



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Desarrollo, crecimiento y rendimiento de cultivares de papa diploide en ambientes contrastantes por altitud

Pedro Alfonso Lizarazo Peña

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2020

Desarrollo, crecimiento y rendimiento de cultivares de papa diploide en ambientes contrastantes por altitud

Pedro Alfonso Lizarazo Peña

Tesis presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director:

Dr. Carlos Eduardo Núñez López
Universidad Nacional de Colombia

Codirectora:

Dra. Liz Patricia Moreno Fonseca
Universidad Nacional de Colombia

Línea de Investigación:

Fisiología de Cultivos

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias

Bogotá, Colombia

2020

Dedicatoria

A la memoria de mis abuelos Benilda Hernández, Pedro Lizarazo y a todos aquellos quienes desde la eternidad me cuidan y me brindan fuerzas para continuar adelante.

A mis padres Alfonso Lizarazo y Flor Peña, a mi hermano Sneyther Lizarazo, a mi novia Mariam Vásquez, mi familia y a cada una de las personas que han brindado apoyo en cada proceso de mi vida. Gracias por creer siempre en mí.

Agradecimientos

A la **Universidad Nacional de Colombia**, Sede Bogotá y su Facultad de Ciencias Agrarias por su formación, instalaciones, equipos y talento humano.

A los directores del presente trabajo de grado, profesor **Carlos Núñez** y la profesora **Liz Patricia Moreno**, por la confianza que me brindaron y cada uno de los aportes dados por años en mi formación.

A cada uno de los docentes de la Facultad de Ciencias Agrarias Sede Bogotá, especialmente: los profesores; **Aníbal Herrera**, **Enrique Darghan** y **Luis Ernesto Rodríguez**, quienes se esforzaron y brindaron particular apoyo durante mi formación académica. A los jurados; profesor **Helber Balaguera** y el ingeniero **Julio Acevedo**, por la revisión del documento y sus recomendaciones que resultaron de gran utilidad.

Al invaluable apoyo de mi papá **Alfonso Lizarazo**, a **Mariam Vásquez**, **Laura Ospina**, **Santiago Benjumea**, **Leonardo Leguizamón**, **Ernesto Cantor**, **Lina López**, **Cristian Pimentel** y **Felipe Mon** por su apoyo moral y físico en el desarrollo de esta investigación.

A los productores **Javier Prieto**, **Camilo Prieto**, **Carlos Páez**, **Milson Rodríguez** y **Leóni Tautiva** por permitirme trabajar con ustedes, por sus conocimientos y su apoyo en el desarrollo de los ensayos de campo.

Resumen general

El Grupo Phureja corresponde a papas diploides cultivadas en la región norte de los Andes, principalmente Colombia donde tienen alta importancia y se siembran en un amplio rango de altitud. Se buscó estudiar el crecimiento, desarrollo y rendimiento de cinco cultivares mejorados de papa diploide en tres localidades de Colombia con diferencias en altitud. La principal variable ambiental que diferenció las localidades fue la temperatura pues presentó relación con todas las respuestas observadas. En el primer capítulo, se describe duración del ciclo de cultivo que aumentó para cada cultivar con la altitud. La fenología se describió a partir de la escala BBCH, pero requirió ajustes en estadios intermedios para su uso en el Grupo Phureja. Con la escala ajustada se realizó descripción extendida de los estadios fenológicos, empleando tiempo en días y también en tiempo térmico. En el segundo capítulo, se determinó el crecimiento de cultivares en las diferentes localidades a partir de la biomasa y su dinámica en el tiempo. Para describir la acumulación de biomasa total se desarrollo y empleó el índice de eficiencia térmica (denominado en inglés "Heat use efficiency") específico para papa diploide (ET-pd), mientras la masa en tubérculos se evaluó a partir del porcentaje de peso de tubérculos. Se encontró que la localidad baja limitó la acumulación de biomasa total, la alta afectó negativamente el desarrollo vegetativo, pero favoreció la tuberización y la media tuvo el mayor desarrollo vegetativo y en tubérculos, similar a las de la alta. En el tercer capítulo, se encontró que el rendimiento se favoreció con la altitud, con diferencias por la interacción entre cultivares y localidades. En variables de calidad poscosecha, todos los cultivares presentaron valores adecuados de gravedad específica, pero estos aumentaron con la altitud en algunos cultivares. La localidad alta resultó inadecuada para la respuesta de fritura de todos los cultivares y en el cultivar Violeta aumentó la pigmentación en el tubérculo, lo que se asocia al incremento en radiación UV que aumenta con la altitud.

Palabras clave: Grupo Phureja, fenología papa diploide, acumulación de biomasa, componentes de rendimiento, interacción genotipo por ambiente, tiempo térmico.

Abstract

Phureja group are diploid potatoes cultivated at north Andean region, mainly in Colombia, Phureja Group has a high importance and are cultivated in a wide altitude range. Growth, development and yield of five potato breeding cultivars were studied in three Colombia locations with altitude differences. Temperature is the main environmental variable that has differences between the locations, because it was related to all the observed responses. In the first chapter, crop cycle length was described, that increased with the altitude. Phenology was described from BBCH scale, intermediate stages adjustment was required for this use on Phureja group. With the adjusted scale, the extended phenological stages description was developed in chronological and thermal time. In the second chapter, cultivars development in the different locations was determined from biomass and its dynamics over time. For description of the total biomass accumulation, the specific diploid potatoes "Heat use efficiency index" was developed and used (ET-pd), while the tuber mass was evaluated from the tuber weight percentage. It was found the lower locality limits the total biomass accumulation, while the upper limits the vegetative development, but enhances the tuberization, and the middle presented an intermediate trend. In the third chapter, yield variables were evaluated, just as for the growth, a positive trend was shown with the altitude increase, with differences in the cultivar–location interactions. With postharvest variables, all cultivars showed suitable values of tuber solids, but these increased with altitude in some cultivars. The upper location was unsuitable for frying response of all cultivars and Violeta cultivar increased the tuber pigmentation, which is associated with the increase in UV radiation that increases with the altitude.

Keywords: Phureja Group, diploid potato phenology, biomass accumulation, yield components, genotype – ambient interactions, thermal time.

