
4.8	RESPIRACIÓN OSCURA.	34
4.8.1	Discos de hojas sometidas al estrés térmico	34
4.9	POROMETRÍA.	38
4.9.1	Transpiración de plantas estresadas en cámara de crecimiento.	38
4.9.2	Conductancia en plantas estresadas en cámara de crecimiento	38
4.10	EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA (EUA).	38
4.10.1	Plantas en condiciones controladas	38
4.10.2	Plantas en condiciones de campo	40
4.10.3	Plantas jóvenes en condiciones de campo de dos localidades (EUA acumulada a lo largo del día)	43
4.10.4	Plantas tuberizantes en condiciones de campo de dos localidades (EUA acumulada a lo largo del día).	43
4.11	ACTIVIDAD <i>IN VITRO</i> DE SACAROSA FOSFATO SINTETASA (SPS) EN PLANTAS DE PAPA.	45
4.11.1	Actividad <i>in vitro</i> (condiciones saturantes de sustrato) de SPS, en hojas de papa, (20-25 dds) cultivadas en macetas en condiciones ambientales.	45
4.11.2	Actividad <i>in vitro</i> (condiciones limitantes de sustrato) de SPS, en hojas de papa, (20-25 dds) cultivadas en macetas en condiciones ambientales	45
4.11.3	Actividad <i>in vitro</i> de SPS en hojas de papa variedad Herta, en condiciones ambientales y mantenidas con 12 horas de luz, durante periodos contrastantes de calor	49
4.11.3.1	Actividad de SPS en hojas de papa variedad Herta en condiciones ambientales	49
4.11.3.2	Actividad de SPS en hojas de papa variedad Herta en condiciones de calor durante dos periodos continuos con un fotoperiodo de 12 h y alta DFFF.	49
5	DISCUSIÓN.	54
6.	CONCLUSIONES.	64
7.	PERSPECTIVAS	67
8	BIBLIOGRAFÍA	69

ÍNDICE DE CUADROS.

<i>Cuadro 1.- Temperaturas promedio máximas y mínimas del aire durante el día y la noche en las localidades de San Jerónimo (clima templado) y Tlaltizapán (clima cálido).</i>	22
<i>Cuadro 2.- Crecimiento de tres variedades de papa en dos localidades con climas contrastantes durante el ciclo del cultivo.</i>	24
<i>Cuadro 3.- Distribución de materia seca en tres variedades de papa cultivadas en condiciones de campo bajo climas contrastantes.</i>	25
<i>Cuadro 4.- Tasa de fotosíntesis aparente ($\mu\text{moles de CO}_2 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$) en hojas de dos Variedades de papa cultivadas bajo condiciones de campo en climas contrastantes.</i>	27
<i>Cuadro 5.- Efecto de la temperatura en plantas de papa cultivadas en maceta y su Respuesta a algunos parámetros fisiológicos.</i>	39
<i>Cuadro 6.- Efecto de las altas temperaturas en hojas de papa y su influencia sobre Las concentraciones de CO_2 a nivel intracelular (Ci), así como en la fotosíntesis, Temperatura foliar y humedad relativa, con intensidades mayores a $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$.</i>	52
<i>Cuadro 7.- Condiciones de muestreo en plantas de la variedad Herta cultivadas en Maceta (clima templado) con un fotoperíodo de 12 h y alta DFFF.</i>	53

ÍNDICE DE FIGURAS.

Figura 1a, b y c. Fotosíntesis neta en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones ambientales (plantas control) y plantas manipuladas en cámara de crecimiento.	29
Figura 2. Fotosíntesis aparente, en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones Ambientales.	31
Figura 3. Fotosíntesis aparente, en plantas jóvenes (30 dde) CULTIVADAS en condiciones ambientales.	33
Figura 4. Tasas de respiración aparente, en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en Condiciones ambientales.	36
Figura 5. Consumo de oxígeno por discos de hojas de tres variedades de papa.	37
Figura 6. Eficiencia en el uso del agua en plantas jóvenes (40 dds) de tres clones de papa crecidas en temperaturas contrastantes de campo en dos localidades.	41
Figura 7. Eficiencia en el uso del agua en plantas tuberizantes (76 dds) de tres clones de papa crecidas temperaturas contrastantes de campo en dos localidades.	42
Figura 8. Eficiencia en el uso del agua (a) en plantas jóvenes (40 dds) y (b) tuberizantes (76 dds) de tres clones de papa crecidas en temperaturas contrastantes de dos localidades bajo condiciones de campo.	44
Figura 9. Actividad de SPS en plantas de papa cultivadas en maceta-condiciones ambientales.	47
Figura 10. Actividad de SPS acumulada en plantas de papa cultivadas en macetas-condiciones ambientales.	48
Figura 11. Actividad de Sacarosa Fosfato Sintetasa (SPS) en plantas jóvenes (30 dds) del cultivar Herta, cultivada en macetas bajo condiciones ambientales y sometidas a dos períodos continuos de calor con altas intensidades lumínicas.	51

RESUMEN.

Solanum tuberosum L., es una de las especies cultivadas de mayor importancia a nivel mundial. La importancia agronómica de ésta especie radica en su alta productividad (ton/ha) Sin embargo, las principales limitantes para la producción de papa en regiones con climas subtropicales de México y del mundo son las altas temperaturas, así como la falta de clones adaptados a éstas regiones. El presente trabajo está orientado a la evaluación del potencial tolerante a calor de algunos clones comerciales de papa cultivados en campo en climas contrastantes, así como a la evaluación de algunos parámetros fisiológicos y bioquímicos bajo condiciones controladas. Los resultados de éste trabajo indican fuertes alteraciones en los patrones de partición de materia seca y en la biosíntesis de sacarosa en las plantas de papa a lo largo del ciclo vegetativo por efecto del calor. Se observó una reducción en días a emergencia y las plantas crecieron poco, el área foliar se redujo drásticamente; también se acortó el período a tuberización y se redujo la acumulación de materia seca en tallos y tubérculos. Por otra parte, la fotosíntesis aparente en plantas jóvenes (40 dds) y plantas tuberizantes (76 dds) se redujo, independientemente del cultivar evaluado, hasta el grado de volverse negativa (15 a 18 horas del día). Por otra parte, al mantener plantas de papa bajo regímenes térmicos ascendentes (20 a 40°C) también se observó una reducción en tasa fotosintética conforme se incrementó la temperatura foliar, hasta el grado de registrarse tasas negativas a temperaturas extremas (40 °C). Cuando las plantas de papa se mantuvieron a intervalos cortos y largos bajo calor (3 y 9 horas, respectivamente), pudo apreciarse en períodos cortos de exposición (20-35 °C) cierta respuesta de adaptación en la variedad Herta a 35°C, mientras que la variedad Alfa redujo sus tasas de asimilación de CO₂. Sin embargo, al incrementarse el tiempo de exposición al calor (20-35 °C) la variedad Alfa mostró tasas de fotosíntesis sostenidas a 20 y 35 °C. Por otra parte, respecto a la respiración oscura, la variedad Herta mantuvo las mayores tasas en el consumo de O₂, mientras que la variedad Alfa mostró menor consumo de O₂ y relativamente baja afectación por calor. Respecto a la transpiración foliar, las plantas cultivadas en clima cálido perdieron 3 veces más agua, respecto a aquellas cultivadas en condiciones de clima templado a la hora del día de mayores temperaturas, mientras que en cámara de crecimiento la pérdida de agua no fué importante (20 a 35 °C). A 40 °C se observó en los tres clones una disminución drástica de intercambio gaseoso. También se observó que a temperaturas altas se altera el patrón de actividad *in vitro* de la enzima sacarosa fosfato sintetasa (SPS) sin importar el tiempo que las plantas sean expuestas al calor. Consistentemente, la actividad de sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en hojas de Herta se vio más favorecida con temperaturas templadas, mientras que con altas temperaturas la biosíntesis de sacarosa se redujo fuertemente.

SUMMARY.

Solanum tuberosum L, is one of the most important cultivated species in the world. The agronomic importance of this species resides in its high productivity (ton/ha). However, the main obstacles for potato production in regions with subtropical climates of Mexico and the world are the high temperatures, as well as the lack of clones adapted these regions. The present work was designed evaluate the heat tolerance potential of some commercial clones of potato cultivated in field in contrasting climates, as well as to evaluate some physiologic and biochemical parameters under controlled conditions. The result of this work indicates strong alterations in the patterns of partition of dry matter and sucrose biosynthesis in the potato plants along the vegetative cycle under heat stress. A reduction was observed in days to emergency and the plants grew poorly, the foliar area was reduced drastically; also, the period to tuberization became shorter and the accumulation of dry matter in shafts and tubers decreased significantly. On the other hand, the apparent photosynthesis in young plants (40 dds) and tuberizing plants (76 dds) decreased, independently of the clone to the point of becoming negative (15 at 18 hours of the day). On the other hand, when maintaining potato plants artificially at increasing thermal regimens (20 to 40° C) a reduction was also observed in rate of photosynthesis. As temperature was increased, the rate decreased to the point of registering negative rates at extreme temperatures (40° C). When the potato plants were subjected to short and long intervals under heat (3 and 9 hours, respectively), it could be appreciated in short periods of exhibition (20 -35° C) a certain response of adaptation in the c.v Herta to 35° C, while the c.v Alpha reduced its rates of assimilation of CO₂. However, when the time of exhibition to the heat (20-35° C) was increased, the c.v Alpha showed photosynthesis rates sustained at 20 and 35° C. On the other hand, regarding the dark in respiration, the c.v Herta maintained the highest rates in the consumption of O₂, while the c.v Alpha showed lower consumption of O₂ and a relatively small effect by heat. Regarding transpiration rate, plants cultivated in warm climate lost 3 times as much water as those cultivated under conditions of temperate climate when the day was hottest, while in growth chamber the loss of water was not important (20 to 35° C). At 40° C, a drastic decrease of gas exchange was observed in the three clones under study. On the other hand, regardless of the it was also observed that at high temperatures the sucrose-phosphate synthase (SPS) enzyme activity pattern loses temper in vitro time that the plants are exposed to the heat. Consistently, the sucrose-phosphate synthase (SPS) activity in c.v Herta was more favored with temperate temperatures, while at high temperatures the sucrose biosynthesis decreased strongly in cv. Herta.

1. INTRODUCCIÓN.

El crecimiento y desarrollo de las plantas es propiciado por la capacidad de estas para sintetizar sus propios carbohidratos, necesarios durante el ciclo vegetativo, además de la acumulación de una parte de estos en sus órganos de reserva (semillas, tallos, tubérculos, etc.), las plantas pueden ser afectadas en su desarrollo por diferentes factores bióticos ó abióticos tales como plagas, enfermedades, luz, temperatura, humedad y nutrientes entre otros así como por absorción de CO₂ para la fotosíntesis, este proceso implica que las plantas expongan su lámina foliar húmeda a una atmósfera seca y en consecuencia sufran una pérdida de agua por transpiración. Sin embargo, el enfriamiento resultante con frecuencia representa una proporción considerable de la disipación de calor por las hojas, lo cuál es esencial para mantener temperaturas adecuadas para la fotosíntesis (Coombs et al., 1988)

Solanum tuberosum L, es una especie que requiere de condiciones edafológicas y climáticas específicas tales como suelos franco-arenosos con buen drenaje y temperaturas de 16 a 20 °C Presenta un ciclo vegetativo de 95 a 160 días Se ha observado que es muy sensible a temperaturas mayores al rango de 20 a 25 °C, presenta inducción a la tuberización pero sin llegar a desarrollarse los tubérculos en número y tamaño satisfactorio a nivel comercial El crecimiento de la planta de papa es fuertemente alterado al inicio de la formación de los tubérculos. En condiciones óptimas el inicio de la formación de tubérculos ocurre en el extremo de los estolones, caracterizados por su crecimiento diageotrópico (prolongación de tejido semejante a raíces en etapas tempranas). La transformación de los estolones se manifiesta como un alargamiento y acumulación de almidón, cese de la división celular en dirección longitudinal, se incrementa ahora el plano lateral y así se produce un engrosamiento del ápice del estolón Por otra parte las hojas se vuelven más grandes y delgadas y asumen un ángulo menor respecto al tallo; se reduce la ramificación y se acelera la senescencia de la planta (Ewing, 1990)

En México el cultivo de papa es de temporal en los estados de México, Puebla, Tlaxcala y Querétaro en los meses de Mayo a Septiembre Mientras que en Sinaloa, Coahuila,

Chihuahua, Tamaulipas, Nuevo León y Michoacán, el establecimiento del cultivo se realiza en los meses de Septiembre a Enero bajo condiciones de riego. En ambas épocas el cultivo es de clima templado

Por otra parte, en los países en desarrollo la mayor cantidad de papas son consumidas en fresco; menos del 5% de la producción es procesada o usada como forraje, 15% es usada como semilla, 10% es desperdiciado y el 70 -75 % es consumido por humanos. El consumo anual (per cápita) en Latino América es de 23 kilogramos, mientras que en África y países orientales el consumo apenas se acerca a 7 Kg. (Orozco, 1993)

Dado el incremento en la demanda de papa para consumo directo, así como para su industrialización (harinas, frituras, etc) resulta atractivo realizar esfuerzos interdisciplinarios para incrementar el rendimiento por superficie, así como introducir dicho cultivo en nuevas áreas con gran potencial de producción, principalmente en zonas de climas subtropicales, donde los cultivos tradicionales han dejado de representar un atractivo económico para los productores, por lo que resulta importante la introducción, evaluación y adaptación de cultivares de papa que sean rentables.

El presente trabajo se desarrolló como el inicio de una línea de investigación enfocada a documentar la respuesta a calor de la planta de papa, con miras a identificar marcadores fisiológicos de resistencia a calor que puedan usarse en un programa de fitomejoramiento. Asimismo, se pretende identificar aquellos posibles procesos metabólicos que sean particularmente sensibles a calor, que explique la respuesta general del crecimiento y rendimiento del cultivo en esas condiciones.

2. ANTECEDENTES.

2.1 ORIGEN DE LA PAPA

La papa pertenece a la familia Solanaceae, dentro de la cuál se encuentra también al jitomate (*Lycopersicon esculentum* Mill), al chile (*Capsicum annum* L.) y al tabaco (*Nicotiana tabacum* L). El género Solanum de gran importancia para la sección Tuberosum incluye alrededor de 1,700 especies, muchas de las cuales no tuberizan y se encuentran en estado silvestre. Algunas pueden ser utilizadas en los programas de mejoramiento genético como fuentes de resistencia a enfermedades tales como el mildiú (*Erisiphe chichoracearum*), tizón tardío (*Phytophthora infestans* (Mont) De Bary), tizón temprano (*Alternaria solani*) y la marchitez bacteriana (*Pseudomonas solanacearum*). Entre las especies que se han utilizado para éste fin se encuentran *Solanum demissum* Lindl y *S. cardiophyllum* Lindl. entre otras. Hawkes (1990); Orozco (1993)

El origen geográfico de la papa se ha ubicado en dos posibles centros de América del Sur: Para la subespecie *andigenum*, Perú y Bolivia, y para la subespecie *tuberosum*, en la isla Chiloé al Sur de Chile, (Christiansen, 1967; Hawkes, 1990). Sin embargo, es importante mencionar que en México se han reportado 40 especies de papa, 33 de la Subsección *Hyperbasarthrum*, entre las que se encontraron *Solanum cardiophyllum* Lindl. y *S. demissum* Lindl. y además 7 de la sección *Basarthrum* tales como *S. appendiculatum*, *S. inscendens*, etc. Christiansen, (1967); Hawkes, (1990); Correl, et al (1967).

La papa constituye uno de los alimentos más importantes tanto en América como en Europa. Los españoles la introdujeron en Europa en el siglo XVI durante la conquista de América y dos siglos después ya era un cultivo básico en el viejo continente. Actualmente la papa circunda el mundo y se cultiva en varios continentes como alimento fundamental en la dieta humana (Hawkes, 1990)

2.2 MORFOLOGÍA DE LA PLANTA.

La papa es una planta dicotiledónea criptófita, la cual puede persistir en el campo vegetativamente (en forma de tubérculo) de una estación a otra (Orozco, 1993)

La planta de papa es descrita como tipo herbáceo con una altura de 60 a 90 cm, provista de un sistema caulinar aéreo y otro subterráneo de naturaleza rizomática, en el que se originan los tubérculos (Christiansen, 1967; Orozco, 1993). Las hojas son de tipo pinnado o compuestas, con varios folíolos opuestos y uno grande terminal. Los tallos aéreos son de tipo erecto, con ramificaciones no muy desarrolladas. La raíz de la planta es de tipo adventicio, que en la mayoría de suelos se localizan en los primeros 40 cm del suelo, aunque en los suelos arcillosos profundizan menos que en los arenosos. La inflorescencia típica de la papa es una cima terminal, aunque en algunas especies excepcionalmente es una umbela; las flores tienen largos pedúnculos y pueden ser simples o compuestas. La flor es completa y los cinco pétalos se fusionan formando un tubo floral. Los frutos son amarillos a verdes, suaves, con un diámetro de aproximadamente 2 cm. Las semillas son redondas pequeñas y planas. En los rizomas pueden verse hojas escumiformes y de ellos surgen raíces adventicias. En estos tallos subterráneos se producen unos hinchamientos o tubérculos de forma oval, redondeada o claviforme, con una estructura caulinar típica, se observa a simple vista unas escamas en cuyas axilas se encuentran yemas de crecimiento que se llaman ojos y que se disponen en espiral sobre la superficie del tubérculo (Christiansen, 1967; Bailey and Bailey, 1976)

2.3 FACTORES AMBIENTALES Y SU INFLUENCIA SOBRE EL DESARROLLO DE LAS PLANTAS DE PAPA.

El crecimiento y desarrollo de las plantas se altera por diversos factores como: luz, temperatura, agua, nutrientes y bióxido de carbono. Estos factores no solo afectan fotosíntesis, sino que afectan otros aspectos del metabolismo (Nava y Larqué, 1990)

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Una de las mayores limitantes para la producción de papa en países en desarrollo es la temperatura supraóptima para tuberización que caracteriza a muchas regiones durante buena parte del año (Dodds, 1990).

Los estomas desempeñan un papel crucial en el control del equilibrio entre la pérdida de agua y la ganancia de carbono; esto es reflejado en la producción de biomasa. La medición de la apertura estomática (i.e., de la resistencia a la transferencia de CO₂ y vapor de agua entre la atmósfera y el tejido foliar, a través de los estomas) es de gran importancia para los estudios del efecto de la temperatura elevada sobre el intercambio gaseoso (Coombs, et al, 1988). La limitación que presentan los estomas al flujo de CO₂ y vapor de agua correlaciona con el déficit hídrico foliar (Conductancia = $1/\text{resistencia}$). Así los flujos son directamente proporcionales a la conductancia e inversamente proporcionales a la resistencia estomática. Nava y Larqué, (1990) reportaron altos niveles de conductancia en las especies de *S cardiophyllum* Lindl., respecto a *S tuberosum* L. (cv 750489), bajo estrés de calor

El crecimiento de la planta de papa es fuertemente alterado cuando se inicia la formación de tubérculos. En condiciones óptimas el inicio de la formación de los mismos ocurre en el ápice de los estolones, caracterizados por su crecimiento diageotrópico. La transformación de los estolones se realiza como un alargamiento y acumulación de almidón, cese de la división celular en dirección longitudinal pero incremento de ésta y alargamiento en el plano lateral, produciéndose un engrosamiento del ápice del estolón (Ewing, 1990). Las hojas se vuelven mas grandes y delgadas y asumen un ángulo menor respecto a los tallos, se reduce la ramificación y se acelera la maduración y la senescencia de la planta (Ewing, 1990).

La formación de tubérculos es promovida por días cortos, temperaturas bajas, niveles altos de radiación, poco nitrógeno en el suelo y tubérculos-semilla viejos (Ewing, 1990; Manrique and Bartholomew, 1991). La planta presenta una reducción en el crecimiento por efecto de la interrelación entre enzimas, hormonas y quizá membranas, desviando el balance metabólico de tal manera que hay menos fotoasimilados disponibles para el crecimiento del tubérculo (Reynolds y Ewing, 1989; Wolf, et al, 1990). Asimismo las diferencias genéticas en

la habilidad de cultivares de papa para crecer bien bajo condiciones de calor pueden estar más relacionadas con la respiración que con la fotosíntesis (Ewing, 1981).

Las temperaturas elevadas pueden afectar potencialmente el rendimiento de tubérculos de varias maneras; a través de una alteración en el patrón de partición de fotoasimilados entre los diferentes órganos de la planta; es esto, más que la reducción general en crecimiento, lo que puede representar el principal problema en las regiones agrícolas del mundo donde el cultivo presentaría estas limitantes (Ewing, 1981; 1990). La partición de materia seca hacia los tubérculos responde fuertemente a la temperatura ambiental; la partición y producción de materia seca son dos características que se alteran por el manejo del suelo, el ambiente o ambos. Por ejemplo, al aplicar altas concentraciones en el suelo de fósforo (P) se promueve la senescencia de los ápices, altas concentraciones de Nitrógeno (N) prolongan la vida de los ápices pero se reduce el tamaño de los tubérculos (Manrique and Bartholomew, 1991)

Las altas temperaturas son aparentemente amortiguadas por altas intensidades luminosas y fotoperíodos cortos, así como por fotoperíodos críticos largos (Menzel, 1985). Se ha reportado la disminución de área foliar, número de tubérculos y peso de los mismos por efecto de calor; el daño puede agravarse por un alto contenido de nitrógeno en el suelo, por estrés de sequía y por bajos niveles de radiación (Menzel, 1985; Jager y Hammes, 1989; Trebejo y Midmore, 1990; Midmore y Prange, 1992, Sarquís, *et al.*, 1996).