Contenido

Lista de figuras	3
Principales	3
Suplementarias	4
Lista de tablas	6
Principales	6
Suplementarias	6
Lista de símbolos y abreviaturas	8
Introducción general.....	9
Objetivos	12
General.....	12
Específicos	12
1. Descripción fenológica de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud, empleando tiempo cronológico y térmico	13
Resumen	13
1.1. Introducción.....	14
1.2. Materiales y métodos	16
1.3. Resultados	18
1.4. Discusión.....	27
1.5. Referencias	30
2. Acumulación de biomasa de cultivares diploides de papa (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud	35
Resumen	35
2.1. Introducción.....	36
2.2. Materiales y métodos	37
2.3. Resultados	40
2.4. Discusión.....	51
2.5. Referencias	54
3. Componentes de rendimiento y variables poscosecha de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud.	58
Resumen	58
3.1. Introducción.....	59

3.2. Materiales y métodos	61
3.3. Resultados.....	64
3.4. Discusión	71
3.5. Conclusiones	75
3.6. Referencias.....	76
4. Discusión general	81
5. Recomendaciones	88
6. Referencias introducción y discusión general.....	89
Tablas suplementarias	93
Figuras suplementarias.....	99

Lista de figuras

Principales

Figura 1. Duración en grados día de los estadios fenológicos principales e intermedios de los cultivares de papa diploide evaluados..	20
Figura 2. Estadios fenológicos intermedios pertenecientes al estadio principal cero de la fase vegetativa de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja)..	21
Figura 3. Representación esquemática del desarrollo de hojas en niveles de un tallo principal y un tallo lateral, en papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	22
Figura 4. Estadios fenológicos intermedios pertenecientes a los estadios principales uno, dos, tres y cuatro de la fase vegetativa de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).. ..	25
Figura 5. Estadios intermedios pertenecientes a los estadios principales cinco, seis, siete ocho y nueve correspondiente a la fase final de cultivo de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja)..	27
Figura 6. Representación gráfica de los modelos que describen la acumulación de biomasa para cada uno de los cultivares y el total..	43
Figura 7. Dispersión en el tiempo de los datos de: biomasa total por planta, índice de eficiencia térmica tradicional, e índice de eficiencia en el uso de calor propuesto para cultivares diploides.	45
Figura 8. Diferencias en el índice de eficiencia térmica para la interacción localidad en función del tiempo térmico.....	47
Figura 9. Diferencias en el índice de eficiencia térmica para la interacción localidad por cultivar.....	48
Figura 10. Diferencias en el porcentaje de biomasa de tubérculos. para la interacción localidad en función del tiempo térmico y para cultivar en función del tiempo térmico..	50
Figura 11. Diferencias en el porcentaje de biomasa de tubérculos para la interacción localidad por cultivar.....	51
Figura 12. Rendimiento total de plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	65
Figura 13. Distribución por categoría (%) del rendimiento de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	66
Figura 14. Número de tubérculos cosechados por sitio de siembra en cinco cultivares diploides (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	68
Figura 15. Gravedad específica en tubérculos de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	69
Figura 16. Respuesta a fritura en términos de grado de oscurecimiento de chips en papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja)..	70

Figura 17. Agrupamiento jerarquico de las combinaciones cultivar-localidad a partir de los componentes de rendimiento evaluados para cinco cultivares de papa diploide en tres ambientes de evaluacion.....	71
Figura 18. Resumen de las respuestas en crecimiento, desarrollo, rendimiento y variables de calidad poscosecha de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en las altitudes de evaluacion.....	83

Suplementarias

Figura suplementaria 1. Ubicación espacial de las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja)..	99
Figura suplementaria 2. Precipitación mensual acumulada y radiación total promedio para la región de estudio..	99
Figura suplementaria 3. Variación diaria de la temperatura ambiental y la humedad relativa en las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja)..	100
Figura suplementaria 4. Variación diaria de la temperatura ambiental promedio las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).....	100
Figura suplementaria 5. Unidades de suelos a las que pertenece las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja)..	101
Figura suplementaria 6. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal y tallo lateral en plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), cultivar Criolla Colombia.....	102
Figura suplementaria 7. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal y tallo lateral en plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), cultivar Criolla Dorada..	102
Figura suplementaria 8. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal y tallo lateral en plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), cultivar Criolla Ocarina.....	103
Figura suplementaria 9. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal y tallo lateral en plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), cultivar Paola..	103

Figura suplementaria 10. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal y tallo lateral en plantas de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), cultivar Violeta.....	104
Figura suplementaria 11. Comparación entre las medidas de tiempo cronológico en días después de emergencia y grados día acumulados por localidad..	104
Figura suplementaria 12. Correlaciones de Spearman para variables de crecimiento, rendimiento y calidad evaluadas en la investigación..	105
Figura suplementaria 13. Respuesta de fritura de los cultivares de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja) cosechadas a 3200 msnm (Localidad alta).	107
Figura suplementaria 14. Respuesta de fritura de los cultivares de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja) cosechadas a 2700 msnm (Localidad media).	109
Figura suplementaria 15. Respuesta de fritura de los cultivares de papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja) cosechadas a 2300 msnm (Localidad baja).	111
Figura suplementaria 16. Pigmentación en la carne en tubérculos del cultivar Violeta (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja), producidas en localidades con altitudes contrastantes.	112

Lista de tablas

Principales

Tabla 1. Ubicación, altitud, temperatura y humedad relativa de las localidades en Cundinamarca (Colombia) donde se realizó la evaluación de la fenología de cinco cultivares de papa diploide.	17
Tabla 2. Duración del ciclo de cultivo entre emergencia y cosecha en días después de emergencia y grados día acumulados de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en tres ambientes con diferencias en altitud en Cundinamarca (Colombia).19	
Tabla 3. Niveles y número de hojas promedio por nivel de tallos principales y laterales en cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).	23
Tabla 4. Nombre, rango de adaptación y año de liberación al mercado de los cultivares de papa diploide evaluados.	38
Tabla 5. Modelos evaluados con mayor ajuste-la relación de las variables biomasa total y el tiempo térmico en términos de grados día acumulados y sus ecuaciones.	41
Tabla 6. Modelos con mayor ajuste en la relación de las variables biomasa total y el tiempo térmico en términos de grados día acumulados, para los cultivares de papa evaluados y sus ecuaciones.	42
Tabla 7. Significancia para las fuentes de variación del MANOVA de la variable Índice eficiencia térmica en papa diploide y porcentaje de biomasa de tubérculos.	46
Tabla 8. Cultivares seleccionados para evaluación en este ensayo.	62
Tabla 9. Descripción de la ubicación de las localidades en evaluación.	62
Tabla 10. Resultados de significancia para los análisis de varianza (ANOVA) y del test de Kruskal Wallis en las variables evaluadas.	64

Suplementarias

Tabla suplementaria 1. Descripción de características de las variedades de papa diploide empleadas en la investigación.	93
Tabla suplementaria 2. Resumen de reporte de análisis de suelos, para las tres localidades donde se realizó la evaluación de los cultivares de papa diploide.	94
Tabla suplementaria 3. Grados día acumulados en cada muestreo para cada localidad evaluada.	94
Tabla suplementaria 4. Metodología para la determinación de los estadios fenológicos principales e intermedios en papa diploide (<i>Solanum tuberosum</i> , Grupo Phureja) usando la estructura propuesta por Hack <i>et al.</i> (1993) y tipo de muestreo realizado (TM).	95