También es importante señalar que en cuanto a la acumulación de almidón en el tubérculo, es muy importante considerar la temperatura del suelo, pues se ha observado en plantas cultivadas en macetas que a temperaturas elevadas del aire, pero no del suelo, las plantas tuberizan mejor que cuando el suelo está más caliente, solo produciéndose microtubérculos, lo cual sugiere que el estímulo de la tuberización sí está presente pero se inhibe su expresión (Reynolds y Ewing, 1989), mientras que en el segundo caso se inhibe la producción misma de dicho estímulo

2.4 RESPUESTAS DE LAS PLANTAS DE PAPA A TEMPERATURAS ALTAS.

2.4.1 Niveles de CO₂, Fotoperíodo y Densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF).

Generalmente es aceptado que las plantas son favorecidas al incrementarse las concentraciones de CO₂ ambiental (niveles superiores a 350 $\mu\text{mol mol}^{-1}$), especialmente en plantas de metabolismo fotosintético C₃. Sin embargo, el beneficio del enriquecimiento con CO₂ bajo diferentes niveles de radiación no es muy claro cuando otros factores no son limitantes y la radiación es alta, el CO₂ se vuelve limitante para el crecimiento de las plantas, pero cuando la radiación es limitante, el CO₂ no lo es. El enriquecimiento con CO₂ (350 a 1000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$) en combinación con niveles de 400 a 800 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de Densidad de Flujo Fotónico Fotosintético (DFFF) y fotoperíodos de 12 y 24 horas para los cultivares Norland, Russet Burbank y Denali, manipulados en cámaras de crecimiento, respondieron positivamente con grandes incrementos en acumulación de materia seca. Todos los cultivares mostraron un incremento en la producción de tubérculos en respuesta a concentraciones elevadas de CO₂ sobre todo (+39%) con 12 horas de fotoperíodo y baja DFFF (200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Un moderado aumento (+27%) resultó cuando la DFFF se incrementó a 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. A 24 horas de fotoperíodo se observó un ligero incremento (+9%) con DFFF de 400 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$ mientras que se observó un ligero decremento (-9%) con una DFFF de 800 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. El peso seco total de la planta correlacionó alta y positivamente con el peso seco de los tubérculos a altas concentraciones de CO₂, se registró incrementos de (+34%) con 12 horas y baja DFFF, (+19 %) con 12 horas a altas DFFF, (+9%) con 24 horas y baja DFFF, y (-9%) con 24 horas y alta DFFF. *Solanum tuberosum* L., es una especie que presenta un metabolismo del tipo C₃ (Sale, 1974; Ku *et al.*, 1977; Dwelle *et al.*, 1981; 1985). Se ha observado en papa que la conductancia estomática se incrementa linealmente, conforme la DFFF se incrementa de 500 a 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, no obstante que el aparato fotosintético se saturaba alrededor de los 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (60 % la intensidad de un día soleado). Por otro lado también se ha reportado que la saturación en la variedad de papa W729R se presentaba a una DFFF 1000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, aproximadamente a la mitad de la irradiación máxima alcanzada en un día.

Dwelle et al, (1981) midieron en la variedad Russet Burbank una tasa máxima de fotosíntesis de entre 24 y 30° C con una DFFF de 1100-1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ Nava y Larqué, (1990) observaron en *Solanum tuberosum* L, una reducción en la conductancia estomática y una tendencia descendente de la fotosíntesis aparente conforme se incrementó la temperatura, ocurriendo un aumento cuando se elevó el nivel de DFFF, mientras que *Solanum cardiophyllum* Lindl, presentó buena respuesta a temperaturas superiores a los 30° C, aunque esto no representó una mayor eficiencia en el uso del agua (EUA) con respecto a otras temperaturas usadas.

Prevalece una complicada interacción entre temperatura, fotoperíodo, iluminación y genotipo que determina la magnitud del efecto del calor sobre el crecimiento de la planta y su rendimiento final en número y peso de tubérculos (Snyder y Ewing, 1989) Poco se sabe de la base fisiológica o bioquímica de éstos efectos, aunque se ha documentado amplia variabilidad genética para resistencia a calor, que de hecho se está utilizando en fitomejoramiento (Opena, 1980; Demagante, 1986; Zaag et al 1989; Minth et al, 1990).

Altas concentraciones de sacarosa promueven la tuberización que también es dependiente de la presencia de citoquininas (Ewing, 1991). También el ABA afecta parcialmente la tuberización. La inducción de la tuberización es acompañada por una baja en la actividad de un inhibidor y se ha sugerido que es un derivado del ácido jasmónico. Otras evidencias indican que el etileno juega un papel importante al producirse en el ápice del estolón presionado por las partículas del suelo, y resultando un cese del crecimiento logitudinal de los estolones. Es muy probable que también las auxinas mantengan un papel regulador sobre el crecimiento de los estolones y tubérculos (Ewing, 1991)

2.4.2 Fotosíntesis-Respiración

El efecto de la temperatura elevada sobre la fotosíntesis se relaciona con la estabilidad térmica de los cloroplastos, lo cuál implica cambios en las propiedades de los tilacoides (Bjorkman et al, 1981), algunas especies perennes tales como *Nerium oleander* y *Atriplex lentiformis*, presentan aclimatación térmica asociada con cambios físicos en las propiedades de

los lípidos de las membranas de los cloroplastos. Los cambios de lípidos son probablemente uno de los factores que deben considerarse en futuras investigaciones de mecanismos de adaptación térmica en plantas anuales que disminuyen en las hojas el potencial osmótico al cuál también se le atribuye importancia para la estabilidad térmica. Los cambios resultantes en el ambiente celular sirven para acumular solutos, los cuales ayudan a proteger las membranas tilacoidales en los cloroplastos de la desnaturalización causada por altas temperaturas (Azcón-Bieto *et al*, 1983). En el cultivo de papa, un balance metabólico alterado debido a cambios bioquímicos inducidos por el calor reduce la disponibilidad de fotoasimilados y conduce a una reducción global del crecimiento; o bien, un balance negativo de carbono debido a tasas de respiración más elevadas y/o tasas de asimilación más bajas puede reducir la capacidad del dosel como fuente durante el llenado de los tubérculos (Morpurgo, 1986).

Nava y Larqué, (1990) reportaron un comportamiento característico de fotosíntesis aparente, transpiración, conductancia estomática y eficiencia en el uso del agua (EUA) en plantas de papa *S. cardiophyllum* Lindl y *S. tuberosum* L (cv 75048) cultivadas bajo rangos térmicos de 15 a 35 °C, combinados con diversas densidades de flujo fotónico fotosintético (DFFF); en cuanto a la tasa fotosintética en ambas especies bajo condiciones particulares, *S. cardiophyllum* Lindl, respondió positivamente a todas las combinaciones experimentales, mostrando un incremento en tasa fotosintética de 11 a 15 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ conforme la temperatura se elevó de 15 a 30 °C, pero mostró una caída considerable a temperaturas superiores al rango mencionado. Por el contrario *S. tuberosum* L., se vio afectada por el calor mostrando una caída de la tasa fotosintética de 11.5 a 8.4 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ conforme aumentó la temperatura de 15 a 35 °C.

Ambas especies presentaron una fotosaturación a 1100 y 1600 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ respectivamente. Las tasas de transpiración también mostraron un patrón semejante en ambos cultivares, e incrementando las tasas transpiratorias 3 a 13.5 y 3.5 a 9 $\mu\text{moles de agua m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en los rangos térmicos de 15 a 35°C respectivamente, conforme aumentó la temperatura mientras que la conductancia estomática reportada para ambas especies mostró los máximos niveles entre 15 y 25 °C para *S. tuberosum* L., (500 a 300 $\text{mmoles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), reduciéndose

fuertemente después de los rangos térmicos mencionados. Sin embargo, en *S. cardiophyllum* Lindl, los niveles máximos reportados se obtuvieron a temperaturas mayores (25-35°C, 300 a 400 $\mu\text{moles} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$, respectivamente). Respecto a la eficiencia en el uso del agua (EUA) se observaron patrones estrechamente relacionados en ambas especies con valores máximas de 4.5 a 5.0 $\times 10^{-3}$ moles $\text{CO}_2 \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1} / \text{H}_2\text{O} \cdot \text{m}^2 \cdot \text{s}^{-1}$ entre 15 y 20 °C que disminuyeron conforme se incrementó la temperatura. Azcón-Bieto, et al, (1983) reportaron que las tasas de liberación de CO_2 por respiración en hojas de *Triticum aestivum* cv Gabo al final de la noche son menores que después de un período de fotosíntesis. Después de la fotosíntesis, la respiración oscura muestra una compleja dependencia respecto al tiempo y la temperatura, correlaciona con la cantidad de carbohidratos sintetizados y la concentración de carbohidratos es dependiente de la temperatura y la liberación de CO_2 por la respiración oscura. También se ha concluido que la tasa de respiración en la luz es comparable a la respiración oscura, que ésta contribuye significativamente a la pérdida de CO_2 en hojas iluminadas de trigo. Por otra parte Azcón-Bieto et al, (1983) concluyen que la glicólisis y el ciclo del ácido tricarbóxico pueden operar en células verdes iluminadas, aunque probablemente ocurran algunas modificaciones en relación al patrón oscuro. La evidencia es consistente con la sugerencia de que la glicólisis y el ciclo del ácido tricarbóxico son modificados en la luz a flujos continuos anapleróticos de carbono por el intercambio en los cloroplastos de α -oxoácidos (Azcón-Bieto et al, 1983).

Sarquis et al, (1996) reportaron tasas de respiración aparente (liberación de CO_2 en cámara de crecimiento) en hojas intactas de papa (cv. Alfa y Herta) sometidas a un gradiente térmico entre 20 y 40 °C. Se observó un patrón lineal ascendente conforme se incrementó la temperatura. Altas temperaturas causaron un incremento respiratorio similar en ambos clones, principalmente a temperaturas foliares mayores a 35 °C. Así mismo, el consumo de oxígeno se incrementó linealmente durante 160 minutos de incubación a cada temperatura analizada por técnicas manométricas (ver material y métodos) evidenciándose una fuerte variación clonal en la respuesta respiratoria a la temperatura elevada.

2.5 EFECTOS DE LA TEMPERATURA SOBRE LA PARTICIÓN DE MATERIA SECA.

Un cambio en el patrón de partición de carbono entre crecimiento aéreo y subterráneo puede reducir el rendimiento de tubérculos (Ewing, 1981). La temperatura ambiental influye en el balance del crecimiento entre los ápices y tubérculos. Estudios en invernadero muestran que en plantas cultivadas a temperaturas de 30 °C de noche y 40 °C de día se favorece la acumulación de materia seca en tallos y hojas, reduciéndose la acumulación de materia seca en los tubérculos. La fuerza de demanda de los diferentes órganos demandantes depende del efecto de la temperatura sobre el ritmo metabólico particular en cada caso.

Manrique y Bartholomew, (1991) encontraron que para el cultivar Desiree, a 91 ms n.m la acumulación preferencial de materia seca benefició a los meristemos apicales, lo cual indica que estos ápices son una alta prioridad en cuanto a la partición de los asimilados respecto a los tubérculos. La partición de materia seca está genéticamente controlada (Manrique y Bartholomew, 1991) Las variedades tardías parecen ser más susceptibles al calor que las precoces (Levy et al , 1990).

El calor puede alterar la partición de materia seca para favorecer el crecimiento continuado del follaje a expensas del llenado del tubérculo (Reynolds y Ewing, 1989; Sarquís et al , 1996). En un estudio de campo, Sarquís et al , (1996) reportaron efectos morfofisiológicos causados por el calor en cultivos de papa para variedades comerciales Alfa y Herta: disminución en el área foliar, número de tallos por planta, altura de planta, peso seco-plantas y en tubérculos, concluyendo que la partición de materia seca es afectada drásticamente bajo calor y se trata de una respuesta varietal, respaldando lo sugerido por Reynolds y Ewing, (1989) y por Manrique y Bartholomew, (1991).

Adicionalmente las altas temperaturas pueden reducir la producción por inhibición de la síntesis de almidón en los tubérculos (Krauss and Marschner 1984; Mohabir, 1988) Sin embargo, la interpretación de los resultados de éstos reportes es complicada por la posible influencia de la temperatura sobre la redistribución de los reguladores del crecimiento, especialmente giberelinas, además de que la sensibilidad de la síntesis de almidón *per se* a altas temperaturas está poco documentada. Mohabir, (1988) reportó que la síntesis de almidón en amiloplastos de células libres fue cuantitativa y cualitativamente representativa de lo que

se observó en discos de tejido de tubérculos. La síntesis de almidón en amiloplastos se incrementó entre los 11 y 31 °C, mientras que la inhibición observada en discos de tejido de los tubérculos a temperaturas mayores a 21.5 °C no fue observada en amiloplastos de células libres.

La síntesis de sacarosa se lleva a cabo en todas las plantas verdes siendo realizada por la enzima UDP-D-Glucosa: D-fructosa-6-fosfato 2- α -D glucosiltransferasa, EC 2.4.1.14 (SPS), localizada en citoplasma, y que fue primeramente reportada por Leloir y Cardini, (1955). SPS cataliza una reacción esencial y regula la biosíntesis de sacarosa, transfiriendo la glucosa del UDP-glucosa a la fructosa-6-fosfato. La enzima muestra una alta especificidad hacia ambos sustratos y la reacción hacia la síntesis de sacarosa es casi irreversible. El fósforo inorgánico (Pi), la fructosa 1-6-bisfosfato (F1,6 BP), la sacarosa (S) y la sacarosa fosfato (SP), inhiben a la enzima, mientras que el Mn^{2+} , Mg^{2+} y la glucosa 6-fosfato (G6-P), incrementan su actividad. La regulación de SPS en hojas ocurre por la unión de la G6-P y el Pi en un sitio alostérico, y por fosforilación de la proteína. La tasa de síntesis de sacarosa está relacionada con la tasa de fijación de CO_2 , con la cantidad de sacarosa exportada de la hoja, así como con los cambios en el estatus hídrico de la hoja. Stitt *et al.*, (1988) reportan para protoplastos de *Triticum aestivum* var Timmo después de ser incubados 6 a 8 minutos en condiciones saturantes de luz y CO_2 , tasas lineales de fijación de CO_2 (100-140 μ mol CO_2 / mg Chl h) y la síntesis de sacarosa mantuvo un comportamiento semejante y la síntesis de aminoácidos se mantuvo a niveles poco alterados. Por otra parte el metabolismo en protoplastos después de haberse mantenido en condiciones limitantes de luz, el decremento en las tasas de fijación de CO_2 y síntesis de sacarosa fue paralelo, mientras la síntesis de aminoácidos fue poco afectada. Sin embargo, el contenido de metabolitos (G6P, Triosa-P, F6P y UDPglucosa) en citoplasma bajo condiciones limitantes de luz fue bajo, mientras que al incrementarse la intensidad luminosa, también se incrementa la síntesis de éstos metabolitos, con excepción de UDPglucosa, la cuál se mantuvo constante bajo las condiciones experimentales específicas. En cuanto a la síntesis de metabolitos a nivel estromal tales como Gliceraldehído-3-Fosfato, Ribulosa Bifosfato y Fructosa 1-6-bifosfato (PGA; RuBP; F1,6 BP) en condiciones limitantes de luz, PGA se mantuvo constante aún bajo condiciones saturantes, mientras que RuBP y F1,6BP mostraron una recuperación después del período limitante de luz. Sicher and Kremer, (1984) reportan

para *Hordeum vulgare L* var. Brant que la actividad de SPS en hojas primarias se mantuvo casi inalterable durante un período de 12 h de iluminación con actividades de 1.75-2.30 μmol de sacarosa /mg proteína $\cdot \text{h}^{-1}$ en extractos de plántulas de 9 días. La actividad de la enzima disminuyó 50 a 60% durante las primeras horas de obscuridad y se incrementó paulatinamente en plantas adaptadas a la obscuridad. Sin embargo, después de los primeros minutos de obscuridad, la actividad de SPS disminuyó y posteriormente se incrementó nuevamente al ser transferidas a la luz, encontrándose la máxima actividad en los primeros 10 minutos de iluminación. Sicher and Kremer, (1984) no encontraron el mismo patrón mencionado anteriormente en la actividad de SPS después de mantener durante una hora en obscuridad plántulas de soya, espinaca y chícharos, y concluyen que el decremento rápido de la actividad de SPS en la obscuridad, no es una característica general de especies de hoja ancha. El control de la actividad de SPS en hojas de cebada y soya involucran fundamentalmente mecanismos diferentes (Sicher and Kremer, 1984)

2.6 OBJETIVOS.

2.6.1 Objetivo General.

Establecer una línea de investigación avocada a documentar y estudiar la respuesta de la planta de papa (*Solanum tuberosum L.*) a estrés por efecto de temperaturas contrastantes.

2.6.2 Objetivos Particulares.

1. Caracterizar el crecimiento de las variedades comerciales de papa (Alfa, Atlantic y Herta) e identificar las variedades tolerantes a clima cálido bajo condiciones de campo.
2. Comparar la tasa de intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua entre las variedades evaluadas en condiciones de campo en dos localidades de clima contrastante, así como las tasas de fotosíntesis aparente, fotosíntesis neta, transpiración y conductancia estomática en plantas sometidas a regímenes térmicos contrastantes en cámara de crecimiento.
3. Determinar la respiración aparente en plantas manipuladas bajo condiciones térmicas contrastantes y la respiración oscura, medida en discos de hojas de las variedades estudiadas.
4. Determinar y comparar la actividad *in vitro* de sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en plantas de papa cultivadas bajo condiciones ambientales (clima templado) y analizar la actividad *in vitro* de SPS en la variedad sensible a calor

2.7 HIPÓTESIS.

- 1.- Con el uso de una muestra pequeña de germoplasma de papa, es posible encontrar variaciones morfológicas y fisiológicas en respuesta a temperaturas contrastantes
- 2.- Las altas temperaturas para el cultivo de papa afectan el crecimiento y desarrollo, así como la acumulación de materia seca en los órganos demandantes. Las variedades evaluadas (Alfa, Atlantic y Herta) bajo temperaturas contrastantes en campo podrán servir como un indicador de la tolerancia a temperaturas altas por su respuesta morfológica (días después de emergencia; días a tuberización; altura de plantas; número de tallos e índice de área foliar).
- 3.- Con la exposición a temperatura elevada en condiciones de campo se afecta diferencialmente la tasa fotosintética, la tasa transpiratoria y la tasa de respiración aparente, en distintos clones de papa (Alfa, Atlantic y Herta)
- 4.- El efecto de gradientes térmicos a lo largo del día sobre las hojas de las plantas de papa (cv. Herta) afectan diferencialmente la tasa fotosintética y la actividad *in vitro* de la enzima sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en plantas manipuladas bajo cámara de crecimiento.

3. *MATERIALES Y MÉTODOS.*

3.1 SITIO DE TRABAJO

Las localidades donde se realizó el trabajo experimental para el presente trabajo, tanto de siembra en campo como en macetas y en cámara de crecimiento son: Tlaltizapán en el Estado de Morelos (Latitud 18° 41' N y Longitud 99° 11' así como 840 ms n.m), clima tropical con lluvia en verano con oscilación de temperatura entre 5 y 7 °C en invierno $A_{w_0}(w)(i)g$ La temperatura promedio del mes más cálido 35 °C durante el verano y 26 °C durante el invierno (García, 1973) San Jerónimo en el Valle de México (Latitud 19° 26' N y Longitud 99° 8' así como 2273 ms n.m), clima templado con estación seca en invierno y una oscilación entre 5 a 7 °C, $K_{w''}(w)(i)g$ con temperatura promedio del mes más cálido 26 °C, durante el verano y 16 °C durante el invierno). Laboratorio de Ecofisiología, Departamento de Biología UNAM Fes-Iztacala, Tlalnepantla, Edo. México (20° 49' N, 2220 msnm).

3.2 MATERIAL VEGETAL

Los tubérculos propagados fueron proporcionados por el Centro de Biotecnología SABRITAS S A DE C V. Las variedades usadas fueron Alfa, Atlantic y Herta. Los propágulos fueron tratados por inmersión durante 5 minutos en mezcla de funguicidas comerciales furadán, captan y bavistin (3 L, 1 Kg y un 1 Kg. respectivamente, en 100 L de agua)

3.2.1 *Manejo del cultivo en campo.*

El terreno se barbechó, se rastreó y se surcó mediante tracción animal. La distancia entre surcos fue de 100 cm. Antes de la siembra se asperjó el surcado con mezcla de tecto y previcur (5 y 1.5 kg/ha, respectivamente) funguicida y herbicida, respectivamente, con mochila de aspersión. El cultivo se estableció en septiembre de 1994 a Enero de 1995, se usaron reglas de 5 m, marcadas a 0.25 m para obtener una densidad de 40,000 pl/Ha). La fertilización (100-150-150 de nitrógeno, fósforo y potasio, respectivamente) se hizo

manualmente, aplicando la mitad a la siembra y la otra mitad 30 días después de la emergencia (dde) Enseguida del primer riego se instalaron tensiómetros de 40 cm en 5 puntos del terreno seleccionados al azar para monitorear la humedad del suelo y programar el riego antes de que la tensión del suelo alcanzara un tercio del valor a capacidad de campo (c.c) en cada localidad. Así mismo se instalaron 5 termómetros de suelo a 10 y 25 cm de profundidad en puntos seleccionados al azar. Los datos de temperatura ambiental se recogieron de estaciones meteorológicas cercanas a cada sitio de siembra.