Tabla suplementaria 5. Variación entre día y la noche de la temperatura máxima, media y mínima en localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).....	97
Tabla suplementaria 6. Promedio de todos los puntos de evaluación, del índice de eficiencia térmica en papa diploide para la interacción Localidad-cultivar.	98
Tabla suplementaria 7. Promedio de todos los puntos de evaluación, del porcentaje de biomasa de tubérculos en cultivares de papa diploide en la interacción localidad-cultivar.....	98

Lista de símbolos y abreviaturas

Abreviatura	Término
%BTu	Porcentaje de biomasa de tubérculos
BTo	Biomasa total por planta
BTu	Biomasa de tubérculos por planta
CDC	Ciclo de cultivo
CV	Coefficiente de variación
DDE	Días después de emergencia
Ei	Estadio fenológico intermedio
Ep	Estadio fenológico principal
ET-pd	Índice de eficiencia térmica ajustado a papa diploide
GDA	Grados día acumulados
GE	Gravedad Especifica
NTP	Número de tubérculos por planta
PC	Porcentaje de peso en tubérculos por categoría
RF	Respuesta de fritura
RT	Rendimiento total de cultivo
SS	Sitio de siembra
UNC	Universidad Nacional de Colombia
TL	Tallo lateral
TP	Tallo principal
TT	Tiempo térmico

Introducción general

La papa (*Solanum tuberosum* L.) es un alimento ancestral originario de los Andes y se cultiva hace más de 7000 años (Spooner *et al.*, 2005). *Solanum tuberosum* L. agrupa todas las papas cultivadas y contiene ocho grupos con diferentes grados de ploidía, de donde el 70% corresponde a genotipos diploide, y la mayoría del restante a tetraploides que agrupan la mayoría de cultivares (Huaman & Spooner, 2002). El cultivo de papa se considera el cuarto cultivo más importante del mundo para la alimentación (FAO, 2009; Love *et al.*, 2020). Es un producto clave en la seguridad alimentaria de poblaciones vulnerables y fuente de recursos para muchos agricultores (FAO, 2009). La papa se considera la principal actividad agrícola de clima frío en Colombia, pues por su carácter tropical permite producir durante todo el año, dicha producción se concentra en los departamentos de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia (UPRA, 2016). Para 2018, Colombia presentó un área cultivada de 130.176 ha y una producción de 2.78 millones de toneladas (Barragán, 2019).

El Grupo Phureja (Huaman y Spooner, 2002) corresponde a papas diploides de periodo vegetativo corto, sin reposo en tubérculo, adaptadas a condiciones de día corto y con corto periodo vegetativo (Ghislain *et al.*, 2006). Para Colombia este tipo de papa es de gran importancia por diferentes factores: 1) porque se considera el principal productor mundial (Ñústez, 2018; Gallón *et al.*, 2019) y es un producto de alta tradición de consumo, al punto de ser base nutricional de algunas poblaciones campesinas (Ghislain *et al.*, 2006; Cerón-Lasso *et al.*, 2018). 2) por su potencial como producto exportable que la destacan de otros cultivares de papa por su variabilidad morfológica y superior calidad organoléptica (Bonierbale *et al.*, 2004; Ghislain *et al.*, 2006). 3) por representar un patrimonio biológico, teniendo en cuenta que el departamento de Nariño y en menor medida Boyacá, se consideran centros de diversidad de este grupo (Ñústez, 2018).

La amplia diversidad genética, ha sido insumo fundamental en los programas de mejoramiento, que han desarrollado cultivares mejorados (Estrada, 1996; Singh y Kaur, 2016; Cerón-Lasso *et al.*, 2018). El Grupo Phureja, presenta una alta variabilidad fenotípica en forma y color (Bonierbale *et al.*, 2004), sin embargo, los cultivares más conocidos y consumidos son las de morfotipo redondo, pequeño (< 8cm) y de color amarillo intenso en piel y carne conocidas como “Papa Criolla” (Ñústez, 2018), también conocido como fenotipo “yema de huevo” (Rodríguez *et al.*, 2009). Colombia cuenta con más de 13 cultivares mejorados de papa diploide en el mercado, desarrolladas por programas de mejoramiento como el de la Universidad Nacional de Colombia, que abarca cultivares con morfotipo tradicional (papa criolla) y otros considerados no convencionales por divergencia en forma y color (Ñústez,

2018). Los cultivares mejorados y registrados por la UNC, se caracterizan por diferencias en aptitud de uso, calidad culinaria, rendimiento, contenido nutricional y/o tolerancia a problemas fitosanitarios (Peña *et al.*, 2015; Singh y Kaur, 2016; Narváez-Cuenca *et al.*, 2018; Gallón *et al.*, 2019).

La papa se considera una especie con alta adaptabilidad a diferentes condiciones ambientales (Tinjacá y Rodríguez, 2015). En Colombia presenta un amplio rango altitudinal de cultivo; en las zonas productoras de Cundinamarca y Boyacá principalmente se cultiva en altitudes entre 2500 y 2700 msnm en el altiplano, hasta 3600 msnm sobre topografía ondulada, en Nariño entre 2600 y 3400 msnm, y en Antioquia entre 2100 y 2800 msnm (UPRA, 2016). La altitud en el trópico, es un factor que influye en diferentes variables ambientales como: la presión atmosférica, la densidad del aire, oferta de CO₂, la radiación y la temperatura ambiental, variables que influyen en el crecimiento y desarrollo de las plantas (Jaramillo-Robledo, 2005; Jing y Juchao, 2012; Fischer y Orduz, 2012; Willey, 2016; Ibáñez *et al.*, 2017).

Con base en la altitud, es posible determinar rangos en donde un cultivo puede expresar su mayor potencial productivo (Fischer y Orduz, 2012). Para temperatura ambiental, por ejemplo, este rango óptimo puede ser diferente entre especies, subespecies y cultivares (Wiley, 2016). Para papas diploides del grupo Phureja, se ha reportado un rango entre 2000 a 3400 msnm (Ochoa, 1990; Ghislain *et al.*, 2006) que indica su alto potencial adaptativo, pero se desconoce con certeza la respuesta de los cultivares mejorados a diferencias en altitud en crecimiento, desarrollo y rendimiento. Por lo general, en papa los estudios de crecimiento, desarrollo y rendimiento se realizan en uno o varios ambientes dentro del rango óptimo de producción, buscando que se exprese su mayor potencial productivo, sin embargo, no se conoce la variabilidad en la respuesta que puede presentar un cultivar en una condición fuera de este rango, donde pueden llegar a cultivarse. Teniendo en cuenta lo anterior, el presente estudio evalúa el crecimiento, desarrollo y rendimiento de cultivares de papa diploide (Criolla Colombia, Criolla Dorada, Criolla Ocarina, Paola y Violeta) en localidades con altitudes contrastantes (2300, 2700 y 3200 msnm) tradicionales en la producción de papa del grupo Phureja en Colombia.

El documento se divide en tres capítulos y una discusión final que aborda una visión integral del estudio. En el primer capítulo se describe el desarrollo, tomando como referencia la escala fenológica extendida BBCH (Meier *et al.*, 2019) reportada para papa tetraploide (Hack *et al.*, 1993), la cual se ajustó a las características particulares del crecimiento del Grupo Phureja y se usó en su descripción. En el segundo capítulo se presentan resultados de crecimiento a

partir de un análisis longitudinal (en el tiempo), de tipo funcional (Hunt, 1990), empleando; un índice agrometeorológico (Ahmad *et al.*, 2017) (Índice de eficiencia térmica o Heat use efficiency) adaptado a papa diploide (ET-pd) para identificar diferencias en la acumulación de biomasa total, mientras el crecimiento en tubérculo se evaluó a partir del porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu). En el tercer capítulo se presentan variables asociadas a rendimiento como; rendimiento total, porcentaje por categoría, número de tubérculos y variables de calidad poscosecha como gravedad específica, respuesta de fritura. Y para el cultivar Violeta se evaluó la pigmentación de carne del tubérculo. Los resultados obtenidos muestran que el ambiente representado por el gradiente altitudinal, los cultivares y la interacción entre estos factores, afectan el crecimiento, desarrollo y rendimiento, no obstante, el factor ambiental tiene un papel mayor en las diferencias observadas.

La información obtenida en la presente investigación resulta importante en el estudio de papas del Grupo Phureja (diploides); aporta al entendimiento del comportamiento de este tipo de papas en diferentes ambientes y es importante ante escenarios de aumento de temperaturas por cambio climático (Willey, 2016), también servirá de insumo en la toma de decisiones sobre prácticas de manejo agronómico por ambiente y cultivar así como en la selección de cultivares por altitud, de acuerdo a su potencial productivo y la aptitud de uso, favoreciendo la adopción y uso de los cultivares mejorados (Santos, 2010; Valbuena *et al.*, 2009).

Objetivos

General

Determinar el crecimiento, desarrollo y rendimiento de cinco cultivares de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), en tres ambientes contrastantes en altitud.

Específicos

- 1) Describir la fenología de cinco cultivares de papa diploide, sembrados en ambientes contrastantes por altitud.
- 2) Determinar el crecimiento de cinco cultivares de papa diploide, cultivados en ambientes contrastantes por altitud.
- 3) Determinar componentes de rendimiento y variables poscosecha de cinco cultivares de papa diploide, provenientes de ambientes contrastantes por altitud.

1. Fenología de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud, empleando tiempo cronológico y térmico

Resumen

El grupo Phureja está conformado por genotipos de papa diploide adaptados y cultivados en las regiones andinas de Ecuador, Colombia, donde presentan gran interés. Esta investigación tiene como objetivo describir la fenología de cinco cultivares de papa diploide; Criolla Colombia, Criolla Dorada, Criolla Ocarina, Paola y Violeta empleando la escala BBCH extendida. Las parcelas de evaluación se establecieron simultáneamente en ambientes usuales en la producción de papa diploide en Colombia, pero con diferencias en altitud. Se empleó tiempo cronológico y tiempo térmico para describir la duración del ciclo de cultivo entre emergencia a cosecha y la duración de estadios fenológicos principales e intermedios de los cultivares. Se encontraron diferencias en el desarrollo de los cultivares diploides con respecto a tetraploides en estadios como: reposo de tubérculo, desarrollo vegetativo hasta cosecha y ausencia de senescencia de la planta, razón por la cual se ajusta la escala BBCH, para la descripción de cultivares diploides del Grupo Phureja. Se evidenciaron diferencias en el desarrollo entre cultivares y ambientes, atribuidas principalmente a temperatura ambiental. La estimación de tiempo térmico permitió comparar ambientes con diferencias en temperatura ambiental y duración en días de su ciclo de cultivo, y se convierte en una alternativa para la determinación del momento óptimo de cosecha. Todos los cultivares presentaron los mismos estadios fenológicos, pero presentaron diferencias en el momento de ocurrencia y la duración. Criolla Colombia se identificó como el material más precoz, seguido por los cultivares Criolla Ocarina y Criolla Dorada y, los más tardíos, Paola y Violeta.

Palabras clave: Escala BBCH, Grados día, ciclo de cultivo, desarrollo.

1.1. Introducción

Las papas diploides (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) se caracterizan por presentar adaptación a condiciones de día corto para tuberización y ausencia de reposo en tubérculo. Se cultivan principalmente en la región andina tropical, en Venezuela, Ecuador y Colombia (Ghislain *et al.*, 2006). Colombia se considera centro de diversidad del Grupo Phureja y cuenta con una alta diversidad de genotipos que han sido insumo para el desarrollo de cultivares mejorados de papa (Estrada, 1996). Dentro de la oferta de materiales mejorados de papa, Colombia cuenta con 13 cultivares mejorados de papa diploide, desarrollados por el Programa de Mejoramiento en Papa de la Universidad Nacional de Colombia (Ñústez, 2018). Estos cultivares mejorados se destacan por características como; alto potencial productivo, mejora en su contenido nutricional (Peña *et al.*, 2015; Narváez-Cuenca *et al.*, 2018; Mosquera *et al.*, 2017), diversidad en fenotipos (Haynes *et al.*, 2019; Gallón *et al.*, 2019) y tolerancia a enfermedades como “gota” y/o “Roña” causadas por *Phytophthora infestans* y *Spongospora subterranea* respectivamente (Ñústez, 2018).

Criolla Colombia es el primer cultivar diploide registrado en el país (Ñústez, 2011), es un cultivar nativo seleccionado de la colección colombiana de genotipos con tubérculos redondos amarillos *Solanum tuberosum*, Grupo Phureja (Ñústez, 2018). Presenta alta importancia para el país pues ha sido el más sembrado en Colombia hasta la actualidad (Ñústez, 2011; Ñústez, 2018). Los cultivares Criolla Ocarina y Criolla Dorada registrados en 2015, presentan morfotipo en tubérculo similar a Criolla Colombia (Ñústez, 2018), pero presentan características superiores a nivel nutricional y de tolerancia a gota causada por *Phytophthora infestans* (GIP, 2020). Los cultivares Paola y Violeta son cultivares con morfotipo elíptico y alta tolerancia a los patógenos *Phytophthora infestans* y *Spongospora subterranea* (GIP, 2020). Paola presenta con color en piel marrón y carne crema, mientras Violeta presenta color violeta predominante en piel y color blanco con violeta en carne (GIP, 2020). Teniendo en cuenta la diversidad de cultivares, es importante desarrollar información acerca del desarrollo de los cultivares del Grupo Phureja. Dicha información aporta conocimiento para ajustar prácticas de manejo agronómico y ello puede contribuir con la adopción y uso de estos cultivares mejorados.