3.2.2 *Control de malezas en campo*

El control de malezas se realizó manualmente a partir de los 40 dde. El control de plagas se realizó con aplicaciones de los insecticidas comerciales ambush (1.5 L/ha), karate (1.0 L/ha) y pounce granulado (5 kg/ha) conforme fue necesario. Cada parcela experimental consistió de 5 surcos de 5m de largo cada uno, sembrados con uno de los tres clones anteriormente citados, en ambas localidades. Todos los muestreos y mediciones se realizaron sobre 5 plantas seleccionadas al azar dentro de los surcos centrales de cada parcela para incluir solamente plantas con competencia completa.

3.2.3 *Manejo de plantas cultivadas en macetas*

En cámara de crecimiento se utilizaron tubérculos con 5 a 8 brotes, tratados con fungicidas de la misma manera que en 3.2. Dichos tubérculos se sembraron con brotes de 3-5 cm de longitud en bolsas de polietileno con capacidad para 2 Kg. con una mezcla de suelo (Ball Growing on Mix; perlita; tierra negra 1:2:2 v/v) 30 días después de emergencia (dde) fueron transplantadas a macetas de plástico 30x25 cm (diámetro y profundidad) Durante el crecimiento se aplicaron aspersiones cada 15 días de la fórmula de fertilización comercial Peter's Professional (9-45-15), así como micronutrientes de fórmula comercial (Bayfolan sólido-Bayer) a razón de 2 kg/ha, según recomendaciones del fabricante para el cultivo de papa.

3.3 MUESTREOS Y MEDICIONES EN CAMPO

Se realizaron 3 muestreos destructivos durante el ciclo del cultivo en cada localidad para determinaciones de área foliar con un equipo portatil (LI-COR 3000 A).

3.3.1 *Peso fresco y Peso seco.*

El muestreo para peso fresco y seco (después de secar a 38 °C de 8 a 12 días) de tallo y raíz, se llevó a cabo extrayendo 5 plantas completas de los surcos centrales, auxiliándose con palas de jardinería.

3.3.2 *Mediciones no destructivas.*

Las mediciones no destructivas se realizaron periódicamente sobre las mismas 5 a 8 plantas seleccionadas al azar 25 (dde) para esta finalidad. Dichas mediciones incluyeron: altura de tallos y número de tallos por planta.

3.3.3 *Fotosíntesis aparente.*

La tasa de fotosíntesis aparente o asimilación de CO₂ fue medida en 5 folíolos de plantas jóvenes y tuberizantes, totalmente expuestos en cada variedad bajo condiciones de campo y se procedió a colocar un folíolo en una cámara foliar conectada al equipo analizador de gases en infrarrojo (CID PS300) configurado como sistema abierto y usando un cilindro presurizado con 330 ppm de CO₂ en fondo de nitrógeno, INFRA.

3.3.4 *Porometría.*

La resistencia a la difusión, la temperatura de la hoja y la tasa de transpiración se midieron con un porómetro de equilibrio (LI-COR 1600). Dicha porometría se midió en 5 hojas de cada planta, bajo condiciones de campo.

3.3.5 *Mediciones en cámara de crecimiento.*

Las plantas fueron sembradas como se mencionó en la sección 3.2.3 y para realizar las mediciones en la cámara de crecimiento (Biotronette Mark III Environmental Chamber) con las siguientes características; 8 lámparas fluorescentes de 40 Watts Phillips, 3 focos incandescentes de 100 Watts cada uno, dos ventiladores modelo P1123HSL de 110-120 voltios 50/60 hertz y 0.2 Ampere, además de la instalación de un aparato de aire acondicionado modelo siesta II, Carrier para calentar o enfriar el ambiente. Se usaron plantas de 25 a 30 dde. Dichas plantas fueron regadas por las mañanas, mientras que la cámara de crecimiento se estabilizó a las temperaturas deseadas (20 a 40 °C) 4 horas antes de colocar las plantas con una densidad de flujo fotónico fotosintético (DFFF) mayor a $1200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las plantas se mantuvieron 3 horas en incubación térmica antes de las mediciones mencionadas en las secciones 3.3.3; 3.3.4 y 3.3.6, tomando como mínimo 5 folíolos apicales totalmente expuestos y desarrollados; estas mediciones se realizaron por duplicado en cada cultivar evaluado.

3.3.6 *Tasas de respiración*

Para la medición de la tasa de respiración se tomaron plantas de papa jóvenes tratadas como en 3.3.5; se tomaron 5 folíolos por planta totalmente expuestos y bien desarrollados para cada variedad cultivadas en macetas, por duplicado y se procedió a colocar un folíolo en la cámara integrada al equipo analizador de gases en infrarrojo, cubriendo los folíolos de interés con una caja de unicel forrada de plástico negro durante 5 minutos (CID PS300). Como control siempre se usaron plantas cultivadas en macetas expuestas al ambiente.

3.3.7 *Ensayos de respiración oscura.*

Para llevar a cabo el análisis de respiración oscura por una técnica manométrica se tomaron plantas tuberizantes de cada variedad sembradas en macetas tal como se describió en la sección 3.2.3 y expuestas a la incidencia de luz solar directa, de las cuales se extrajeron discos de hoja de 1 cm de diámetro hasta completar 0.09g. En los matraces del respirómetro Warburg (Braun Melsungen AG), se colocaron 2.1 ml de buffer fosfatos (0.3 M, pH 5) y en

el pozo central del matr az se agreg  una tira de papel prehumedecido con 200 μ L 1M KOH para capturar el CO_2 (consumo de ox geno) producido por los discos de las hojas, las lecturas se registraron cada 20 min en un per odo de 160 min. Para medir la evoluci n de CO_2 se tomaron lecturas cada 20 min en un per odo de 160 min pero la tira de papel h medo con buffer no se agreg . El estr s t rmico se dio directamente al tejido foliar dentro del ba o de agitaci n en que se localizan los matraces donde se aplicaron gradientes t rmicos de 25 a 40 $^\circ\text{C}$. Las mediciones se hicieron en cada variedad analizada por cambios de volumen en la fase gaseosa. Como control se usaron dos termobar metros (con agua destilada) ocupando el mismo volumen que la muestra para la correcci n de lecturas por variaciones en el ambiente y presi n atmosf rica de cada corrida; dichos ensayos se realizaron por triplicado. El tiempo entre la toma de muestras y el inicio de los experimentos fue normalmente no mayor a 10 minutos.

3.3.8 *Ensayos de SPS en hojas de papa*

Las plantas fueron sembradas como se mencion  en la secci n 3.2.3, se us  el m todo propuesto por Doehlert y Huber, (1984) y Stitt, *et al*, (1988) y las plantas fueron manejadas tal como se menciona en la secci n 3.3.5. Se tomaron como control plantas intactas (65 dds), y 10 macetas de cada variedad, en las cuales se monitore  la temperatura foliar dentro de la c mara de crecimiento con un por metro de equilibrio (LI-COR 1600). Dichas temperaturas oscilaron entre 20-15 $^\circ\text{C}$ por las ma anas (10 AM), 42-35 $^\circ\text{C}$ despu s del medio d a y 21-30 $^\circ\text{C}$ aire/suelo respectivamente al final del muestreo (18:30 PM). La actividad de SPS se estudi  en dos fases; (a) Se tomaron muestras a lo largo del d a de 3-5 fol olos apicales completamente extendidos en plantas cultivadas en macetas bajo condiciones ambientales para los ensayos de condiciones saturantes y limitantes; (b) Las plantas fueron mantenidas en calor durante 30 a 54 horas ininterrumpidamente en la c mara de crecimiento (fotoper odos de 12 horas) con altas intensidades luminosas de acuerdo al ciclo diurno. El protocolo experimental fue el siguiente: se tomaron 0.5 gramos de tejido coloc ndolo en n trgeno l quido hasta su uso. Al momento de la preparaci n de los extractos el tejido se macer  bajo N_2 l quido, la enzima se extrajo con 2.5 ml de buffer de extracci n (HEPES -NaOH 50 mM, pH 7.5; PVP, 1%; PEG-20 2%; Mg Cl_2 10 mM; EDIA 1 mM; BSA, 1%; TRITON X-100

0.02 %; DTT, 2.5 mM; MERCAPTOETANOL, 0.1 %; PMSF 10 mM), el extracto se filtró a través de 8 capas de gasa, y el filtrado fue centrifugado 15 min. a 15 000 rpm; posteriormente 3 ml de sobrenadante se pasaron por una columna de Sephadex G-25. El eluido se usó para los ensayos enzimáticos. 1) ensayos en condiciones saturantes; se usaron 45 μ L de extracto desalado + 10 μ L UDPG 200 mM + 10 μ L F6P 70 mM + 10 μ L G6P 355 mM, volumen final de 75 μ L. 2) ensayos en condiciones limitantes: se usaron 45 μ L de extracto desalado, agregándole 3.5 μ L UDPG, 200 mM + 3.0 μ L F6P, 70 mM + 1.8 μ L G6P 355 mM, con un volumen final de 75 μ L, posteriormente la mezcla se incubó a 25 °C durante 15 minutos, se detuvo la reacción con 70 μ L de KOH (30 %); nuevamente se incubó la mezcla resultante a 85-90 °C por 10 minutos con la finalidad de destruir hexosas, se permitió enfriar las muestras a temperatura ambiente y se agregó 1 mL de antrona (0.14 % en 13.8 M H_2SO_4) y se incubó durante 20 minutos a 40 °C, enseguida se determinó la absorbancia de 620 nm

4. RESULTADOS.

4.1 LOCALIDADES Y CLÍMAS CONTRASTANTES

Durante el desarrollo del experimento en campo se mantuvieron temperaturas máximas cuando menos 6 °C más altas en Tlaltizapán que en San Jerónimo (Cuadro 1) Asimismo, las temperaturas mínimas se mantuvieron arriba de 10 °C en Tlaltizapán, mientras que en San Jerónimo prevalecieron temperaturas mínimas abajo de 6 °C. Las temperaturas diurnas y nocturnas estimadas (Went, 1957) indican un diferencial térmico de aproximadamente 10° C entre el día y la noche en ambas localidades a lo largo del período de estudio

Cuadro 1 - *Temperaturas promedio máximas y mínimas del aire durante el día y la noche en las localidades de San Jerónimo (clima templado) y Tlaltizapán (clima cálido)*

		TEMPERATURA DEL AIRE °C	
Días después de la siembra (dds)		<i>San Jerónimo</i>	<i>Tlaltizapán</i>
40	Máximas *	24.8 (2.0)	31.1 (1.0)
	Mínimas	6.1 (1.3)	16.4 (1.7)
	día **	20.2 (1.3)	27.4 (0.9)
	noche **	10.8 (0.9)	20.0 (1.1)
60	Máximas	24.4 (2.2)	31.2 (1.1)
	Mínimas	4.8 (1.7)	13.4 (2.7)
	Día	19.6 (1.6)	26.7 (0.8)
	Noche	9.7 (0.6)	17.8 (1.6)
76	Máximas	20.8 (1.4)	30.1 (1.5)
	Mínimas	4.3 (0.5)	10.8 (2.2)
	Día	16.4 (1.1)	25.2 (1.0)
	Noche	8.4 (0.7)	15.6 (1.2)

* Temperaturas máximas y mínimas de estación meteorológica (CIMMYT y Valle de México) ** Temperaturas estimadas de acuerdo a (Went, 1957) = $T_{\max} - 1/4 (T_{\max} - T_{\min})$; temperatura de noche = $T_{\min} + 1/4 (T_{\max} - T_{\min})$.

La temperatura diurna estimada para Tlaltizapán se mantuvo en niveles superiores al rango óptimo reportado para fotosíntesis en papa. La temperatura del suelo en Tlaltizapán, a 10 y 25 cm de profundidad se mantuvo entre 26 y 33 °C, arriba del rango óptimo reportado para tuberización. En contraste las temperaturas de suelo en San Jerónimo se mantuvieron favorablemente entre 11 y 18° C.

4.2 ANÁLISIS DE CRECIMIENTO.

En San Jerónimo las tres variedades emergieron aproximadamente a los 20 dds, no llegaron a la floración, e iniciaron tuberización entre 57 y 59 dds (Cuadro 2). En contraste, en Tlaltizapán Alfa emergió primero, luego Herta y finalmente Atlantic. Solamente en esta localidad Herta alcanzó una floración mayor al 50 %; el inicio de tuberización ocurrió antes que en San Jerónimo, siendo Alfa la primera y Herta la última. Las tres variedades desarrollaron un mayor número de tallos y más altos en San Jerónimo que en Tlaltizapán. La máxima reducción en ambos parámetros la experimentó Herta, para la cuál la altura de tallos en Tlaltizapán fue 50% de la observada en San Jerónimo, mientras que su número de tallos se redujo en 84%. Asimismo el área foliar por planta varió entre 0.3 y 0.4 m²/planta en San Jerónimo, pero se vio muy afectada en Tlaltizapán, particularmente en Herta (Cuadro 2).

Estos datos fueron corroborados por mediciones de la tasa de expansión foliar, las cuales mostraron que mientras en San Jerónimo la expansión foliar se completó típicamente en 15 días para las tres variedades, en Tlaltizapán las hojas alcanzaron su tamaño final en 12 días, y mientras en la primera localidad la tasa de expansión fue mayor, particularmente durante el primer tercio del período de expansión, en la segunda localidad la tasa de expansión fue lineal durante todo el período de estudio.

Cuadro 2.- Crecimiento de tres variedades de papa en dos localidades con climas contrastantes durante el ciclo del cultivo.

Localidad	Variedad	Emergencia	Iniciación de tuberización	longitud de tallos	Número de tallos	Area foliar
		(dds)	(dds)	(cm)		m ² /planta
San Jerónimo	Alfa	20 a	57 a	46.75 b	10.2 (1.6)b	0.35 a
	Herta	20 a	59 a	56.7 a	12.0 (1.0) a	0.39 a
	Atlantic	21 a	56 a	52.0 a	12.3 (1.7) a	0.38 a
Tlaltizapán	Alfa	14 b	40 c	37.0 c	8.0 (1.0) c	0.18 b
	Herta	16 a	48 b	20.0 d	2.0 (1.6) d	0.03 c
	Atlantic	13 b	45 b	31.0 c	6.0 (1.0) c	0.11 b

Medias seguidas por letras distintas fueron significativamente diferentes ($P < 0.05$). Los valores mostrados en paréntesis indican la desviación estándar.

4.3 RENDIMIENTO

El rendimiento total de las tres variedades fue severamente afectado bajo las condiciones más calurosas de Tlaltizapán, donde se observó una reducción del 52, 81 y 94% para Alfa, Atlantic y Herta, respectivamente (Cuadro 3) en estas condiciones. Tal reducción se debió al decremento en la proporción de tubérculos mayores a 3.5 cm de largo. El peso seco de tubérculos por planta y el porcentaje de materia seca en los mismos se redujo drásticamente. Por el contrario, el número de tubérculos aumentó entre 28 y 83% entre clones, aunque éste aumento no se reflejó en el rendimiento, ya que los nuevos tubérculos no lograron desarrollarse y por lo tanto acumular materia seca en forma considerable.

Las plantas de papa presentaron mayor variabilidad en clima cálido (Tlaltizapán) que en clima templado (San Jerónimo), respecto a días a emergencia y floración, número y altura de tallos, así como área foliar. En cuanto a tasa de expansión foliar tal variabilidad fue más

aparente en San Jerónimo. La acumulación de materia seca en tallos fue lineal y muy semejante para las tres variedades entre los 30 y 76 dds en clima templado (San Jerónimo, Cuadro 3). Sin embargo, a la madurez se observaron fuertes diferencias varietales, siendo Herta típicamente la que más peso seco alcanzó en tallos; 57% más que Alfa y 18 % más que Atlantic. En contraste, en Tlaltizapán Alfa acumuló 4 veces más peso seco que Herta debido a un mayor crecimiento aéreo de Alfa en esta localidad (31%) y a una severa reducción de dicho crecimiento en Herta (81%), en comparación con clima templado (San Jerónimo). El peso seco de raíz aumentó linealmente en las tres variedades durante el período de estudio en clima templado (San Jerónimo), donde el peso máximo alcanzado por raíces de Herta fue 30% mayor al de las otras variedades al final del estudio. En contraste, el aumento en peso seco de raíz en clima cálido (Tlaltizapán) no fue lineal y no excedió los 8g por planta al final del ciclo. En base a estos resultados, la razón tallo: raíz se incrementó de 4.0 a 10.0 durante el período de estudio en San Jerónimo, mientras que en Tlaltizapán no se observó tendencia definida y hubo mayor variación varietal (Cuadro 3)

Cuadro 3- *Distribución de materia seca en tres variedades de papa cultivadas en condiciones de campo bajo climas contrastantes*

Localidad	Varietal	Peso seco de tubérculos (g/pl)	Peso seco de tallos (g/pl)	Peso seco de raíz (g/pl)	Tallo: raíz *
San Jerónimo	Alfa	75 c	81.5 b	8.7 b	0.83 c
	Herta	110 a	154.0 a	11.2 a	0.66 c
	Atlantic	95 a	99.0 b	8.8 b	-----
Tlaltizapán	Alfa	90 b	30.9 c	7.7 b	2.33 a
	Herta	20 e	4.6 d	8.1 b	1.57 b
	Atlantic	38 d	-----	-----	-----

Promedios seguidos por letras distintas fueron significativamente diferentes (P<0.05)

* Masa total radicular, estolones y tubérculos.

4.4 FOTOSÍNTESIS APARENTE EN PLANTAS DE PAPAS EN CONDICIONES DE CAMPO

4.4.1 Variación varietal en asimilación de CO₂ bajo climas contrastantes

El curso diario de la tasa de fotosíntesis aparente se evaluó en ambas localidades en dos etapas del desarrollo: a los 40 días después de siembra (dds), antes de la iniciación de tuberización y a los 70 dds, durante el llenado del tubérculo. (Cuadro 4). Se observaron mayores tasas de asimilación a los 70 que a los 40 dds en ambas localidades. En San Jerónimo, se observó consistentemente una mayor tasa de asimilación de carbono en Herta en ambas etapas de desarrollo (40 y 70 dds). En efecto, bajo las condiciones de temperatura elevada de Tlaltizapán, las tasas de fotosíntesis aparente de Herta y Atlantic con frecuencia fueron muy bajas y hasta negativas antes del final del fotoperíodo, particularmente durante el llenado del tubérculo (70 dds).

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

Cuadro 4. - Tasa de fotosíntesis aparente ($\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en hojas de dos variedades de papa cultivadas bajo condiciones de campo en climas contrastantes.

HORA DEL DIA	LOCALIDAD DE SAN JERONIMO				LOCALIDAD DE TLALTIZAPÁN			
	HERTA		ALFA		HERTA		ALFA	
	40 ^a	76 ^{al}	40 ^a	76 ^{al}	40 ^b	76 ^{bl}	40 ^b	76 ^{bl}
7:00	2.5	6.0	2.5	4.0	1.0	2.5	2.0	4.0
8:00	3.0	18.0	3.0	11.0	2.0	4.0	2.0	14.0
9:00	12.5	20.5	9.0	19.0	2.8	5.5	11.0	14.5
10:00	22.5	28.0	17.5	21.0	10.0	15.0	15.0	27.5
11:00	32.0	31.0	26.0	25.0	14.0	17.5	19.0	25.0
12:00	34.0	38.0	20.0	27.5	16.0	16.5	17.0	24.5
13:00	25.0	45.0	22.0	34.0	14.0	14.0	15.3	20.5
14:00	19.0	39.0	19.0	26.5	11.0	5.0	16.0	16.0
15:00	19.0	31.0	17.5	22.5	7.0	-1.5	10.0	6.5
16:00	16.0	15.0	15.0	10.0	2.5	-5.0	5.0	-5.0
17:00	16.0	9.0	9.5	8.0	-2.5	-5.0	4.0	-8.5
18:00	3.0	3.0	4.7	4.0	-4.0	-9.0	1.5	-10.0

40^a y 76^b, indica plantas jóvenes y plantas tuberizantes de papa (40 y 76 dds) cultivadas en San Jerónimo (clima templado); 40^{al} y 76^{bl} indica plantas jóvenes y plantas tuberizantes de papa (40 y 76 dds) cultivadas en Tlaltizapán (clima subtropical).

Cada medición es el resultado de un promedio de 5 plantas diferentes.

4.5 FOTOSÍNTESIS NETA EN PLANTAS DE PAPA CULTIVADAS EN MACETAS

La fotosíntesis neta se calculó restando a las tasas de asimilación aparente de CO₂, la pérdida de CO₂ (respiración aparente). Todas las mediciones se realizaron antes de colocar las plantas en el tratamiento térmico correspondiente, considerando siempre la misma hora del día (12:00 a 15:00 PM) durante la toma de datos.