La fenología es el estudio de los eventos del ciclo de vida de plantas y animales en relación con el clima y el hábitat (Meier *et al.*, 2019). En agricultura, ha sido empleada como herramienta para identificar momentos clave donde realizar prácticas agronómicas, caracterizar cultivares y como indicador de la respuesta de un cultivo con el ambiente (Flores-Magdaleno *et al.*, 2014; Davidenco *et al.*, 2015; Meier *et al.*, 2019; Chandrakant *et al.*, 2019;

Kishore *et al.*, 2019). Con el fin de generar una descripción estándar de los eventos fenológicos que permita el intercambio de datos y la comunicación de resultados científicos, se han desarrollado diferentes escalas fenológicas (Meier *et al.*, 2019). La escala BBCH (Biologische Bundesantalt, Bundessortenamt und Chemische Industrie) es una de las más empleadas, se caracteriza estandarización y la codificación de estadios fenológicos (Meier *et al.*, 2019). La primera descripción de la escala BBCH fue realizada por Meier *et al.*, (1985) para diferentes especies mono y dicotiledóneas, empleando el sistema de codificación propuesto por Zadocks *et al.*, (1974), posteriormente fue ajustada y estandarizada de manera que permitió la comparación entre estadios inclusive en diferentes especies vegetales (Meier *et al.*, 2019). Luego de la primera publicación, la escala BBCH se ha extendido para describir fenología de múltiples especies vegetales (Rajan *et al.*, 2011). El sistema de código empleado por la escala BBCH, presenta un primer dígito que describe uno de los diez estadios o etapas principales (Ep) y corresponde a la escala simple, mientras el segundo y tercer dígito describen a detalle de estadios intermedios (Ei) y corresponde a la escala extendida (Kishore, 2019; Rajan *et al.*, 2011; Hack *et al.*, 1993; Meier *et al.*, 2009).

La primera descripción fenológica para papa empleando la escala BBCH fue realizada por Hack *et al.* (1993), tanto para plantas provenientes de semilla botánica como de tubérculo. Esta escala se desarrolló ajustada a cultivares tetraploides y se ha empleado ampliamente en diferentes cultivares de papa (Segura *et al.*, 2006; Flores-Magdaleno *et al.*, 2014; Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016; Barman *et al.*, 2019), sin embargo, por diferencias en el desarrollo respecto a cultivares diploides (Grupo Phureja) se requiere su ajuste para ser usada como escala extendida. Los estudios fenológicos en papa diploide son pocos. Valbuena *et al.* (2009) describe en términos de la escala simple BBCH la fenología del cultivar nativo “yema de huevo” en diferentes localidades. Cultivar que en la actualidad es de poco uso, a partir de esta población posteriormente se seleccionó el cultivar “Criolla Colombia” (Ñústez, 2011). Santos (2010) empleó la escala simple BBCH para la descripción fenológica de los cultivares mejorados Criolla Colombia, Criolla Guaneña, Criolla Latina y Criolla Galeras, en dos localidades, encontrando diferencias en la duración de estadios fenológicos por los factores cultivar y localidad, con mayor diferencia por el segundo, lo cual se atribuye a diferencias en altitud (2859 y 2572 msnm).

La temperatura se reconoce como la variable ambiental más influyente en la duración de los estadios fenológicos, sobre otras como la precipitación, radiación o humedad relativa (Fischer y Orduz, 2012; Umber *et al.*, 2011; Parra-Coronado *et al.*, 2014). Esta respuesta se debe a su efecto en la velocidad de procesos metabólicos, que aumenta hasta un valor óptimo (Fischer y Orduz, 2012). La mayoría de estudios de fenología en cultivos emplean medidas de tiempo

cronológico como; semanas o días, lo cual puede resultar adecuado en regiones o temporadas con temperatura ambiental similar, pero en el trópico donde se presentan variaciones de temperatura por la altitud, la estimación del tiempo fisiológico de un cultivo puede resultar imprecisa (Parra-Coronado *et al.*, 2014; Jaramillo-Robledo, 2005), especialmente en cultivos como la papa con un amplio rango altitudinal de siembra, estas variaciones en el ciclo de cultivo (CDC) por la temperatura pueden resultar importantes (Rodríguez-Pérez, 2010; Santos, 2010).

El tiempo o el requerimiento térmico, es un enfoque de análisis del tiempo fisiológico que incorpora el tiempo en días, con las variaciones de temperatura ambiental, y permite tener una estimación más precisa del tiempo fisiológico, expresada como grados día, grados día de desarrollo o grados día acumulados (GDA) (Fischer y Orduz; 2012; Flores-Magdaleno *et al.*, 2014; Parra-Coronado *et al.*, 2014, Willey, 2016). Los GDA corresponden a una cuantificación de la energía térmica recibida por un organismo durante un intervalo de tiempo diario (Mc Master y Wilhem, 1997) y se han empleado en la descripción fenológica de múltiples cultivos; tanto perennes (Umber *et al.*, 2011; Kishore *et al.*, 2019; Parra-Coronado *et al.*, 2014) como semestrales (León *et al.*, 2019; Kayacetin *et al.*, 2018). En papa, los GDA se han empleado en modelos de predicción de rendimiento (Manrique y Hodges, 1989), en descripción de CDC de cultivares y predicción de madurez para cosecha (Khan *et al.*, 2013), en la evaluación a estrés (Rodríguez-Pérez *et al.*, 2016), en la determinación del abatimiento de agua en el suelo (Covarrubias-Ramírez *et al.*, 2019) o en la caracterización y predicción de estadios fenológicos (Warthinnton y Hatchinson, 2005; Flores-Magdaleno *et al.*, 2014). En la actualidad no existe descripción de la escala fenológica BBCH para cultivares diploides empleando tiempo térmico.

El objetivo de este trabajo fue (i) determinar la duración del ciclo de cultivo (ii), proponer ajustes a la escala BBCH de papa para cultivares tetraploides para características de papa diploide y (iii) emplear la escala BBCH ajustada para describir el inicio, duración y final de estadios fenológicos en cultivares de papa diploide.

1.2. Materiales y métodos

1.2.1. Material vegetal y establecimiento del experimento

Se evaluaron cinco cultivares mejorados de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja); Criolla Colombia, Criolla Dorada, Criolla Ocarina, Paola y Violeta (Tab. S1), en tres localidades, establecidas simultáneamente en el tiempo, cercanas geográficamente y con diferencias en altitud, en el departamento de Cundinamarca (Colombia) (Tab. 1; Fig. S1). Los ensayos se establecieron entre abril y julio del 2018, época correspondiente a la primera

temporada de lluvia del año (Fig. S2) y caracterizada por una precipitación mensual promedio de 69.7 mm, 3.7 kW h m² de radiación total y 3.8 horas de brillo solar diario (IDEAM, 2018a; IDEAM, 2018b).

Tabla 1. Ubicación, altitud, temperatura y humedad relativa de las localidades en Cundinamarca (Colombia) donde se realizó la evaluación de la fenología de cinco cultivares de papa diploide.

Municipio	Ubicación geográfica	Altitud (msnm)	T media (°C)	T mínima (°C)	T máxima (°C)	HR (%)
Sibaté	4°25'33.43"N	3200	10.2	5.0	22.7	87.5
Vda. Romeral	74°15'31.56"O					
Sibaté	4°28'27.77"N	2700	13.1	4.7	19.4	83.4
Vda. San Rafael	74°17'01.95"O					
Granada	4°30'02.88"N	2320	15.5	11.4	21.4	82.3
Vda. San Raimundo	74°22'23.74"O					

Vda: Vereda; T: Temperatura promedio; HR: Humedad relativa promedio.

El cultivo se estableció en un marco de plantación de 0.3 m entre sitios de siembra (SS) y 1.0 m entre surcos. En cada localidad, por cultivar se establecieron tres parcelas de 90 m² con 300 sitios de siembra (SS). En cada SS se empleó un tubérculo semilla entre 20-25 g, en estado 003 (Brotación múltiple) de acuerdo a la escala BBCH (Hack *et al.*, 1993). La fertilización se realizó por cada sitio de siembra, en corona, utilizando 20 g de fertilizante granulado de grado 15-15-15, equivalente a aplicar 100 kg ha⁻¹ de cada uno de los elementos mayores (nitrógeno, fosforo y potasio). Los elementos menores se aplicaron con productos comerciales vía foliar. Los resultados de los análisis del suelo de las localidades de evaluación se incluyen en la tabla suplementaria 2.

1.2.2. Temperatura y estimación de grados día

La medición de la temperatura ambiental se realizó en cada localidad con estaciones U-metos 200 (Pessl Instruments, Weiz-Austria) y dattalogger ELMA DT-171 (Elma instruments, Ryttermarken-Dinamarca), con una frecuencia de hora. Los grados día de desarrollo acumulados (GDA) se calcularon empleando la fórmula propuesta por Arnold (1959) [1], usada en otros estudios en papa (Warthinhton y Hatchinson, 2005; Soto *et al.*, 2018). Empleando valores diarios de i-ésima temperatura máxima ($_{max}T_i$), la i-ésima temperatura mínima ($_{min}T_i$) con $i=1,2,\dots,n$, donde n representa el número de días y finalmente una constante para temperatura base (T_b) tomada como 2°C de acuerdo con Soto *et al.*, (2018).

$$[1.1] \quad GDA = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (\max T_i + \min T_i) - T_b$$

1.2.3. Ciclo de cultivo

El CDC se calculó como el periodo entre la emergencia de las plantas correspondiente al estadio intermedio (Ei) 009 y la cosecha, correspondiente al Ei 409 de la escala BBCH (Hack, *et al.*, 1993). La duración se estimó en días después de emergencia (DDE) y GDA. Como medida de variabilidad en los CDC se empleó coeficiente de variación (CV).

1.2.4. Estadios fenológicos

La determinación del inicio, la duración y final de los estadios fenológicos se basó en la escala BBCH para papa propagada a partir de tubérculo (Hack *et al.*, 1993). Por cada localidad se realizaron 10 puntos de muestreo dentro del CDC y uno final de cosecha según cultivar (Tab. S3). Según el estadio fenológico, las evaluaciones requirieron la destrucción o no de las plantas evaluadas (Tab. S4). Las evaluaciones destructivas (D) se realizaron a partir de la extracción de 6 plantas por parcela, cada planta en este caso correspondió a la unidad experimental (UE). Las evaluaciones no destructivas (N) se realizaron en empleando como UE cada parcela. La ocurrencia de un estadio fenológico se consideró alcanzada cuando dos tercios de las UE alcanzaron determinado estadio. Los diagramas de Gantt, empleados en la descripción de la duración de los estadios fenológicos, se realizaron con la librería “ggplot2” del software estadístico R (R Core team, Ver. 1.2.1235, 2020). La descripción de la metodología específica para describir estadios fenológicos principales e intermedios se describe en la tabla suplementaria 4.

1.3. Resultados

1.3.1. Ciclo de cultivo

Para cada localidad, la variabilidad en el CDC entre cultivares resultó baja, tanto al ser expresados en DDE (Coeficiente de variación: 7-9 %) como en GDA (CV: 7-9%) (Tab. 2). Colombia se caracterizó por presentar el CDC más corto en todas las localidades, seguido de Criolla Ocarina y Criolla Dorada que fueron similares entre sí, mientras Paola y Violeta tuvieron los mayores CDC. Al comparar los CDC por localidades se observó que las diferencias fueron mayores cuando se describe en DDE (CV: 19.7-21.4%) a diferencia del tiempo térmico en GDA (CV: de 0.1 a 2.4%) (Tab. 2).

Tabla 2. Duración del ciclo de cultivo entre emergencia y cosecha en días después de emergencia (DDE) y grados día acumulados (GDA) de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en tres ambientes con diferencias en altitud en Cundinamarca (Colombia).

Medida de tiempo	Altitud (msnm)	Criolla Colombia	Criolla Dorada	Criolla Ocarina	Paola	Violeta	CV (%)
DDE	2300	76	81	81	89	89	6.9
	2700	93	98	98	113	113	9.1
	3200	113	124	124	134	134	6.9
	CV	19,7%	21,4%	21,4%	20,1%	20,1%	-
GDA	2300	1057	1125	1125	1239	1239	6.9
	2700	1054	1109	1109	1266	1266	8.5
	3200	1055	1161	1161	1254	1254	7.0
	CV	0,1%	2,4%	2,4%	1,1%	1,1%	-

DDE: días después de emergencia; GDA: Grados día acumulados; CV: Coeficiente de variación.

1.3.2. Estadios fenológicos principales

Teniendo en cuenta la utilidad del tiempo térmico para caracterizar el tiempo fisiológico, en ambientes con diferencias en temperatura entre localidades, la descripción fenológica de los cultivares se presenta por cultivar en la figura 1. Todos los cultivares diploides presentaron los estadios fenológicos principales descritos por Hack *et al.* (1993): Brotación (0), desarrollo de hojas (1), formación de brotes laterales (2), crecimiento longitudinal (3), desarrollo de partes vegetativas cosechables (4), aparición de órganos florales (5), floración (6), formación del fruto (7), maduración de frutos y semillas (8) y la fase final de senescencia (9) (Fig. 1). Las diferencias entre materiales tetraploides y los diploides de Grupo Phureja se encuentra en algunos estadios intermedios, que se describen en detalle a continuación.