Fotosíntesis neta en plantas de papa var Alfa (Figura 1a), Atlantic (Figura 1b) y Herta (Figura 1c). En la variedad Alfa se observó a 20 °C (temperatura de las hojas) el punto de equilibrio para plantas incubadas en la cámara de crecimiento, mientras que a 25 °C en plantas control y experimentales las tasas de fotosíntesis neta fueron ligeramente positivas (2.3 y 2.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$). Sin embargo, a mayores temperaturas la respuesta en la asimilación neta de carbono resultó en un balance negativo. Por otra parte, en la variedad Atlantic (Figura 1b) plantas control mostraron una respuesta positiva a 20 y 25 °C, mientras que a 35 °C se observó el punto de equilibrio; al incrementarse la temperatura foliar el balance fue negativo. Sin embargo, en plantas de la misma variedad pero manipuladas en cámara de crecimiento se observó que a 20 y 30 °C, dichas plantas respondieron positivamente, mientras que a 35 °C se encontró tasas fotosintéticas cercanas al punto de equilibrio. Por otra parte, en el cultivar Herta (Figura 1c) en plantas control, solamente con temperaturas foliares de 20 °C se encontraron tasas positivas de fijación neta de CO₂ (7.5 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y también a 35 °C se encontró el punto de equilibrio. Por otro lado, las plantas que fueron incubadas en cámara de crecimiento también mostraron una fijación de CO₂ positiva y relativamente alta a 20 °C; el balance fotosintético fue negativo, mientras que el punto de equilibrio se encontró a 40 °C.

TESIS CON
FALLA DE ORIGEN

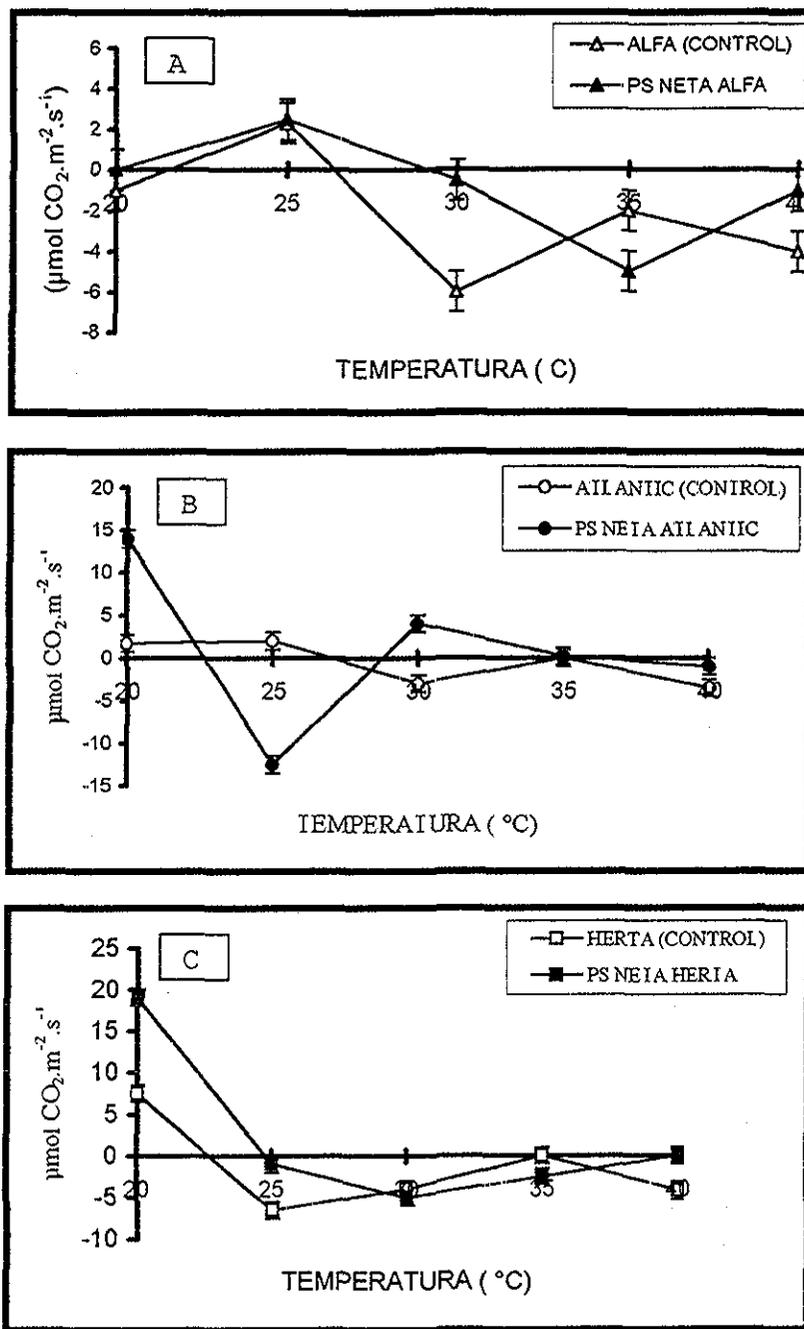


Figura 1a, 1b y 1c. Fotosíntesis neta en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones ambientales (plantas control) y plantas manipuladas en cámara de crecimiento. Las mediciones se realizaron en hojas intactas plenamente extendidas y expuestas a radiaciones superiores a $1200 \mu\text{mol.m}^{-2} \text{s}^{-1}$. las mediciones se hicieron por triplicado durante tres días consecutivos. Los cultivares analizados son Alfa (Δ), Atlantic (\circ) y Herta (\square), los símbolos blancos representan plantas control y los símbolos negros representan las plantas estresadas en calor.

4.5 FOTOSÍNTESIS APARENTE EN PLANTAS INTACTAS BAJO CONDICIONES TÉRMICAS CONTROLADAS

4.6.1 Plantas intactas sometidas independientemente a tratamientos térmicos.

En la Figura 2 se aprecia que las tres variedades disminuyeron en asimilación aparente conforme se incrementó la temperatura en el rango de 20 a 35 °C; a temperaturas mayores, las tasas se vuelven negativas. Las máximas tasas de asimilación a 20 °C se observaron en Herta, seguida por Atlantic y Alfa (27, 22 y 7 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente). A 25 °C Alfa, Atlantic y Herta mantuvieron tasas de asimilación de 17, 4 y 11 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. A 30 °C Atlantic y Herta mantuvieron las mayores tasas de asimilación seguidas por Alfa (17, 15 y 13 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente). A 35 °C la variación clonal se siguió manifestando, siendo ahora Atlantic quien superó a las otras variedades en tasa de asimilación en 40 y 50 %, a Alfa y Herta, respectivamente. Por último, a 40 °C las tasas fotosintéticas fueron negativas en las tres variedades.

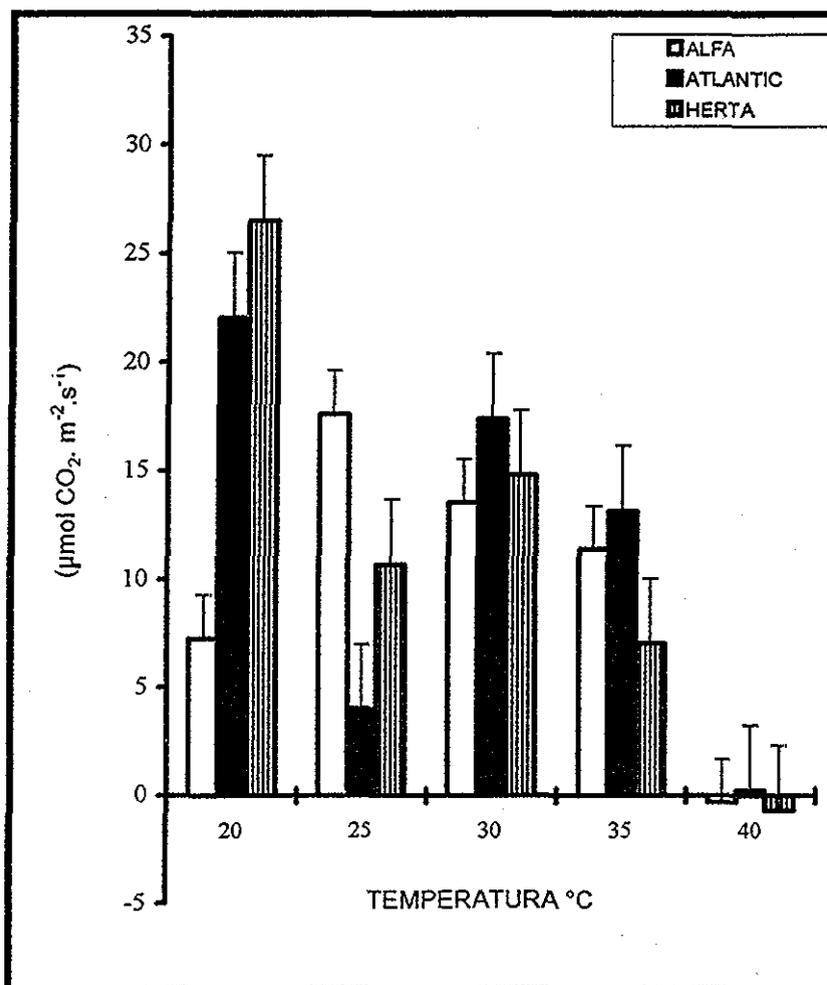


Figura 2 Fotosíntesis aparente en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones ambientales. Las mediciones se realizaron en hojas intactas plenamente extendidas y expuestas a radiaciones superiores a $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, previamente fueron regadas a capacidad de campo, las mediciones se hicieron triplicado durante tres días consecutivos. Las lecturas fueron obtenidas después de una incubación por un tiempo mayor a 2 horas, (las plantas sometidas a las diferentes temperaturas no se volvieron a usar), el orden de los cultivares analizados son Alfa (□), Atlantic (■) y Herta (▨). Las barras en cada cultivar indican la desviación estándar.

4 6 2 Plantas de papa expuestas a un gradiente térmico ascendente y continuo por intervalos de tiempo variables.

Las plantas fueron cultivadas en condiciones ambientales (macetas), se mantuvieron en cada una de las temperaturas (20, 25, 30, 35 y 40 °C) por un período de exposición continuo de 45 y 135 minutos para cada tratamiento térmico, las plantas usadas para los tratamientos térmicos no se retiraron de la cámara después de haber sido sometidas a cada tratamiento (3 y 9 horas de exposición al calor). La fotosíntesis aparente se muestra en las Figuras 3a (Alfa), 3b (Atlantic) y 3c (Herta). Como se puede ver, las plantas de la variedad Alfa expuestas a intervalos cortos a calor, mostraron tasas de asimilación aparente de CO₂ semejantes a 20 y a 35 °C (4.5 y 3.5 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹, respectivamente). A 25 °C se registraron las mayores tasas fotosintéticas (13.0 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹). En la misma figura puede apreciarse que cuando las plantas fueron sometidas a intervalos largos a calor, también se registraron tasas fotosintéticas semejantes entre sí a 20 y 35 °C (13.0 a 11.7 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹, respectivamente). A 25 y 30 °C las tasas fotosintéticas fueron semejantes a las mencionadas para plantas expuestas a períodos cortos a 30 °C (6.7 y 5.0 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹ respectivamente). Plantas de la variedad Atlantic expuestas a calor por períodos cortos (Figura 3b) mostraron tasas de fotosíntesis aparente de 9.7 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹ a 25 °C, mientras que a 20, 30 y 35 °C se registraron tasas de fotosíntesis aparente bajas y semejantes entre sí (5.0, 3.8 y 4.2 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹, respectivamente). Esta misma figura muestra que la incubación por períodos largos de exposición al calor resultó en tasas de asimilación aparente bajas y semejantes entre sí a lo largo del gradiente térmico (20 a 35 °C). En la variedad Herta (Figura 3c) expuestas a intervalos cortos al calor, se observaron tasas de fotosíntesis aparente semejantes a lo largo del gradiente térmico. La misma figura muestra que la incubación de ésta variedad a intervalos largos de exposición en 20 °C se observó la máxima tasa fotosintética (11.0 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹) mientras que a 25, 30 y 35 °C (3.0, 4.0 y 5.7 μmol CO₂ m⁻²·s⁻¹, respectivamente) las tasas fotosintéticas fueron bajas y semejantes para los tratamientos mencionadas anteriormente. Otra observación respecto a las plantas incubadas de la variedad Herta, es que después de 90 minutos de exposición a calor y ante un ascenso continuo de la temperatura, las plantas incubadas mostraron un ligero incremento en la tasa de fotosíntesis aparente, manteniéndose en niveles ligeramente inferiores al período corto de exposición al calor para la misma variedad.

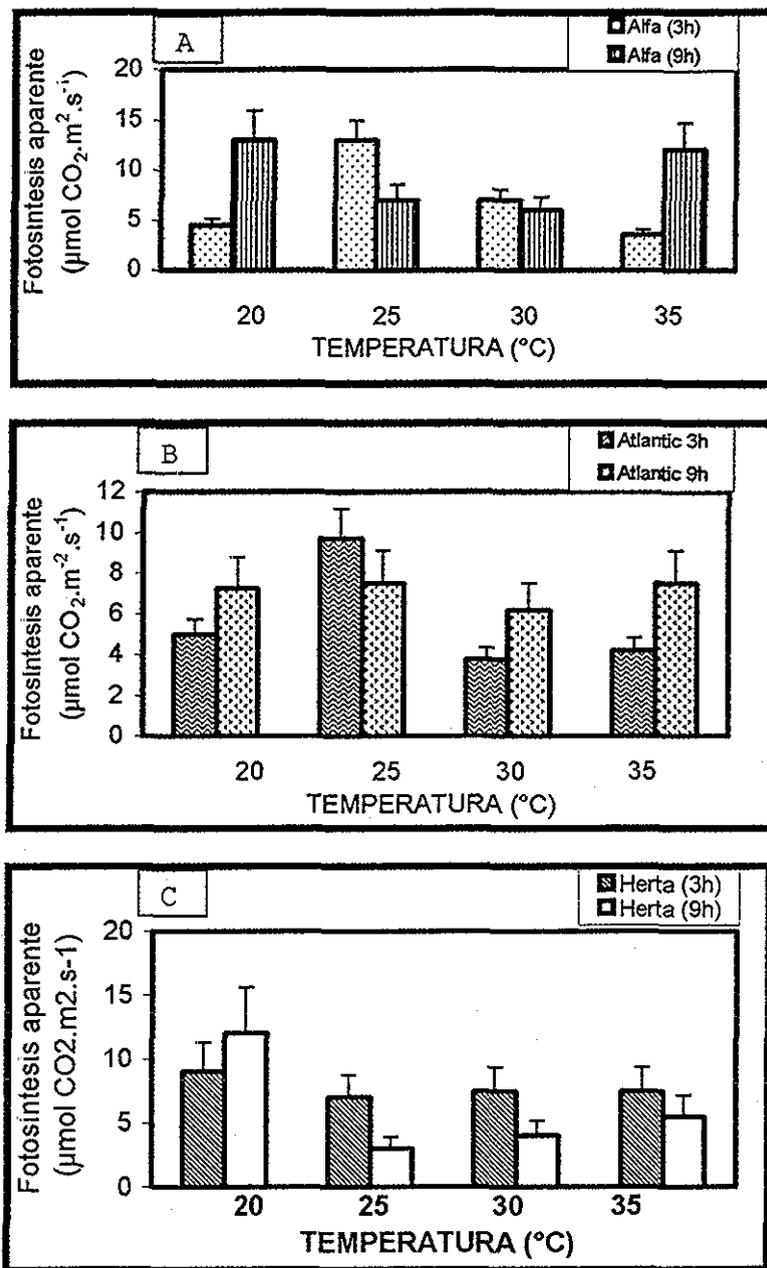


Figura 3 Fotosíntesis aparente, en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones ambientales son Alfa, Atlantic y Herta en cada régimen térmico correspondiente. Las mediciones se realizaron en hojas intactas plenamente extendidas y expuestas a radiaciones superiores a $1200 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$, el registro de datos se realizó durante dos días consecutivos considerando cinco folíolos, las lecturas fueron obtenidas después de una preincubación (las plantas se mantuvieron por un tiempo de 35 minutos, con cambios continuos de temperaturas ascendentes. Las barras en cada cultivar indican la desviación estándar.

4.7 RESPIRACION APARENTE

4.7.1 Plantas jóvenes intactas sometidas a estrés térmico en cámara de crecimiento

Las tasas de respiración aparente en hojas de papa fueron estimadas como liberación de CO₂ con un equipo analizador de gases en infrarrojo (CID PS300), después de un período corto en obscuridad (5 a 10 minutos) los folíolos apicales y completamente desarrollados y expuestos a los regímenes térmicos experimentales.

En la Figura 4 se observa que en las tres variedades estudiadas la respiración aparente se incrementó en las plantas de papa al haber sido expuestas al calor por un período de tiempo mayor a 2 horas. La respiración aparente en las tres variedades estudiadas fue en aumento lineal conforme se incrementó la temperatura en el rango de 20 a 35 °C, con tasas aparentes mayores a 45, 50 y 55 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en Alfa, Herta y Atlantic respectivamente. Posteriormente, se observa una estabilidad; este fenómeno se debe tal vez a que la reserva de fuentes de carbono se agotó entrando a una fase terminal del tejido.

4.8 RESPIRACION OBSCURA

4.8.1 Discos de hojas sometidas al estrés térmico.

La tasa de consumo de oxígeno en discos foliares de las tres variedades estudiadas fue determinada para plantas tuberizantes. Las mediciones fueron realizadas con una técnica manométrica Warburg (Braun Melsungen AG), en la que se incubaron discos de hoja en los matraces del respirómetro. En forma general se observó que el consumo de oxígeno se incrementó linealmente para las tres variedades aunque con ciertas diferencias varietales (Figura 5). La variedad no tolerante al calor (Herta) consumió la mayor cantidad de O₂ durante el período de incubación a cada temperatura. Las tasas de respiración en Alfa y Atlantic fueron muy semejantes a 20° C. A 35° C Alfa respiró a una tasa semejante a la mostrada por Herta a 20° C.

El consumo total de oxígeno para las hojas analizadas de Alfa al final del período de exposición al tratamiento fue 45 % mayor a 35° C que a 20° C. En el caso de Herta el consumo de O₂ fue mayor al 90 % a 35° C que a 20° C durante el mismo período experimental. Por otra parte, cuando discos de hojas de Herta y Atlantic fueron tratados a 40° C, el incremento en el consumo de oxígeno para el primero fue 57 % mayor al de Atlantic a lo largo del periodo de incubación

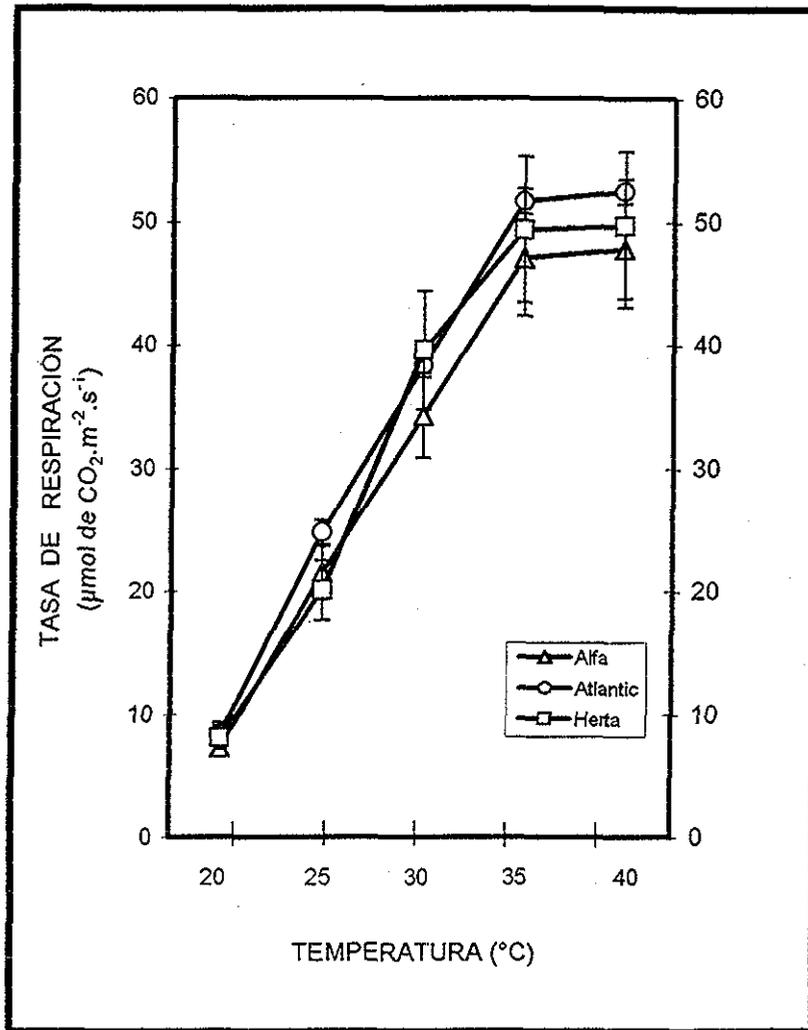


Figura 4 Tasas de respiración aparente, en plantas jóvenes (30 dde) cultivadas en condiciones ambientales con radiaciones superiores a $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, previamente fueron regadas a capacidad de campo. Las lecturas se tomaron después de oscurecer los folíolos durante 5 a 10 minutos, las mediciones se hicieron por triplicado durante tres días consecutivos, los cultivares analizados son Alfa, Atlantic y Herta en cada régimen térmico. Las barras en cada cultivar indican la desviación estándar.