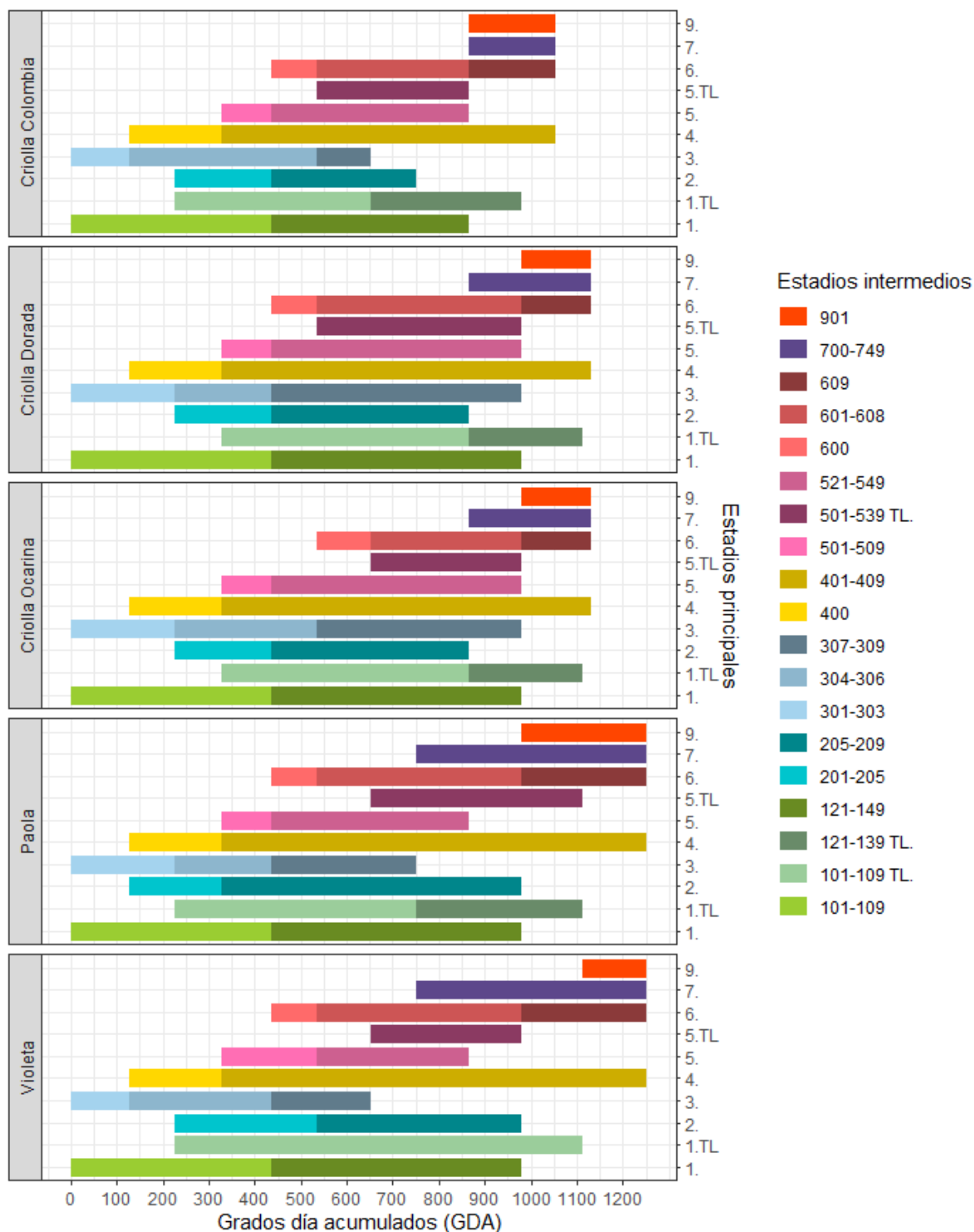


Figura 1. Duración en grados día (GDA) de los estadios fenológicos principales e intermedios de los cultivares de papa diploide evaluados. Eje vertical representa el código de estadios principales: 1. Desarrollo de las hojas; 2. Formación de tallos laterales; 3. Crecimiento longitudinal; 4. Desarrollo de las partes vegetativas cosechables; 5. Aparición del órgano floral; 6. Floración; 7. Formación del fruto; 9. Senescencia. TL: Hojas (5.TL) y flores (5.TL) desarrolladas a partir de tallos laterales (TL).

El Ep 0, agrupa los estadios desde la cosecha de los tubérculos hasta la emergencia de plantas. Dentro del Ep 0, se pueden reconocer diferentes estadios: un primer estadio

denominado reposo, en el que no existe crecimiento visible de brotes (Ei 000) (Fig. 2a), este periodo resulta muy corto o ausente en cultivares diploides. Posteriormente, el proceso de brotación se evidencia por el crecimiento de un brote, generalmente el apical a un tamaño de 2 mm (Ei 001) (Viola *et al.*, 2007). Luego inicia el crecimiento de los brotes desarrollados primero y la activación de otras yemas en el tubérculo alcanzando estado de brotación múltiple (Ei 002-003), punto considerado como el más adecuado para la siembra de los tubérculos semilla (Fig. 2b). Luego de la siembra, los brotes en su base desarrollan raíces (Ei 002) e inician su proceso de diferenciación a tallos, proceso caracterizado por el cambio de color blanco o crema de los brotes a oscuro y verde debido a la síntesis y acumulación de clorofilas y antocianinas (Navarre y Pavek, 2014) (Ei 003) (Fig. 2c). El proceso de crecimiento de cada brote con la emergencia sobre la superficie del suelo, donde pueden ya considerarse tallos (Ei 009). Para esta investigación, el periodo entre siembra y emergencia varió entre localidades; siendo 30 días para 3200 msnm, 23 para 2700 y 18 para 2300, diferencias que se atribuyen principalmente a temperatura del suelo. Si bien la temperatura del suelo, se relaciona con la ambiental existen variaciones en función de su composición, humedad y profundidad (Jaramillo-Robledo, 2005), por tanto no se realizó estimación de los GDA hasta luego de la emergencia. Es importante resaltar, que el periodo de siembra a emergencia se influye por otros factores como el cultivar y la edad fisiológica del tubérculo al momento de la siembra (Struik, 2007).