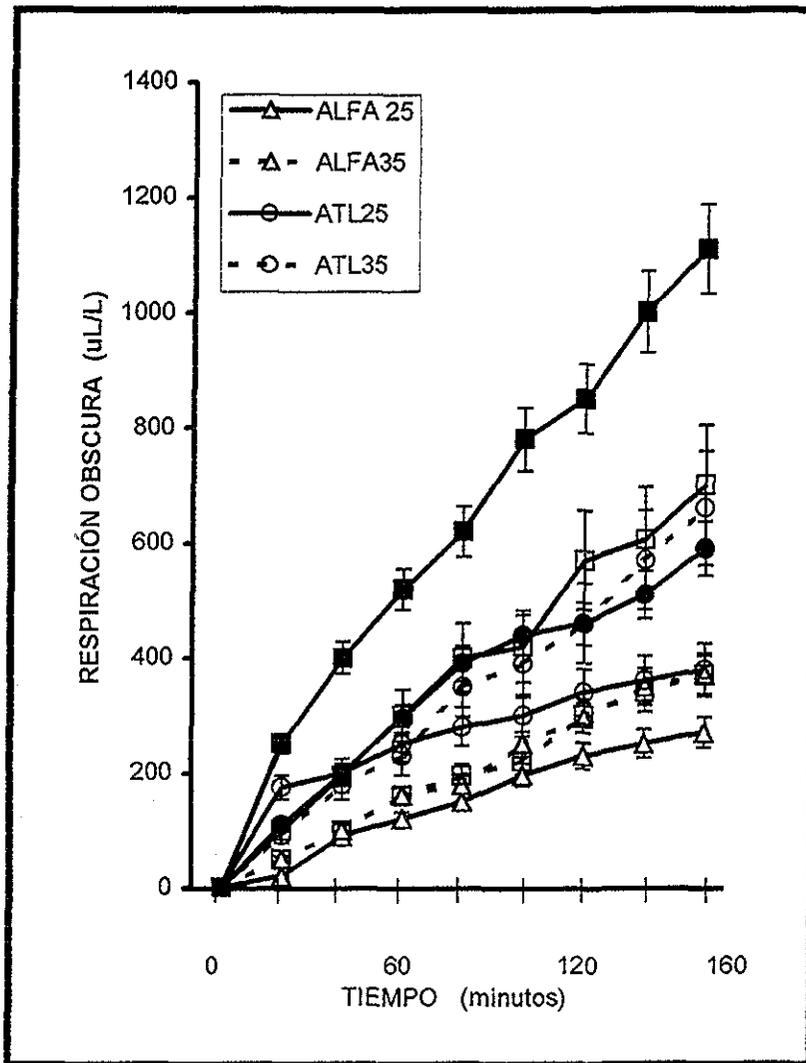


Figura 5. Consumo de oxígeno por discos de hojas de tres clones de papa. Diez discos de 1 cm² cada uno fueron incubados en un baño isotérmico en matraces que contenían una trampa inmersa en buffer fosfatos para atrapar el CO₂ liberado por el tejido analizado. Los cultivares son Alfa (△), Atlantic (○) y herta (□), los símbolos cerrados son para 40 °C. Las barras en cada cultivar indican la desviación estándar

4.9 POROMETRÍA

4.9.1 Transpiración de plantas estresadas en cámara de crecimiento.

Los datos de tasa transpiratoria (Cuadro 5) en plantas estresadas en cámara de crecimiento bajo diferentes regímenes térmicos fueron en general bajos, como es común en plantas incubadas bajo ambientes controlados. Herta se caracterizó por las tasas transpiratorias más altas en 20 a 35° C, seguida por Atlantic y Alfa. Las tres variedades redujeron drásticamente la transpiración al ser expuestas a 40° C.

4.9.2 Conductancia en plantas estresadas en cámara de crecimiento

La conductancia estomática (Cuadro 5), observada en los tres clones a 20° C fue mayor en Herta dos veces respecto a Alfa y por último les siguió Atlantic (140, 60 y 10 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente); a 25° C, Alfa presentó mayores tasas de conductancia, Atlantic y Herta presentaron la misma conductancia (90, 60 y 58 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$). Sin embargo, a 30° C, Herta muestra ligeramente una mayor tasa de conductancia respecto a Atlantic y Alfa bajo el mismo régimen térmico (88, 80 y 75 $\text{mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$, respectivamente). Por otra parte; a 35° C, los tres clones redujeron su tasa de conductancia estomática a valores semejantes. A 40° C, Atlantic registró tasas muy bajas, semejantes a las observadas en el primer régimen térmico; mientras que Alfa y Atlantic disminuyeron completamente su conductancia estomática.

4.10 EFICIENCIA EN EL USO DEL AGUA (EUA)

4.10.1 Plantas en condiciones controladas

El comportamiento general de EUA para los tres cultivares es de descenso conforme se incrementó la temperatura; sin embargo, a 20° C Atlantic y Herta mostraron niveles de EUA altos y semejantes entre ambos clones. Por otra parte, Alfa a 25° C alcanzó el mayor nivel de EUA. En el intervalo de 30-40°C, el nivel de EUA fue semejante para los tres clones.

Cuadro 5. Efecto de la temperatura en plantas de papa cultivadas en macetas y su respuesta a algunos parámetros fisiológicos

VARIEDAD	TRATAMIENTO (°C)	TRANSPIRACION ($\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	COND. ESTOM.* ($\text{mmol m. m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	EUA** ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1} / \mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$)
ALFA	20	1.5 (0.31)	60.60 (10.81)	4.7 (1.42)
	25	2.12 (0.27)	87.18 (8.718)	8.1 (0.16)
	30	3.10 (0.82)	75.75 (7.50)	3.8 (0.076)
	35	2.49 (0.41)	34.013 (10.2)	3.6 (0.07)
	40	0.02 (0.04)	0.00 (0.00)	-0.1 (0.001)
ATLANTIC	20	2.47 (0.37)	10.98 (1.09)	5.25 (0.05)
	25	2.07 (0.08)	60.16 (6.01)	2.2 (0.022)
	30	3.72 (0.09)	74.62 (22.3)	5.8 (0.116)
	35	3.0 (0.23)	55.24 (5.5)	3.2 (0.32)
	40	0.1 (0.07)	1.47 (0.58)	-0.1 (0.001)
HERTA	20	3.25 (0.4)	141.6 (26.90)	0.4 (0.12)
	25	2.10 (0.08)	54.79 (1.95)	5.2 (0.052)
	30	3.5 (0.06)	81.30 (6.5)	4.25 (0.042)
	35	2.78 (0.21)	42.91 (7.16)	2.5 (0.5)
	40	0.1 (0.07)	0.947 (0.47)	-0.2 (0.004)

Las plantas fueron cultivadas en condiciones ambientales en macetas. Las lecturas se tomaron por triplicado durante tres días consecutivos después de ser incubadas por un tiempo mayor a 2 horas, estas no volvieron a ser usadas después del tratamiento térmico

* La conductancia estomática se calculó como el inverso de la resistencia estomática.

** La eficiencia en el uso del agua fue calculada como la relación $\frac{\text{FOTOSÍNTESIS}}{\text{TRANSPIRACIÓN}}$

Los valores en los paréntesis indican la desviación estándar

4.10.2 Plantas en condiciones de campo

Durante el transcurso del día existieron fluctuaciones de EUA tanto en plantas jóvenes como tuberizantes de 40 y 70 dde respectivamente, (Figuras 6a, 6b, 7a y 7b) en las dos localidades. En San Jerónimo se observó en general un comportamiento muy fluctuante en ambas etapas de desarrollo, en el rango de 12 a $50 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ durante las mañanas. En plantas jóvenes de los tres clones se observó una caída fuerte de la EUA sin lograr recuperarse a lo largo del fotoperíodo con excepción de Alfa en la que después del medio día se vio una recuperación hasta el final del día, cuando se obtuvieron los mismos valores observados durante el inicio de las mediciones.

En plantas adultas (plantas tuberizantes, 70 dds, Fig. 7a) cultivadas en clima templado, por las mañanas se observaron valores de EUA menores a $10 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ para los tres clones, pero antes del medio día se observaron incrementos a valores de EUA de 35 y $40 \text{ mg de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en Herta y Atlantic, respectivamente; mientras que Alfa se mantuvo con valores bajos la mayor parte del día pero al final del fotoperíodo se observó una recuperación a niveles altos de EUA. Por otra parte, en la localidad de Tlaltzapán (clima caluroso, Fig. 7b), en los tres clones los valores de EUA de plantas jóvenes se mantuvieron bajos a lo largo del fotoperíodo y al final de éste los niveles para Herta fueron negativos. En el caso de plantas tuberizantes (70 dds) el patrón de EUA fue parecido al observado en plantas jóvenes (40 dds), donde al final del fotoperíodo se acentuó con mayor consistencia la tendencia a mostrar valores negativos de EUA en los tres clones.

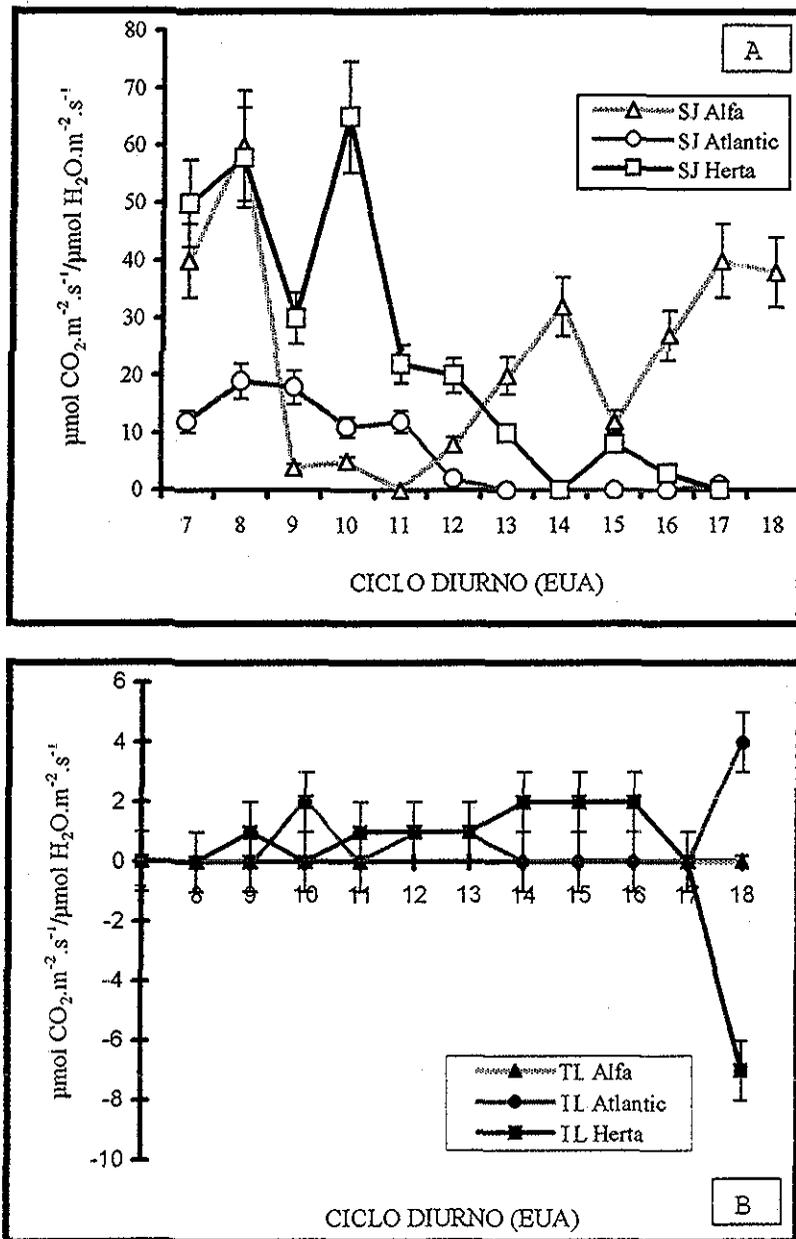


Figura 6 Eficiencia en el uso del agua en plantas jóvenes (40 dds) de tres clones de papa crecidas en temperaturas contrastantes de campo en dos localidades, cada punto representa al menos 5 mediciones tomadas de hojas plenamente extendidas, durante tres días consecutivos. Los clones son Alfa (triángulos), Atlantic (círculos) y Herta (cuadros). Los símbolos blancos y negros corresponden a San Jerónimo ^A (templado) y Tlaltzapán ^B (cálido). Las barras en cada punto indican la desviación estándar respectivamente.

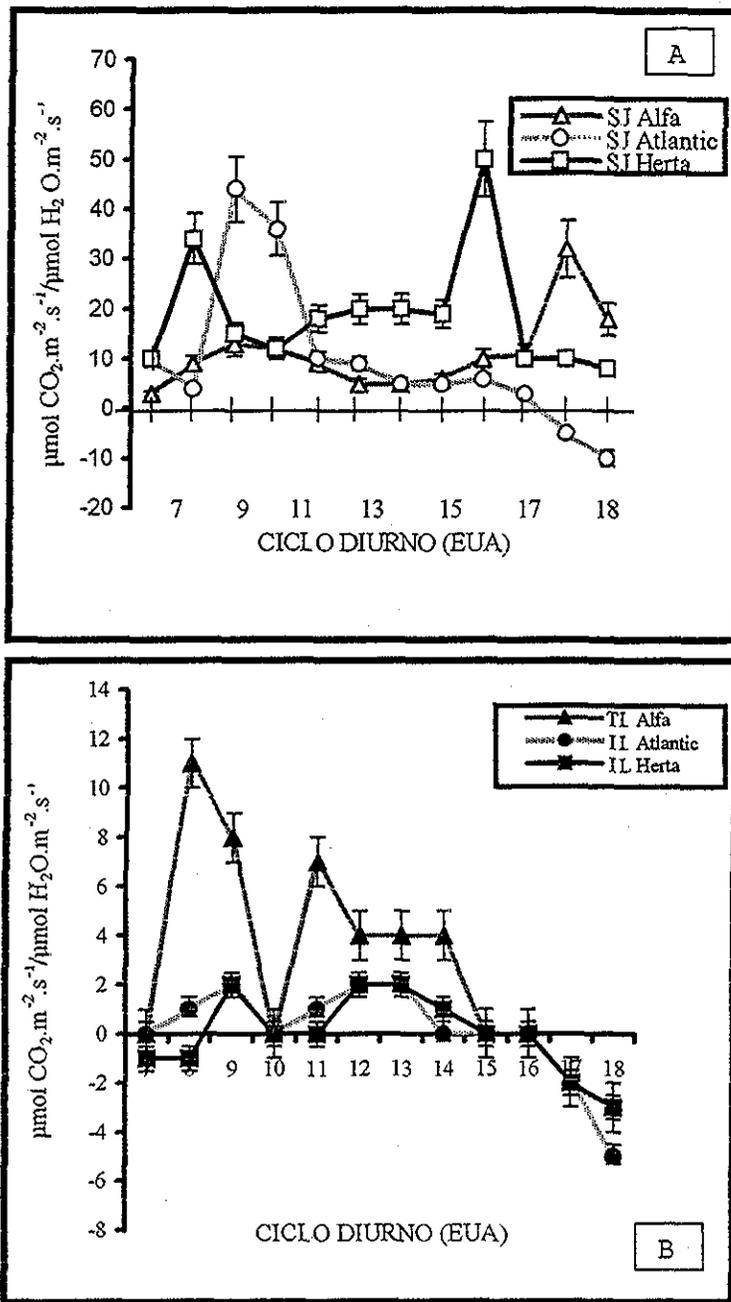


Figura 7 Eficiencia en el uso del agua en plantas tuberizantes (76 dds) de tres clones de papa crecidas en temperaturas contrastantes de campo en dos localidades, cada punto representa 5 mediciones tomadas de hojas plenamente extendidas, durante tres días consecutivos. Los clones son Alfa (triángulos), Atlantic (círculos) y Herta (cuadros) Los símbolos blancos y negros corresponden a San Jerónimo (A) (templado) y Tlaltzapán (B) (cálido). Las barras en cada punto indican la desviación estándar, respectivamente.

4 10.3 Plantas jóvenes en condiciones de campo de dos localidades (EUA acumulada a lo largo del día)

El patrón general de EUA para los tres clones (Figura 8a) en la localidad de San Jerónimo (clima templado), permitió apreciar diferencias varietales. Herta mostró mayor eficiencia en uso del agua, con valores superiores a $250 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, durante el fotoperíodo, seguido por Alfa con un incremento continuo a lo largo del día y Atlantic con un patrón constante y muy inferior a Herta y Alfa. Por otra parte se observó que los tres clones (Figura 8a) en Tlaltizapán (clima cálido) mantuvieron valores bajos de EUA durante el ciclo diurno respecto a San Jerónimo. Asimismo se observó una tendencia similar para los tres clones en Tlaltizapán, con un ligero incremento en Alfa respecto a los otros dos clones.

4 10.4 Plantas Tuberizantes en condiciones de campo de dos localidades (EUA acumulada a lo largo del día)

En general, las plantas adultas (Figura 8b) muestran un patrón semejante al descrito para la fase de desarrollo anterior (40 dds). Herta en clima templado mantuvo un incremento continuo hasta el final del fotoperíodo con valores de EUA ($210 \text{ mg CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) ligeramente inferiores a los de plantas jóvenes, seguida por Atlantic con valores inferiores al 50 % respecto a Herta, mientras que Alfa mostró los valores más bajos de EUA a lo largo del ciclo analizado, sólo se observó una ligera recuperación al final del período estudiado con respecto a Atlantic. Por otra parte en clima cálido (Figura 7b) durante todo el fotoperíodo Herta y Atlantic mantuvieron los menores valores de EUA con respecto a Alfa a lo largo del día; solamente ésta última logró valores cercanos a $50 \text{ mg de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mg H}_2\text{O} \cdot \text{m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ después del medio día hasta el final del fotoperíodo.

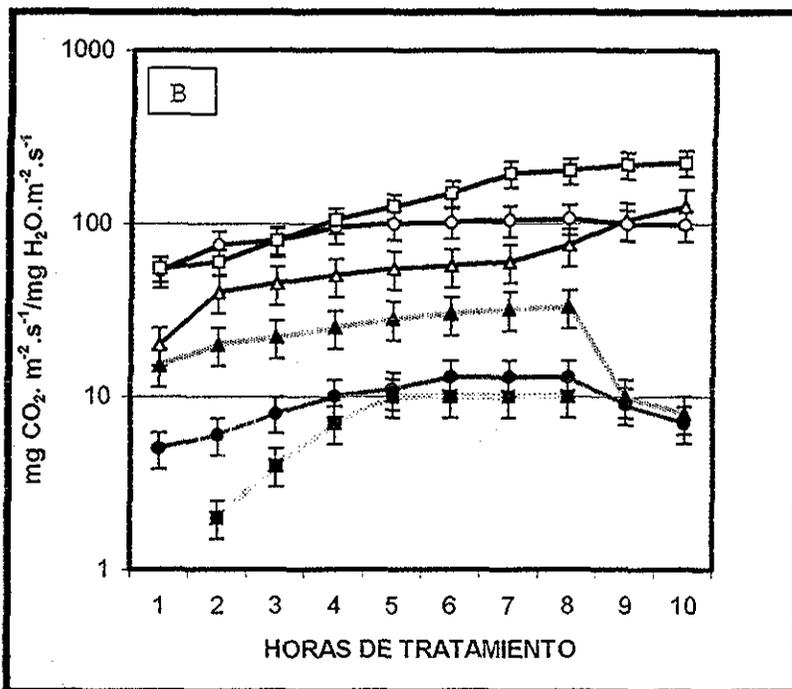
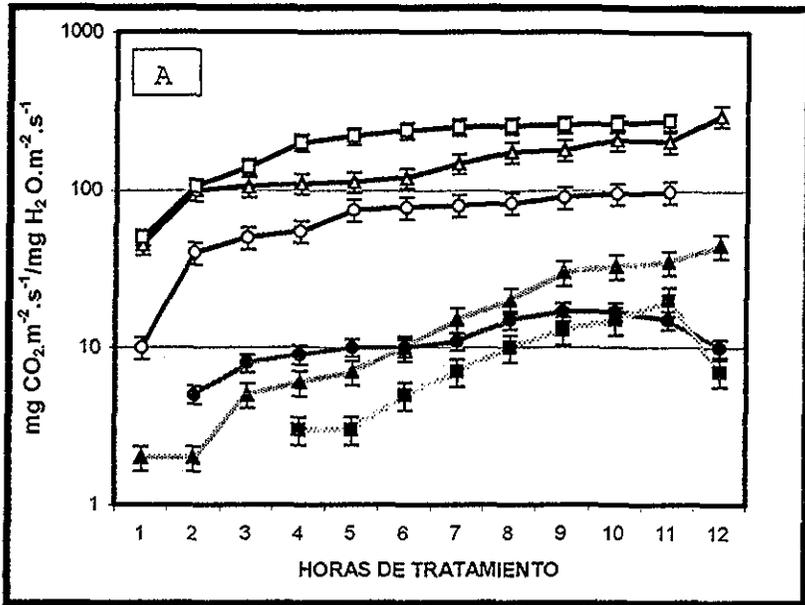


Figura 8. Eficiencia en el uso del agua (a) en plantas jóvenes (40 dds) y (b) tuberizantes (76 dds) de tres clones de papa crecidas en temperaturas contrastantes en dos localidades bajo condiciones de campo. Cada punto representa al promedio de 5 mediciones tomadas de hojas plenamente extendidas, durante tres días consecutivos. Los clones son Alfa (triángulos), Atlantic (círculos) y Herta (cuadros). Los símbolos blancos y negros corresponden a San Jerónimo (templado) y Taltizapán (cálido). Las barras en cada punto indican la desviación estándar, respectivamente.

4 11 ACTIVIDAD *IN VITRO* DE SACAROSA FOSFATO SINTETASA (SPS) EN PLANTAS DE PAPA.

4.11.1 Actividad *in vitro* (condiciones saturantes de sustrato) de SPS, en hojas de papa, (20-25 dds) cultivadas en macetas bajo condiciones ambientales.

La actividad *in vitro* de la enzima sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en condiciones saturantes de sustratos en hojas de papa (Alfa, Atlantic y Herta) durante el ciclo diurno cultivadas en macetas bajo condiciones ambientales (Figura 9a) fue la siguiente:

En Herta, la actividad de SPS hasta el medio día se mantuvo constante, observándose un incremento de las 14 a las 16 horas (50 a 80 μ moles de sacarosa/g p f/h). Alfa presentó un comportamiento típico a lo largo del día con tasas de 40 y 90 μ moles de sacarosa/g p f/h, de las 8 de la mañana a las 12 del día, respectivamente reduciendo la actividad enzimática al final del muestreo (Figura 9a). Atlantic al igual que Alfa, presentó un comportamiento típico para un ciclo diurno pero con tasas muy inferiores; al medio día presentó la mayor actividad con tasas ligeramente mayores a 50 μ moles de sacarosa/g p f/h, disminuyendo la actividad de SPS al final del muestreo. Es importante mencionar que existe una correlación muy fuerte entre hora del día temperatura-foliar con la actividad de SPS bajo condiciones saturantes. Asimismo en la figura 10, se observa una mayor tasa acumulada (250 μ moles de sacarosa/g p f/h) en la actividad de SPS en Alfa, a lo largo del día bajo condiciones saturantes con respecto a Herta bajo las mismas condiciones de sustrato; mientras que para condiciones limitantes de sustrato la tasa acumulada de actividad de SPS fue también mayor en Alfa que en Herta.

4 11 2 Actividad *in vitro* (condiciones limitantes de sustrato) de SPS, en hojas de papa, cultivadas en macetas

La actividad de SPS en Herta (Figura 9b) durante la mayor parte del muestreo presentó un ligero incremento y alcanza su mayor actividad al final del muestreo (52 μ moles de sacarosa/g.p.f/h) Alfa mostró un comportamiento típico a lo largo del muestreo con una actividad máxima al medio día (58 μ moles de sacarosa/g p f/h) y una disminución al final del

experimento con tasas ligeramente mayores a 30 μ moles de sacarosa/g p f/h Atlantic antes del medio día presentó su máxima actividad de SPS (85 μ moles de sacarosa/g p f/h), reduciéndose drásticamente después de las 10 AM, y paralela a Alfa hasta el final del muestreo En la figura 10 se observó una tasa acumulada ligeramente menor en Herta, a lo largo del período experimental bajo condiciones limitantes de sustrato (150 μ moles de sacarosa/g p f/h) con respecto a Alfa

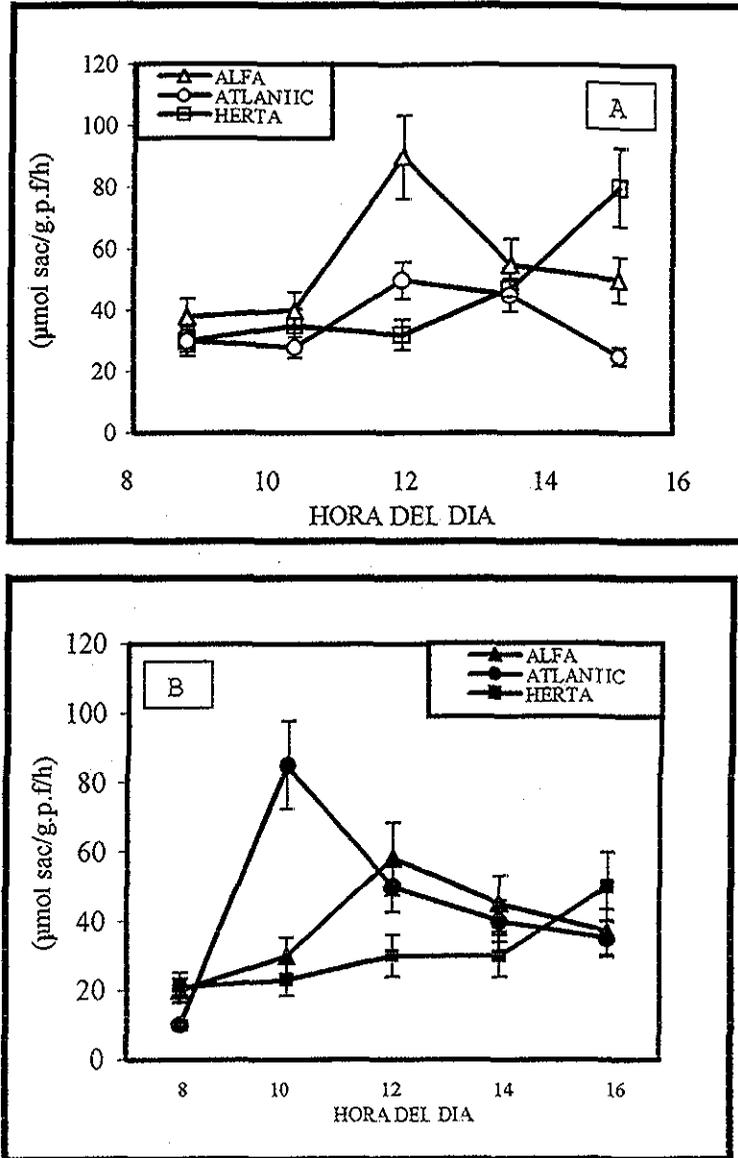


Figura 9. Actividad de SPS en plantas de papa cultivadas en maceta-condiciones ambientales. Los clones usados fueron Alfa (triángulos), Atlantic (círculos) y Herta (cuadros), los símbolos blancos y negros corresponden a condiciones saturantes (A) y limitantes (B) de sustrato. Las barras en cada cultivar indican la desviación estándar, respectivamente.

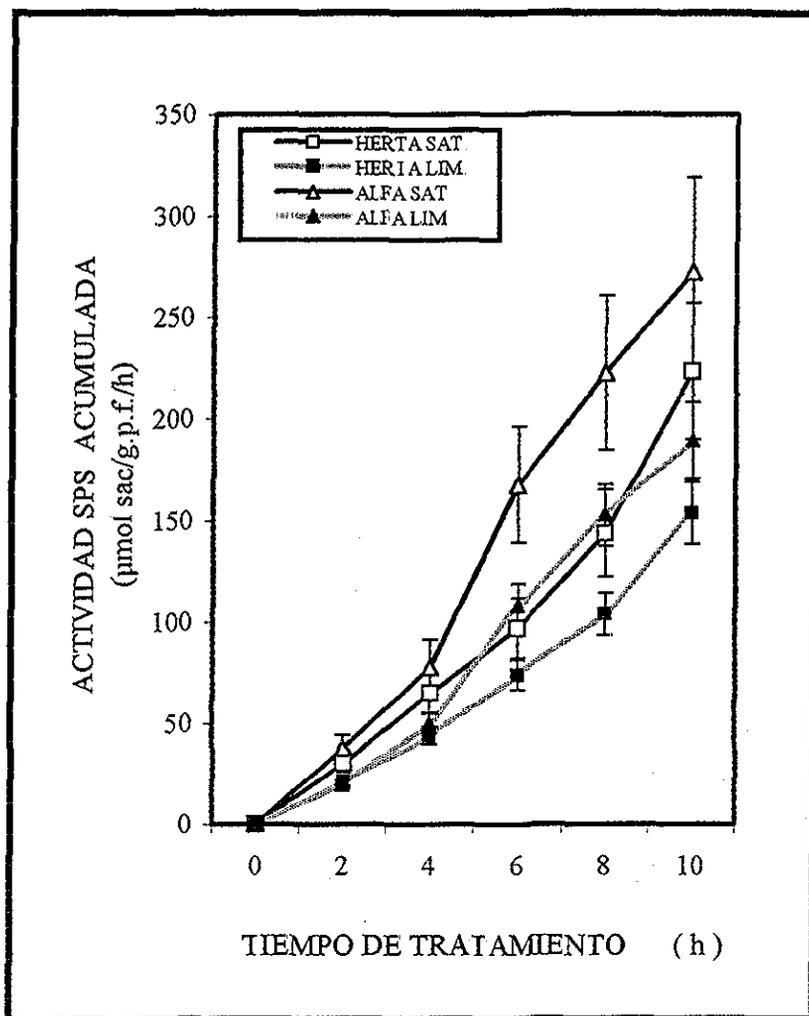


Figura 10. Actividad de SPS acumulada en plantas de papa cultivadas en maceta-condiciones ambientales. Los clones representados son Alfa (Δ) y Herta (\square), los símbolos blancos y negros corresponden a condiciones saturantes (A) y limitantes (B) de sustrato. Las barras en cada punto indican la desviación estándar, respectivamente.

4 11 3 Actividad *in vitro* de SPS en hojas de papa variedad Herta, en condiciones ambientales y mantenidas con 12 horas de luz, durante periodos contrastantes de calor.

4 11 3.1 Actividad de SPS en hojas de papa variedad Herta en condiciones ambientales.

La actividad de la enzima sacarosa fosfato sintetasa (SPS), Figura 11 para el cv Herta en plantas control (plantas de 65 dds), presentó un comportamiento típico para un ciclo diurno de 20 a 55 μ moles de sacarosa/g p f/h, para el intervalo de 10 a 12 horas del día; mientras que para las 14 PM, la actividad de SPS fue de 210 μ moles de sacarosa/g p f/h, y 67 a 50 μ moles de sacarosa/g p f/h, para el período de 16 a 19 PM. Sólo se usó este cultivar debido a que fue el de mayor sensibilidad a los parámetros fisiológicos analizados por efecto del calor en campo primero y después en cámara de crecimiento, la actividad de SPS se vio afectada tal vez por efecto de inhibición o desnaturalización de la enzima, pues como se observa en las figuras 9a y b cuando la enzima se colocó en condiciones saturantes y limitantes de sustrato la actividad de SPS permaneció constante la mayor parte del día, recuperándose al finalizar el período del muestreo (14 a 16 PM) en ambas condiciones experimentales. El período de más calor en el día y en las hojas (Cuadro 7) correlaciona con una actividad de SPS reducida, incrementándose dos veces al final del fotoperíodo cuando la temperatura ambiental y foliar es menor

4 11 3 2 Actividad de SPS en hojas de papa variedad Herta en condiciones de calor durante dos periodos continuos con un fotoperíodo de 12h y alta DFFF

Las plantas que se mantuvieron en calor (Cuadro 7) durante dos períodos continuos en cámara de crecimiento, presentaron un patrón de actividad de la enzima sacarosa fosfato sintetasa (SPS) alterado; pues se observó en plantas del clón Herta para el primer período de estrés térmico (22 a 30 h) alta actividad de SPS pero con un patrón invertido (tolerancia al calor) de síntesis de sacarosa por parte de las plantas estresadas con respecto a las plantas control; donde se aprecia claramente que por las mañanas y al finalizar el día la actividad de SPS presentó tasas mayores a 250 μ moles sacarosa/g.p f/h, pero después del medio día (14

PM) se redujo dicha actividad enzimática a tasas ligeramente mayores a 100 μ moles sacarosa/g p.f/h, justo cuando la temperatura foliar fue mayor. Por otra parte para el segundo período de estrés térmico (46 a 54 h) la tasa de actividad de SPS fue aún mayor (490 μ moles sacarosa/g p.f/h) por la mañana (10 AM) con respecto a las plantas control y estresadas del primer período de tratamiento; reduciéndose drásticamente a las 14 PM por efecto del calor en las hojas con tasas menores de 100 μ moles sacarosa/g p.f/h, recuperándose dos horas más tarde con tasas cercanas a 300 μ moles sacarosa/g p.f/h y al final del muestreo disminuyendo dramáticamente dicha actividad enzimática por efecto del calor, pues el último muestreo se realizó a las 19 PM. Tal parece que el último patrón descrito sea una posible adaptación al calor por parte del clón que resultó fuertemente alterado en el campo.

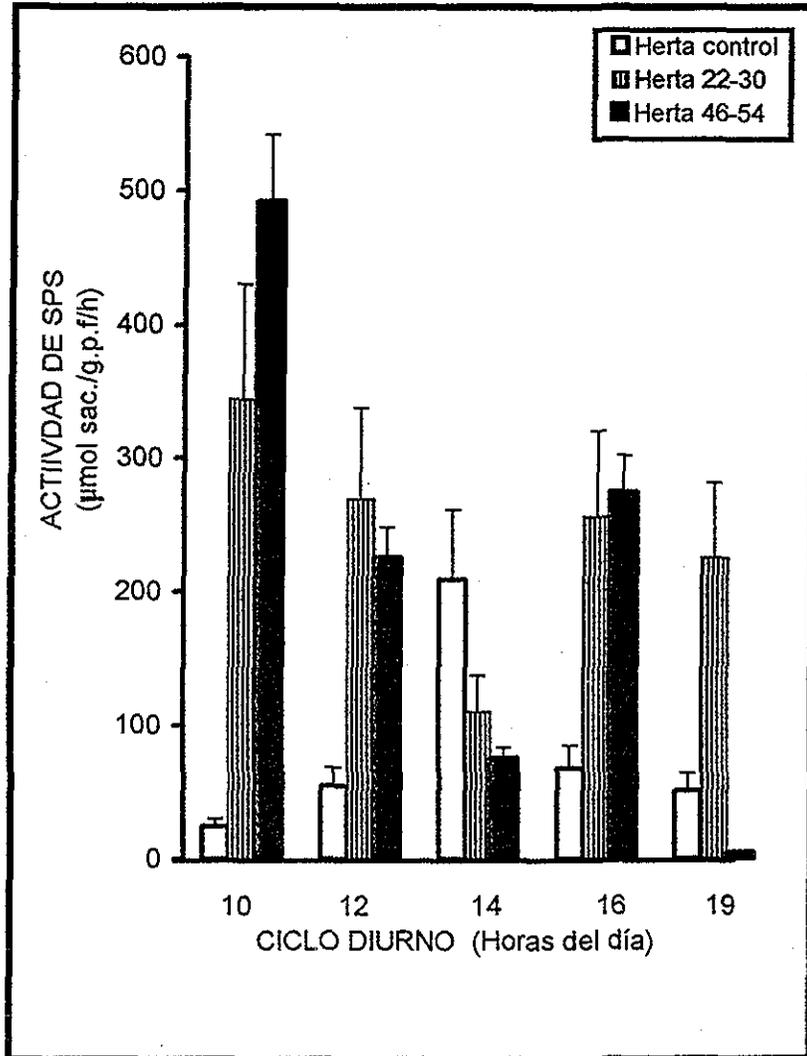


Figura 11. Actividad de sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en plantas jóvenes (30 dds) del clon Herta cultivadas en maceta bajo condiciones ambientales y sometidas a dos períodos continuos de calor con altas intensidades luminosas ($> 1200 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$). cada punto representa 5 mediciones por duplicado, durante dos días consecutivos y tomadas de hojas plenamente extendidas y expuestas a la luz, las plantas control; estresadas 22 a 30h y 46 a 54h de calor continuo. En cada cultivar se indica la desviación estándar por medio de una barra lineal respectivamente.

Cuadro 6 Efecto de las altas temperaturas en hojas de papa y su influencia sobre las concentraciones de CO₂ a nivel intracelular (Ci), así como en la fotosíntesis, temperatura foliar y humedad relativa, con intensidades mayores a 1200 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$

Cultivares	Tratamientos	Ci PPM	CO ₂ PPM	Fotosíntesis $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$	Temperatura foliar (°C)	Humedad relativa (%)
ALFA	Calor*	580 (7.7)	325 (10)	-0.3 (0.14)	51.4 (2.8)	8.86 (0.7)
	Recuperación**	85 (43)	313 (1.0)	0.52 (0.04)	36.5 (0.4)	17.12 (0.48)
HERTA	Calor	819 (400)	338 (22)	-0.66 (0.52)	51.0 (0.8)	9.0 (0.7)
	Recuperación**	135 (40)	316 (2.0)	0.37 (0.14)	35.2 (0.85)	17.2 (8.1)
ATLANTIC	Calor*	484 (71)	317 (4.0)	-0.26 (0.08)	50 (1.36)	108.52 (0.68)
	Recuperación**	127 (56)	317 (3.0)	0.50 (0.14)	36.12 (0.63)	17.30 (0.77)

* Estas plantas fueron estresadas con calor en cámara de crecimiento (40° C) por un tiempo de 2 horas.

**Las plantas fueron analizadas (recuperación) después de haber transcurrido una hora del tratamiento térmico en condiciones ambientales.

Los valores en paréntesis representan la desviación estándar.

Cuadro 7 Condiciones de muestreo, en plantas de la variedad Herta cultivadas en macetas (clima templado) con un fotoperiodo de 12 h y alta DFFF.

HORA DEL MUESTREO	TEMPERATURA DE HOJAS NO ESTRESADAS CLON HERTA * (°C)	TEMPERATURA DEL SUELO EN CONDICIONES AMBIENIALES* (°C)	TEMPERATURA DE HOJAS CLON HERTA (°C)	TEMPERATURA EN EL SUELO DE LAS MACETAS (°C)
10	24	22	29	25
12	26	22	38	35
14	28	27.5	42	35
16	24	22	35	35
18	18	20	21	30
\bar{X}	24.00	22.70	33.00	32.00
\pm	3.34	2.52	7.34	3.38

*Plantas de papa cv, Herta (65 dds) cultivadas en maceta bajo condiciones ambientales y expuestas a altas DFFF a lo largo del día.

**Plantas de papa cv, Herta (65 dds) cultivadas en macetas las cuales fueron estresadas en cámara de crecimiento y expuestas a altas DFFF a lo largo del día

El símbolo mas, menos representa la desviación estándar de cada uno de los valores

V. DISCUSIÓN.

Existen reportes contradictorios sobre los efectos adversos de temperaturas elevadas y altas densidades de flujo fotónico (DFFF) en la fisiología de las plantas. Estudios con hojas de algodón expuestas por 5 minutos a 48° C muestran pocos daños en el aparato fotosintético (determinado por luminiscencia) en presencia de luz (Powles, 1984). Efectos similares fueron observados con hojas de numerosas especies en donde se usó baja DFFF durante el tratamiento con temperaturas altas, mostrando el aparato fotosintético tolerancia al calor. Aparentemente dicha protección se debió al efecto de baja DFFF (125 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por otra parte, se ha reportado que la luz induce estabilización de la fotosíntesis durante la exposición a estrés con altas temperaturas; esto ha sido observado en estudios en los que intensidades saturantes de fotosíntesis fueron usadas antes de evaluar el efecto y después de 10 minutos a temperatura elevada (Powles, 1984). Se ha establecido que la presencia de bajas DFFF durante el calor beneficia en la estabilización de las membranas tilacoidales así como en el mantenimiento del equilibrio iónico entre el estroma del cloroplasto y las membranas tilacoidales. La combinación de altas temperaturas y altas intensidades luminosas son comunes en días soleados durante el verano en muchas zonas del mundo. Las temperaturas superiores a las óptimas reducen la fotosíntesis, primero gradualmente y en forma reversible, pero cuando es rebasada la temperatura crítica el daño es irreversible (Bjorkman, 1981; Powles, 1984). La inactivación irreversible refleja daños en las reacciones del cloroplasto cuando persisten por algún tiempo, recuperándose dichos organelos con el retorno a temperaturas más favorables (Bjorkman, 1981; Powles, 1984). Varios autores han reportado alteraciones del crecimiento en plantas de papa a temperaturas supraóptimas. Sin embargo, los cambios dependen fuertemente de la variedad. En la presente investigación se analizó una muestra pequeña de germoplasma, donde observamos una reducción general del crecimiento bajo temperaturas diurnas elevadas en condiciones de campo. Se observó una marcada diferencia entre las variedades analizadas para los parámetros estudiados. Una variación semejante fue observada entre otros clones por Morpurgo y Ortiz, (1988); Levy et al., (1990); Sattelmacher et al., (1990)

Atlantic se comportó en forma parecida a Herta bajo condiciones templadas a lo largo del día, y a Alfa en condiciones de calor (Cuadro 2). Herta mostró un mejor crecimiento en condiciones templadas pero resultó ser la variedad más sensible a la reducción en crecimiento y rendimiento bajo condiciones cálidas. En contraste, Alfa se mostró como la variedad menos susceptible a calor. Una evaluación reciente bajo condiciones de alta intensidad luminosa y alta temperatura en cámara de crecimiento indicó un bajo potencial de producción en Alfa y Atlantic (Tibbitts et al., 1992; Sarquís et al., 1996).

Bajo condiciones de calor, las plantas de las 3 variedades utilizadas, generalmente emergieron antes y no florecieron a excepción de Herta (floración temprana aproximadamente al 50 %; no se registró la existencia de fructificación). Altas temperaturas promovieron en estas variedades que se iniciara más temprano la tuberización pero sin lograr con éxito el llenado de los tubérculos, los cuales completaron su ciclo con una reducción de 15 días (Sarquís et al., 1996). Asimismo, las plantas desarrollaron menos tallos (20 y 80%, Alfa y Herta respectivamente), la cantidad de tallos potenciales en promedio para las tres variedades antes de la siembra fueron de 10 a 12; mostraron una reducción en el área foliar por planta a la madurez, y los folíolos completaron su madurez en menos tiempo bajo calor (Cuadro 2). Consecuentemente, a la madurez la materia seca acumulada en los órganos aéreos fue drásticamente reducido, alcanzando tan solo 2.98 y 37.91% en Herta y Alfa respectivamente y en comparación a la acumulada en las plantas cultivadas en clima templado (Cuadro 3). La acumulación de materia seca en raíz también fue afectada negativamente (72.32 y 88.5% Herta y Alfa respectivamente) aunque no tanto como en tallo Sattelmacher et al., (1990) reportaron una reducción en el tamaño del sistema radicular bajo temperatura elevada, principalmente debido a la disminución en el número y longitud de raíces laterales. Por otra parte, y a pesar de un incremento en el número de tubérculos por planta en condiciones de calor, el rendimiento de tubérculos (acumulación de materia seca) disminuyó entre 52 y 94 % debido a un incremento en la proporción de tubérculos menores a 3.5 cm de largo, lo cual a su vez se debió a la reducción en peso y porcentaje de materia seca de los mismos (Cuadro 3).

Una evaluación de campo similar mostró, no una reducción del crecimiento, sino una redistribución del crecimiento (Moreno, 1985) cuando se cultivó a altitud elevada; el cultivar

Huayro (*S. chaucha*), un triploide nativo del Perú, desarrolló mayor crecimiento abajo que arriba del suelo, mientras que en la costa produjo más biomasa en órganos aéreos que en los subterráneos, aunque no se alteró el número de tubérculos. Es probable que una especie altamente domesticada tal como *tuberosum* sea más vulnerable a la inhibición por calor que una silvestre como *Solanum chaucha*. En experimentos con 6 clones en invernadero y cámara de crecimiento, Reynolds y Ewing, (1989) combinaron temperaturas del suelo y aire para estudiar el efecto del calor sobre la tuberización. Bajo un fotoperíodo de 16 h, intensidad luminosa natural y aire frío o caliente el suelo caliente no afectó el crecimiento aéreo ni el estado de inducción de las hojas después de 6 a 10 semanas, pero el crecimiento de tubérculos se vio seriamente afectado. Bajo un fotoperíodo de 12 h, $350 \mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y aire frío o caliente, nuevamente el suelo caliente no afectó el crecimiento aéreo pero el desarrollo de los tubérculos fue drásticamente reprimido. Sin embargo, en este caso el estado de inducción foliar fue afectado negativamente en aire caliente independientemente de la temperatura del suelo después de 7 semanas de iniciado el tratamiento. Es bien sabido que los fotoperíodos cortos y las altas intensidades luminosas inducen la tuberización (Ewing, 1981), mientras que fotoperíodos largos y bajas intensidades luminosas no inducen la tuberización y en efecto, agravan el daño por calor, especialmente en clones tardíos. Así, es probable que en este experimento la baja intensidad luminosa fuese el factor limitante. Además, la diferencia de 3 semanas entre los dos estudios podría ayudar a explicar la reducción en el estado de inducción foliar en el estudio de menor duración. Aunque nosotros no efectuamos una evaluación visual del estado de inducción foliar, observamos mayor abundancia de tubérculos, muchos de los cuales eran sésiles, lo cual refleja un alto estado de inducción. Midmore y Prange (1992) reportaron una fuerte reducción del número y peso de tubérculos a temperatura del aire elevada. De este modo, el número de tubérculos por planta ha sido visto aumentar, disminuir o permanecer inalterado por efecto de calor.

Thornton et al., (1996) reportaron una reducción en las tasas de crecimiento aéreo en condiciones de invernadero (25/12 y 35/25 °C día / noche,) al 70, 85 y 88% (Russet Burbank, sensible al calor), y Desiree y DIO-28, reportadas como tolerantes a calor, respectivamente) además de porcentajes semejantes en la reducción de peso seco de tubérculos, aunque el efecto del calor en la acumulación de materia seca solo provocó una reducción de 20, 10 y

6.1% en las variedades estudiadas. Es probable que el comportamiento en estos estudios la variación clonal fuese opacado por la intensidad del estrés. Para evaluar la variabilidad genética por efectos de altas temperaturas las plantas deben estar expuestas a los factores ambientales en campo y en zonas de clima cálido, pues es muy cierto que en el campo las plantas soportan temperaturas superiores a los 35° y 40° C.

Nuestras observaciones indican una reducción importante del porcentaje de materia seca de tubérculos en plantas cultivadas bajo calor (Cuadro 3). Esto concuerda con observaciones previas de inhibición de acumulación de almidón en tubérculos bajo estas condiciones (Krauss y Marschner, 1984). No se sabe si tal inhibición resulta de un efecto directo sobre síntesis de almidón; pero los datos obtenidos en el presente trabajo sobre el efecto de la síntesis de sacarosa, muestran que el calor modifica fuertemente los patrones de actividad de SPS (Figura 11) y está en estrecha relación con la temperatura foliar y con la temperatura del suelo (Cuadro 7); así como con la reducción de las tasas de fotosíntesis aparente y neta (Cuadro 4, 6 y las Figuras 1,2,3 y 4); eficiencia en el uso del agua (Figuras 6,7 y 8); tasas de respiración aparente (Figura 4); tasas de respiración oscura (Figura 5) entre otros, viéndose afectado el transporte de azúcares a los órganos demandantes. En cuanto a la magnitud de la respuesta del número de tubérculos al calor, en tanto que tal número refleja el estado de inducción foliar (i.e. producción del estímulo de la tuberización en hojas), nuestros resultados, los de Moreno, (1985), y los de Manrique y Bartholomew (1991), indican que el calor no impide la producción del estímulo de la tuberización en la hoja. A este respecto, la disminución del número de tubérculos reportada por Midmore y Prange, (1992) debe tomarse con cautela, ya que en ese caso, la baja intensidad luminosa pudo haber sido un factor limitante para la producción de tal estímulo, así como la corta duración de los experimentos.

Nuestros datos confirman y también extienden reportes previos sobre la reducción de la tasa fotosintética bajo temperaturas supraóptimas (Figuras 1,2 y 3). Nuestras mediciones corresponden a dos etapas diferentes de desarrollo, antes (30 dds) y después (70 dds) de iniciado el llenado de tubérculos. Además de la fuerte variación clonal, dos puntos resultan de interés: Primeramente, fue claro que la asimilación fue drásticamente reducida por calor en ambas etapas de desarrollo para las plantas establecidas en campo. Algunos investigadores

han reportado caídas abruptas de la tasa de fijación de carbono arriba de los 30° C bajo diversas condiciones experimentales (Ku et al , 1977; Dwelle et al , 1981; Jager y Hammes, 1989; Midmore y Prange, 1992). Wolf et al , (1990) reportaron un efecto menos severo por calor sobre fijación de carbono. Argumentaron que su diseño experimental permitió la adaptación de las plantas al estrés de calor antes de las mediciones. En nuestro caso las plantas estuvieron en campo desde la siembra; aún así, observamos una caída drástica de la tasa de fotosíntesis aparente durante el ciclo diurno en las dos etapas de desarrollo mencionadas en comparación con la actividad de asimilación bajo condiciones templadas (Cuadro 4). Al incubar plantas en cámara de crecimiento y exponerlas a altas radiaciones ($> 1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) Atlantic y Herta mantuvieron tasas fotosintéticas del mismo orden de magnitud a las reportadas por varios investigadores; sin embargo, en el rango de 25 a 35° C aún se observaron tasas de asimilación aparente positivas en las variedades analizadas (7 a $15 \mu\text{moles de CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), volviéndose negativas a los 40° C. Es muy probable que el balance negativo observado a temperaturas extremas se deba a alteraciones a nivel tilacoidal así como a las condiciones favorables para la fotoinhibición (cambios y/o daños en los centros de reacción del PSII y PSI, manifestándose como una inhibición de fotosíntesis) y fotorespiración (proceso en el cuál se consume O_2 y se libera CO_2 sin producir ATP o NADPH u otra ganancia evidente).

En condiciones de temperatura ascendente por un período corto de 45 minutos de exposición a cada régimen térmico 20, 25, 30 y 35° C (tratamiento térmico acumulado de 3 horas en cada maceta utilizada para los cuatro tratamientos) se observó tasas de fotosíntesis aparente del mismo orden de magnitud entre los clones estudiados. Sin embargo, se observó un patrón constante de fotosíntesis en Herta (Figura 3) en 20 a 30° C; y aún mayor al 50% respecto a Alfa (35° C); pero al incrementarse el tiempo de exposición (135 min) el patrón de fotosíntesis se invirtió para 35° C entre Herta y Alfa, mientras que Atlantic presentó consistentemente tasas intermedias (Figura 3). Respecto a la fotosíntesis neta, fue interesante localizar el punto de equilibrio, el cuál es un indicador de la temperatura máxima del cultivo y variedad para un desarrollo económicamente redituable en cada clón estudiado (Figuras 1a, 1b, 1c).

La EUA calculada resultó ser baja, cerca del 50% en comparación a los valores reportados por Nava y Larqué, (1990) pero de una manera muy consistente el patrón observado indica cierta capacidad de adaptación al calor.

En otros experimentos realizados bajo condiciones semejantes a las mencionadas con anterioridad en los clones de papa, la exposición de las plantas al calor fue de 135 min. de manera continua a cada una de las temperaturas (9 horas de exposición al calor en plantas únicas en forma ascendente y continua) fue posible corroborar el efecto negativo del calor sobre la fotosíntesis aparente en las plantas de papa. Los patrones observados en ambos experimentos confirman los efectos de adaptación y/o aclimatación donde Herta, incrementa ligeramente sus tasas fotosintéticas al final del tratamiento térmico pero solo a la mitad de la actividad que caracterizó a plantas de Alfa. También se puede observar que éstas plantas (especialmente Herta) mostraron señales de aclimatación, pues una vez mantenidas bajo condiciones constantes de 35°C durante un período de 9 horas, se encontraron valores de EUA semejantes entre los clones estudiados; así como tasas transpiratorias ligeramente mayores en Atlantic y muy cercanas entre Alfa y Herta (cuadro 5). Mediciones simultáneas de resistencia estomática y tasa de transpiración en plantas de papa han indicado variaciones clonales entre localidades y entre etapas de desarrollo en respuesta al calor (Sarquis et al , 1996). Las hojas de plantas más jóvenes se caracterizan comúnmente por menores pérdidas transpiratorias debido a mayores valores de resistencia estomática que plantas adultas durante el llenado de tubérculos (Sarquis et al., 1996). Nuestros datos de temperatura de las hojas en los clones estudiados a 30° C se registró las mayores tasas transpiratorias, donde Alfa además presentó menor resistencia estomática respecto a Atlantic y Herta (cuadro 5) y las plantas que más transpiran son capaces de mantener temperaturas fisiológicas por más tiempo.

Bajo condiciones de temperatura controlada, la respuesta transpiratoria en las tres variedades se caracterizó por tasas mayores en intervalos cortos, que en intervalos de exposición mayor. Asimismo, se observaron tasas transpiratorias semejantes en las dos condiciones experimentales arriba mencionados con respecto a las reportadas para condiciones de campo en clima templado, pero en general muy por de bajo a las tasas reportadas para clima cálido. Debido a que las plantas utilizadas fueron cultivadas y mantenidas en

condiciones ambientales, hasta el momento de su utilización experimental los resultados encontrados especialmente para intervalos de exposición largos (9 horas de tratamiento), reproducen fielmente el comportamiento del cultivo de papa (variedades Alfa, Atlantic y Herta) bajo las variantes ambientales que ocurren a lo largo del día en el campo con clima templado, pero no así para clima cálido. Estas respuestas pueden asociarse con la plasticidad funcional de los genotipos y nos indican que existen buenas perspectivas de adaptar genotipos de papa a climas subtropicales de México.

Nuestras observaciones sugieren que la reducción en tasas de fijación de CO₂ bajo calor no puede atribuirse a limitaciones estomáticas sobre el intercambio gaseoso. Dicha reducción en fotosíntesis aparente tal vez pueda ser explicada por la eficiencia en la fijación de CO₂ (EFC) por parte de RuBISCO. Es bien sabido que RuBISCO es una enzima bifuncional, es muy abundante en los cloroplastos y comprende más del 40 % de la proteína soluble total. La velocidad de reacción carboxilasa es cuatro veces mayor que la de oxigenasa en condiciones atmosféricas normales a 25° C; mientras que la concentración de CO₂ en el estroma es de 10 μmol, la de O₂ es 250 μmol. Esta actividad oxigenasa produce los substratos para la fotorrespiración y es favorecida por temperaturas elevadas (Sonnewald y Willmitzer, 1992)

Por otra parte, en plantas sembradas bajo condiciones de campo o en maceta, tanto en clima templado como en clima cálido, no es raro encontrar plantas cuyas hojas mantengan un balance negativo de carbono al menos transitoriamente durante el día. Las variedades estudiadas mostraron mayor eficiencia en la fijación de carbono (EFC) en clima templado respecto a clima cálido (6.00×10^{-3} mol CO₂ cm² h⁻¹ / mol H₂O cm² h⁻¹ × 10⁻³ -San Jerónimo y 0.26×10^{-3} mol CO₂ cm² h⁻¹ / mol H₂O cm² h⁻¹ × 10⁻³ -Tlaltizapán, para la variedad Herta respectivamente), pero al contrastar los índices de EFC en San Jerónimo respecto a los de Tlaltizapán, se observan drásticas diferencias donde la EFC en Tlaltizapán tuvo un valor del 2.6 % correlacionando alta y positivamente con el porcentaje de reducción (94 %) en la producción, para la variedad no tolerante al calor.

El crecimiento de tubérculos promovió mayores tasas de fotosíntesis aparente en los tres clones estudiados, tanto en la localidad templada como en la cálida, ya sea por un incremento en la tasa de fotosíntesis (Herta y Atlantic), o por la extensión de su duración a lo largo del día (Alfa). Esto indica que las tasas de fotosíntesis son capaces de adaptarse a la demanda de fotoasimilados como lo han sugerido Sonnewald y Willmitzer, (1992). Por otra parte, se ha observado en el cultivo del algodón, que al seleccionar plantas para incrementar el rendimiento, la capacidad fotosintética de éste cultivo fue promovida a través de un incremento en la conductancia estomática (Cornish, et al, 1991). Se ha reportado un incremento semejante en tasas de asimilación en maíz durante el llenado del grano, atribuible a una mayor actividad de RuBISCO (Loza-Tavera, et al, 1992), Sánchez de Jiménez et al, (1995) han propuesto una mayor estabilidad de RuBISCO provocada por su interacción con RuBISCO Activasa para explicar este fenómeno. Interacciones fuente-demanda similares han sido documentadas también en papa por Moorby (1968) quien observó un incremento importante en la tasa de asimilación de carbono y en la tasa de exportación de fotoasimilado después de la iniciación de tubérculos. En ensayos de campo, Dwelle (1985) midió las tasas de fotosíntesis más altas después de la iniciación de tubérculos. Sale (1974) sugirió que la fotosíntesis neta se determina por el tamaño de los tubérculos formados. Dwelle (1985) ha sugerido también que las mediciones de fotosíntesis son más indicativas de la fuerza de demanda en los tubérculos que de la capacidad de las hojas como fuente para asimilar carbono. Puesto que estas observaciones implican cierto control del desarrollo sobre la capacidad de asimilación, la pregunta surge si es que los mismos mecanismos responsables de la regulación de la fotosíntesis por el crecimiento responden a factores ambientales como la temperatura elevada, o si es que son fenómenos fisiológicos distintos.

Nuestras observaciones de que las tasas de fotosíntesis aparente se reducen tanto antes como después de iniciados los tubérculos (hasta el punto de hacerse negativas), así como los datos observados de resistencia estomática a la difusión, pueden deberse al efecto de la respiración, más que a un efecto mesofílico directo como responsable de las reducidas tasas aparentes de asimilación observadas. Sin embargo, también observamos en plantas mantenidas a 40 °C (Cuadro 6) altas concentraciones de CO₂ intracelular y bajas tasas fotosintéticas, lo cual puede indicar inhibición por elevado CO₂ y alto consumo de oxígeno como se observó en

la Figura 5 Por otra parte, la mayor duración de tasas de asimilación bajas a temperaturas elevadas (particularmente en Alfa) sugiere una característica adaptativa de la especie a las condiciones ambientales extremas que podrían ser de valor para un programa de fitomejoramiento para resistencia a calor

En plantas intactas tratadas con gradientes térmicos se confirma que a temperaturas mayores de 35° C las tres variedades reducen drásticamente la fijación de CO₂. Sin embargo, en cuanto al consumo de oxígeno por parte de los tejidos expuestos a temperaturas altas, se observó que las tasas de evolución de O₂ (:L) fueron menores hasta en un 50% en la variedad que presentó cierta tolerancia a calor (Alfa), coincidiendo con Thornton et al., (1996), quienes reportaron bajas tasas de respiración oscura así como altas tasas de fotosíntesis neta en otros clones DTO-28 (resistente a calor), en comparación con la variedad Russet Burbank (sensible al calor) Una analogía entre los clones mencionados anteriormente como resistentes a calor con aquellos usados para nuestros estudios, sugieren una buena posibilidad de poder adaptar a calor a la variedad Alfa.

Por otra parte, el análisis bioquímico de mutantes de Arabidopsis ha revelado que la reducción en el contenido de almidón no promueve el incremento de sacarosa en hojas fuente en condiciones de alta iluminación. Sin embargo, la reducción en la síntesis de almidón fue compensada por una reducción en las tasas de fotosíntesis a altas irradiaciones (Neuhaus et al., 1990). Por otra parte, el principal control para la síntesis de sacarosa es la interconversión entre fructosa-1,6-bis P y fructosa-6-P. Worrell et al., (1991) clonaron el gene de SPS de maíz, responsable de la síntesis de sacarosa-6-P y sobre expresaron ese gene en plantas transgénicas de tomate. El gene del maíz causó un incremento en la actividad de SPS superior a seis veces en hojas de plantas transgénicas de tomate. Esto causó una reducción del contenido de almidón en las hojas y un incremento del contenido de sacarosa al doble.

Nuestros resultados con plantas de papa (25 dds) de las variedades comerciales Alfa, Atlantic y Herta mostraron, que la variedad sensible (Herta) bajo condiciones de clima templado (20-17° C temperatura aire-suelo, respectivamente) presentó tasas de actividad de SPS de 100 a 220 μ moles sacarosa/g p f/h durante el muestreo a lo largo del día bajo

condiciones limitantes y saturantes de sustrato de la enzima (Figura 10) , mientras que la variedad tolerante (Alfa) mostró una mayor actividad de SPS, con respecto a Herta en condiciones *in vitro* saturantes y limitantes (Figura 9a y b y 10) Varios reportes han sugerido que la cantidad de sacarosa presente en las hojas fuente es un factor limitante con respecto a la capacidad de las hojas fuente (Sonnewald y Willmitzer, 1992) Estos autores mencionan que un posible marcador para la manipulación de la relación entre sacarosa y almidón en hojas fuentes puede ser la inhibición de síntesis de almidón y la estimulación de la biosíntesis de sacarosa (la enzima ADPG pirofosforilasa es el mejor marcador para inhibir la síntesis de almidón). Al exponer plantas de Herta a calor en cámara de crecimiento con altas intensidades luminosas durante varias horas (22 y 30 h; 46 y 54 h.) a lo largo del ciclo diurno con temperaturas de 21-25° C, así como 42-35° C aire-suelo respectivamente, observamos altas actividades *in vitro* de SPS (10:00 AM), en correlación con la hora del día y la temperatura, (22 y 46 horas de exposición al calor) Sin embargo, también observamos una reducción de la actividad *in vitro* de SPS a la hora de mayor temperatura foliar (14:00 horas), lo cuál probablemente se deba a alteraciones en la concentración de metabolitos reguladores en citoplasma y/o cloroplasto y tal vez desnaturalización de la enzima por efecto del calor. A este respecto se ha observado Vassey, (1988) en hojas de espinaca (dicotiledónea) que la actividad de SPS es regulada por cambios de glucosa-6-P y Pi así como por la cantidad de triosas fosfato (Vassey, 1988). Así mismo se ha reportado que en períodos oscuros se incrementa la actividad de SPS y puede estar asociada con incrementos en la degradación de almidón y con el incremento de metabolitos para la formación de sacarosa presentes entre el citoplasma y los cloroplastos. Es claro que la actividad de SPS correlaciona con la tasa fotosintética y con la presencia de varios metabolitos en citoplasma tales como triosas-P, G6P y el inhibidor fructosa-2,6-bisP. En monocotiledóneas se ha reportado la existencia de una relación entre la actividad de SPS y cambios en la calidad y cantidad de luz asociada a la regulación por fitocromo. Mientras en las plantas dicotiledóneas no existe ésta relación de regulación en la actividad de SPS, tal parece que la regulación se da por ritmos circadianos (Vassey, 1988). Por tal motivo es probable que los bajos rendimientos en el cultivo de papa se deban tanto a limitaciones mesofílicas sobre la asimilación, como a las altas tasas respiratorias promovidas por temperaturas elevadas (Sarquis et al., 1996; Thornton, et al., 1996).

VI. CONCLUSIONES.

En el presente trabajo se reporta el efecto de la exposición de plantas de papa (*Solanum tuberosum* L.) a altas temperaturas sobre algunas respuestas fisiológicas y bioquímicas bajo condiciones de campo o bajo gradientes térmicos controlados. Esta investigación se desarrolló en tres etapas, (a) evaluación para tolerancia a calor de tres variedades comerciales de papa (Alfa, Atlantic y Herta) en dos zonas de climas contrastantes, cálido y templado, (b) evaluación de plantas de papa (cv. Alfa y Herta) identificadas por su capacidad de tolerancia y sensibilidad a calor bajo gradientes térmicos contrastantes en cámara de crecimiento y (c) determinación de la actividad *in vitro* de SPS en hojas de papa cv. Herta (no tolerante al calor) bajo ciclos diurnos cálidos en cámara de crecimiento

1. Al caracterizar el crecimiento de las plantas de papa así como la identificación de los clones tolerantes y/o sensibles al calor bajo condiciones de campo se observó lo siguiente:

a) Las temperaturas altas causaron cambios morfológicos en las plantas de papa; acortaron el período vegetativo; el tiempo para el estímulo de la tuberización; el número de tallos por planta; el tamaño de las hojas; la distribución de materia seca y el peso seco de tubérculos. Tales cambios fueron más pronunciados en Herta pero también se observaron en Atlantic y Alfa

b) En clima cálido la acumulación de materia seca fue mayor en tallos respecto a raíces y tubérculos.

2. Al comparar el intercambio gaseoso, las tasas de fotosíntesis neta, la eficiencia en el uso del agua (EUA), la transpiración y conductancia estomática entre las variedades evaluadas en condiciones de campo y bajo regímenes térmicos contrastantes en cámara de crecimiento, se observó lo siguiente:

a) En Tlaltizapán (condiciones de campo) se observó una alta variabilidad entre clones; Alfa sostuvo tasas fotosintéticas por un mayor tiempo en ambas etapas de desarrollo (40 y 70

dds) respecto a Herta, mientras que en cámara de crecimiento a regímenes térmicos y tiempos cortos y largos de exposición a calor a 25 y 35 °C Alfa y Atlantic presentaron las mayores tasas fotosintéticas respecto a Herta; esta última presentó las mayores tasas fotosintéticas a 20° C; tal respuesta sugiere una estabilidad de membranas tilacoidales en los tratamientos (20-40° C) pues los patrones fotosintéticos indican el grado de tolerancia al calor por parte de los clones estudiados.

b) El tratamiento térmico causó que las plantas de papa cultivadas en maceta y sometidas independientemente a regímenes térmicos mostraran altas tasas de fotosíntesis neta a 20 °C para los clones Atlantic y Herta mientras que Alfa mostró mayores tasas fotosintéticas a 30 °C.

c) Las tasas transpiratorias a diferentes regímenes térmicos en cada tratamiento fueron bajas para los tres clones. A 40 °C las tasas transpiratorias se redujeron drásticamente indicando un cierre estomático parcial en respuesta al calor

d) La conductancia estomática en plantas intactas fue muy variable entre clones a 20 °C y los niveles más bajos de conductancia estomática se obtuvieron a 40 °C. Estos resultados correlacionan con las bajas tasas fotosintéticas y transpiratorias en plantas estresadas.

e) La eficiencia en el uso del agua (EUA) para plantas jóvenes y plantas tuberizantes en condiciones de campo para clima cálido fueron bajas para los tres clones, mientras que en clima templado, los niveles más altos de EUA los presentó Herta, seguida de Atlantic y Alfa

f) Para plantas cultivadas en maceta y tratadas independientemente en regímenes térmicos, se observó que los mayores niveles de EUA los presentó Herta a 20 °C, mostrando una reducción directamente proporcional con el incremento de la temperatura.

3. Determinación de la respiración aparente (*in vivo*) y de la respiración oscura (*in vitro*) en hojas y/o discos de las variedades estudiadas.

a) La respiración aparente, medida como tasas de liberación de CO₂ en los tres clones se incrementó linealmente a tasas semejantes en el rango de 20 a 25 °C, mientras que a 30° C Herta continuó respirando. A 40° C, dicha respiración aparente se redujo drásticamente en las tres variedades.

b) La respiración oscura, medida como tasas de consumo de oxígeno, se incrementó linealmente durante todo el período de incubación para cada temperatura. Alfa a 35 °C mostró tasas semejantes a las obtenidas en Herta a 20 °C. El consumo total de oxígeno en Alfa y Herta aumentó conforme se incrementó la temperatura.

4. Actividad *in vitro* de sacarosa fosfato sintetasa (SPS) en hojas de papa tratadas en calor y cultivadas bajo condiciones ambientales (clima templado) en maceta.

a) La actividad *in vitro* de SPS para plantas de papa se midió: (a) en condiciones saturantes de sustrato, donde Herta presentó la mayor parte del muestreo actividad de SPS constante hasta el medio día y posteriormente un incremento continuo, mientras que Alfa al medio día, alcanzó la máxima actividad de SPS y en forma paralela Atlantic pero con tasas inferiores a lo largo del día, debido quizás a la disposición de fotoasimilados y la influencia del calor del día en dichos cultivares respectivamente. Por otra parte, (b) en condiciones limitantes, la actividad de SPS se redujo en Alfa y Herta pero con patrones semejantes a los descritos anteriormente, solamente Atlantic a las 10 AM, logró la máxima actividad reduciéndose a tasas ligeramente inferiores y paralelas a Alfa durante la mayor parte del día.

b) Las altas DFFF así como las temperaturas altas de la cámara de crecimiento modificaron fuertemente la actividad *in vitro* de SPS. En las plantas de papa (Herta) estresadas durante dos períodos continuos de calor (30 y 54 horas), se incrementó la actividad de SPS (340 y 490 μmoles sacarosa/g p f/h) por las mañanas registrando temperaturas foliares de 29° C y reduciéndose después del medio día bruscamente con temperaturas foliares de 42° C, correlacionando la reducción de actividad de SPS con la variación de la temperatura (a mayor temperatura sobre la planta, menor actividad de SPS según nuestras observaciones)

VII. PERSPECTIVAS.

Después de analizar una pequeña muestra de variedades comerciales de papa cultivadas en campo (clima cálido y templado), y en macetas se observaron patrones alterados sobre la acumulación de materia seca en los órganos aéreos y subterráneos, el intercambio gaseoso, la respiración oscura y la actividad de SPS en tejido foliar. Por tal motivo se propone ampliar la evaluación a cultivares que previamente se hayan reportado como tolerantes al calor (temperatura superior a 35°C) y originadas de tubérculos desarrollados en calor. Para tal efecto se propone lo siguiente:

- a) Determinar el grado de inducción en el estímulo de tuberización foliar (esquejes) y plantas intactas, bajo gradientes térmicos superiores a la temperatura óptima con intensidades luminosas menores a la fotosaturación.
- b) Analizar la actividad de ADP-glucosa pirofosforilasa y Sacarosa fosfato sintetasa durante el ciclo vegetativo en discos de hojas y tubérculos así como en esquejes tuberizantes cultivados en calor.
- c) Monitorear patrones hormonales durante el estrés de calor en las plantas de papa, así como el efecto de la aplicación exógena de reguladores del crecimiento (auxinas y etileno).
- d) Monitorear el efecto del calor sobre la eficiencia fotoquímica (fluorescencia de clorofila *in vivo*) a lo largo del dosel en plantas tolerantes al calor y cultivadas en climas cálidos.
- e) Analizar la termoinhibición de la reacción luminosa por medio de gradientes térmicos y luminosos a nivel tilacoidal en plantas de papa tolerantes al calor y cultivadas en climas cálidos.
- f) Determinar la termotolerancia a nivel tilacoidal de plantas de papa incubadas en regímenes térmicos contrastantes.

- g) Analizar los patrones respiratorios a nivel mitocondrial (*in vitro*) en discos de hojas y tubérculos de papa estresadas en calor con el uso de inhibidores del transporte de electrones para determinar la eficiencia en la síntesis de ATP.
- h) Investigar la respuesta termotolerante de la papa, i.e., expresión de proteínas Heat-shock.

VIII. BIBLIOGRAFIA.

- 1.- *Azcón-Bieto, J., and Osmond, B.C.* 1983. Relationship between Photosynthesis and Respiration; the effect of carbohydrate status on the rate of CO₂ production by respiration in darkened and illuminated wheat leaves *Plant. Physiol.* 71:574-581
- 2.- *Bailey, L.H., and Bailey, E.Z.* 1976. *Hortus Third* a concise dictionary of plants cultivated in the United States and Canada; revised and expanded by the staff of the Liberty Hyde Bailey Hortorium. (eds) Macmillan Publishing Co, NY 1053-1056.
- 3.- *Bjorkman, O.* 1981. Responses to different quantum fluxes densities. In: Lange, O.I.S., Nobel, C.B., Osmond y Ziegler H., (eds) *Encyclopedia of Plant Physiology* New Series Volume 12A. *Physiological Plant Ecology I.* Springer Verlag 54-180.
- 4.- *Christiansen, G.J.* 1967. El cultivo de la papa en el Perú, Lima. Perú. Servicio de Investigaciones y Promoción Agraria Ministerio de Agricultura. Pp. 38-242
- 5.- *Coombs, J., Hall, D.O.* 1988. *Técnicas en fotosíntesis y vil productividad* 2ª Edición México Ed. Futura Pp. 42-47
- 6.- *Correl, S.D., Frazier, V., Hougas, W.R. and Standley J. Peloquin, Dodds, K; Akeley V. R., and Dykstra, T.P.* 1967. The Potato and Its Wild Relatives, Section *Tuberosum* of Genus *Solanum*. Texas Research Foundation, Renner, Texas. Pp 606
- 7.- *Cornish, J.D., Radin, J.W., Turcotte, E.L., Lu, Z. and Zeiger, E.* 1991. Enhanced photosynthesis and stomatal conductance of Pima cotton (*Gossypium barbadense* L) bred for increased yield. *Plant Physiol.* 97: 484-489.
- 8.- *Demagante, A.L.* 1986. The Potato (*Solanum* spp) in the hot tropics: response to variations in photoperiod, light intensity and temperature. M Sc Thesis, 105 p. University of the Philippines Faculty of the Graduate School.

- 9.- *Dodds, J. H.* 1990. Molecular biology of potato: current and future prospects for developing countries. In: Vaydr M E, Park W eds. The Molecular and Cellular Biology of the potato. Biotechnology Agriculture no. 13:223-232.
- 10.- *Doehlert, D.C., and Huber, S.C.* 1984. Phosphate Inhibition of Spinach Leaf Sucrose Phosphate Synthase as Affected by Glucose-6-Phosphate and Phosphoglucoisomerase. Plant Physiol. 76: 250-253
- 11.- *Dwelle, R. B., Kleinkopf, G. E., Steinhorst, R. K., Pavek, J. J. and Hurley, P. J.* 1981. The influence of physiological processes on tuber yield of potato genotypes (*Solanum tuberosum* L.): stomatal diffusive resistance, stomatal conductance, gross photosynthetic rate, leaf canopy, tissue nutrient levels, and tuber enzyme activities. Potato Res 24: 33-47
- 12.- *Dwelle, R. B.* 1985. Photosynthesis and photoassimilate partitioning. In: Li PH ed. Potato Physiology. Orlando: Academic Press 35-58.
- 13.- *Ewing, E. E.* 1981. Heat stress and the tuberization stimulus. Am Potato J. 58:31-49
- 14.- *Ewing, E. E.* 1990. Induction of tuberization in potato. In: Vaydr ME, Park W eds. The Molecular and Cellular Biology of the Potato. Biotechnology Agriculture no 13:25-45.
- 15.- *Hawkes, J.K.* 1990. The Potato; Evolution, biodiversity and genetic resources. London G B Belhaven Press. Pp. 257.
- 16.- *Jager, J. A. and Hammes, P. S.* 1989. The influence of heat stress on the primary production processes of potatoes. In: The Potato Board, ed. Proceedings of the Potato Research Symposium. Vegetable and Ornamental Plant Research Institute: Pretoria South Africa: VOPRI, 123-125

- 17.- *Ku, S.B., Edwards, G.E. and Tanner, C. B.* 1977. Effect of light, carbon dioxide and temperature on photosynthesis, oxygen inhibition of photosynthesis and transpiration in *Solanum tuberosum* Plant Physiol. 59: 868-872.
- 18.- *Krauss, A. and Marschner, H.* 1984. Growth rate and sugar metabolism of potato tubers exposed to high temperature. Potato Res. 27:297-303.
- 19.- *Leloir, L.F and Cardini, C.E.* 1955. The biosynthesis of sucrose phosphate. J. Biol. Chem 214: 157-165.
- 20.- *Levy, D., Genizi, A. and Goldman, A.* 1990. Compatibility of potatoes to contrasting seasonal conditions, to high temperatures and to water deficit: the association with time of maturation and yield potential. Potato Res 33:325-334
- 21.- *Loza-Tavera, H., Molina-Galán, J., Villanueva, C. and Sánchez de Jiménez, E.* 1992. Relation of Rubisco to yield improvement of maize Crop Sci 32: 718-722.
- 22.- *Manrique, L. A. and Bartholomew, D. P.* 1991. Growth and yield performance of potato grown at three elevations in Hawaii. Crop Sci 31:367-372
- 23.- *Martínez-Barajas, E., Villanueva, C., Molina-Galán, J., Loza- Tavera, H., and Sánchez de Jiménez, E.* 1992. Relation of Rubisco to grain yield improvement of maize. Effect of water restriction Crop Sci 32: 718-722
- 24.- *Menzel, C. M.* 1985. Tuberization in potato at high temperatures: interaction between temperature and irradiance Ann Bot 55:35-39.
- 25.- *Midmore, D. J. and Prange, R. K.* 1992. Growth responses of two *Solanum* species to contrasting temperatures and irradiance levels: Relations to photosynthesis, dark respiration and chlorophyll fluorescence. Ann Bot. 69:13-20.

- 26.- *Minth, T. van and Uyen, N. van.* 1990. The potato (*Solanum tuberosum* L.) under isohyperthermic conditions in Vietnam: response to planting date, mulching and irrigation. *Asian Potato Journal* 1:37-41.
- 27.- *Mohabir, G. and John P.* 1988. Effect of Temperature on Starch Synthesis in Potato Tuber Tissue and in Amyloplasts *Plant Physiol* 88: 1222-1228.
- 28.- *Moorby, J.* 1968. The influence of carbohydrates and mineral nutrient supply on the growth of potato tubers. *Ann Bot.* 32: 57-68.
- 29.- *Moreno, U.* 1985. Environmental effects on growth and development of potato plants In: Li PH ed. *Potato Physiology*: Orlando: Academic Press 481-501.
- 30.- *Morpurgo, R.* 1986. In search of physiological traits useful as screening methods for heat tolerance *Rivista di agricoltura Subtropicale e Tropicale* 80:549-566.
- 31.- *Morpurgo, R. and Ortiz, R.* 1988. Morphological variation of the potato (*Solanum* spp) under contrasting environments *Env. and Exp Bot* 28:165-169.
- 32.- *Nava Sánchez, T y Larqué Saavedra A.* 1990. Fotosíntesis y Transpiración de *Solanum Cardiophyllum* Lindl y *Solanum tuberosum* L. *Agrociencia, serie Fitociencia* 1: 27-50
- 33.- *Neuhaus, H.E., Quick, W.P., Siegl, G. Stitt, M.* 1990. Control of photosynthate partitioning in spinach leaves. Analysis of the interaction between feed forward and feedback regulation of sucrose synthesis. *Planta*. 181: 583-592.
- 34.- *Opena, R. T.* 1980. Breeding for lowland tropics adaptation in potato. In: *Phillippines Council for Agriculture and Resources Research. Proceeding on the First International Consultation on the Development of the Potato for the Mid and Lowland Tropics.* Phillipines: PCARR. 59-72.

- 35.- *Orozco, R.R.S.* 1993. Propagación *in vitro* de papa (*Solanum tuberosum* L.) y su adaptación a invernadero Tesis de Maestría. Colegio de Postgraduados, Montecillos. México, México. pp 4-5.
- 36.- *Powles, B.S.* 1984. Photoinhibition of Photosynthesis Induced by Visible Light. *Ann, Rev Plant Physiol* 35:15-44
- 37.- *Reynolds, M. P. and Ewing, E. E.* 1989. Effects of high air and soil temperature stress on growth and tuberization in *Solanum tuberosum*. *Ann Bot.* 64:241-247.
- 38.- *Sale, P. J. M.* 1974. Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. III. Carbon balance of potato crops *Australian J. Plant Physiol* 1: 283d-296.
- 39.- *Sánchez de Jiménez, E., Medrano, L., and Martínez-Barajas, E.* 1995. Rubisco activase, a possible new member of the molecular chaperone family. *Biochem* 34: 2826-2831
- 40.- *Sánchez de Jiménez, E., E., Medrano, L. and Martínez-Barajas, E.,* 1995. Rubisco Activase, a possible new member of the molecular chaperone family *Biochem* 34: 2826-2831.
- 41.- *Sarquís, J.I., González, H., and Bernal-Lugo, I.* 1996. Response of two potato clones (*S. tuberosum* L.) To contrasting temperature regimes in the field *Am Potato J.* 73: (7) 285-300
- 42.- *Sarquís, J.I., González, H., Sánchez de Jiménez, E., Dunlap, J.R.* 1998. Physiological traits associated with mass selection for improved yield in a maize population. *Field Crops Research.* 56: 239-246.
- 43.- *Snyder, R.G and Ewing E.E.* 1989. Interactive effects of temperature, photoperiod and cultivar on tuberization of potato cuttings *Hort Sci.* 24. 336-338.

- 44.- *Sattelmacher, B.H, Marschner, and Kuhne, R.* 1990 Effects of high air and soil temperature of the rooting zone on the growth and development roots of potato (*Solanum tuberosum*). *Ann Bot.* 65:27-36.
- 45.- *Sicher R.C., Kremer D.F.* 1984 Changes of sucrose-phosphate synthase activity in barley primary leaves during light/dark transitions *Plant Physiol* 76:910-912.
- 46.- *Stitt, M., Wilke, I.F.R., Heldt, H.W.,* 1988 *Coarse control of sucrose-phosphate synthase in leaves: Alterations of the kinetic properties in response to the rate of photosynthesis and the accumulation of sucrose.* *Planta* 174: 217-230.
- 47.- *Sonnewald, U. and Willmitzer, L.* 1992. Update on Molecular Physiology; Molecular Approaches to Sink-Source Interactions *Plant Physiol* 99:1267-1270.
- 48.- *Thornton, M.K., Malik, N.J and Dwelle, R.B.* 1996. Relationship between leaf gas exchange characteristics and productivity of potato clones grown at different temperatures. *Am. Potato J* 73: 63-78
- 49.- *Trebejo, I. and Midmore, D.J.* 1990. Effect of water stress on potato growth, yield and water use in hot and cool tropical climate. *J of Agricultural Sciences, Cambridge*, 114: 321-334.
- 50.- *Tibbitts, T.W., Cao, W., and Bennett.* 1992 Utilization of potatoes for life support in space 5: evaluation of cultivars in response to continuous light and high temperature. *Am Potato J.* 69: 229-237
- 51.- *Vassey, T.L.* 1988. Phytochrome Mediated Regulation of Sucrose Phosphate Synthase Activity in Maize. *Plant Physiol.* 88: 540-542
- 52.- *Vassey, T.L.* 1989. Light/Dark Profiles of Sucrose Phosphate Synthase, Sucrose Synthase, and Acid Invertase in Leaves of Sugar Beets *Plant Physiol.* 89: 347-351.

53.- *Went, F.W.* 1957. The experimental control of plant growth The Ronald Press Company, NY. 15-78

54.- *Williams, B and Wilson, K.* 1981. Principios y técnicas de bioquímica experimental. Omega. España. Pp. 216-260.

55.- *Wolf S, Olesinski AA, Rudich J, Marani, A.* 1990 Effects of high temperature on photosynthesis in potatoes. *Ann Bot.* 65: 179-185.

56.- *Worrell, A.C., Bruneau J-M., Summerfelt, K., Boersig, M., Voelker T.A.* 1991. Expression of a maize sucrose-phosphate synthase in tomato alters leaf carbohydrate partitioning. *Plant Cell* 3: 1121-1130.

57.- *Zaag, P, Z. Ganga, and Gavao, S.* 1989. Field evaluation of true potato progenies in the Phillippines. *Am Potato J.* 66: 109-17.