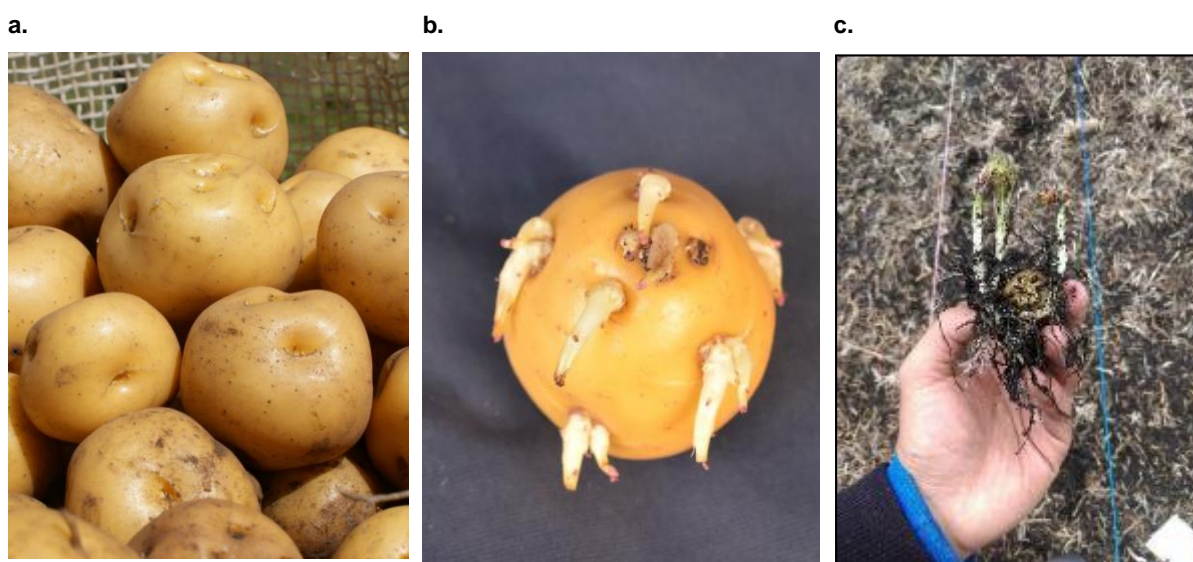


Figura 2. Estadios fenológicos intermedios (Ei) pertenecientes al estadio principal cero (Ep 0) de la fase vegetativa de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). a. 003 en Criolla Colombia; b. 008 en Criolla Colombia; c. 009 en Criolla Ocarina.

Luego de la emergencia inicia el desarrollo de la parte aérea de la planta, inicialmente hojas y tallos. El desarrollo de hojas comienza sobre el tallo principal a partir del meristemo apical,

el cual desarrolla hojas hasta alcanzar una primera inflorescencia, conocida como de primer nivel. De acuerdo a la escala BBCH, las hojas desarrolladas antes de la primera inflorescencia se denominan hojas de primer nivel (Fig. 3). A partir del brote axilar de la inflorescencia continua el desarrollo del tallo principal, proceso que se conoce como crecimiento simpodial (Navarre y Pavek, 2014). El conjunto de hojas desarrolladas en el tallo entre las inflorescencias de primer y segundo nivel, se denominan segundo nivel. Este desarrollo simpodico del tallo puede repetirse por varios niveles, siempre y cuando las condiciones de crecimiento sean favorables (Navarre y Pavek, 2014).

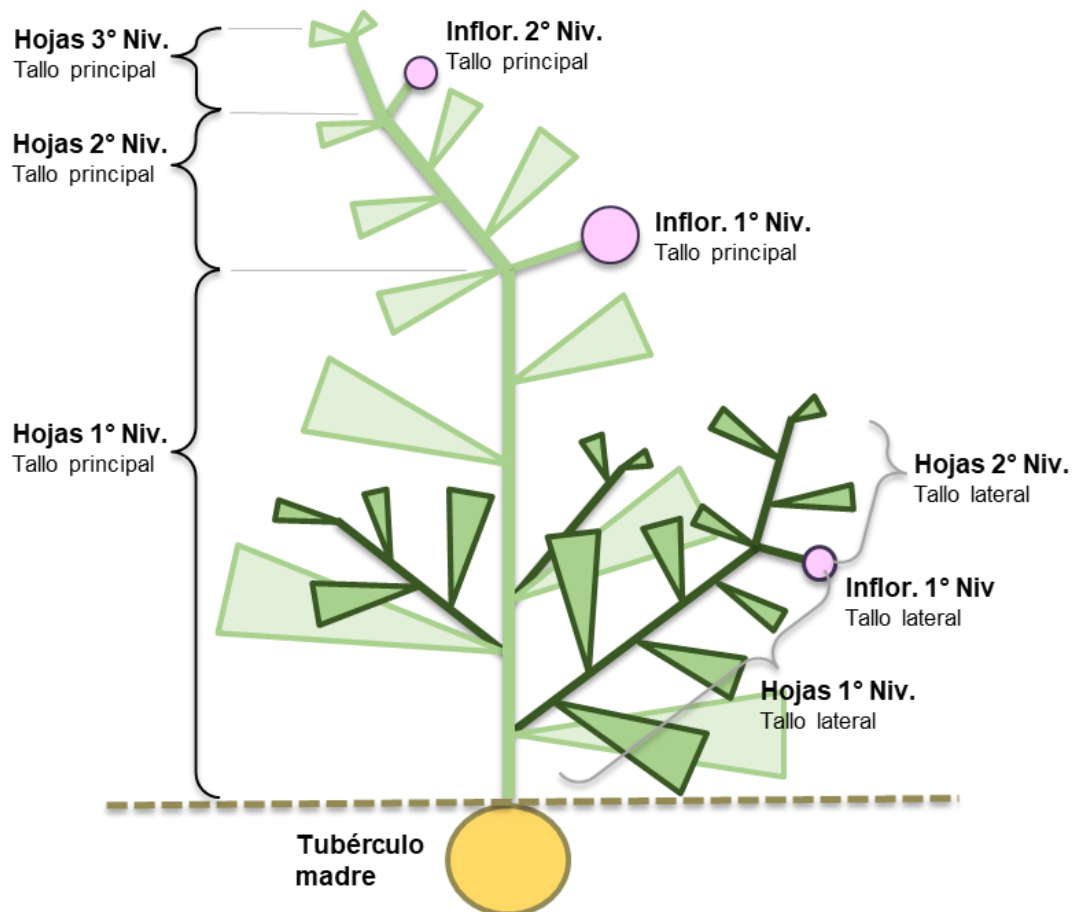


Figura 3. Representación esquemática del desarrollo de hojas en niveles de un tallo principal (verde claro) y uno tallo lateral (verde oscuro), en papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). Inflor: Inflorescencia; Niv: Nivel.

En la escala BBCH, el Ep.1 describe el desarrollo de hojas sobre el tallo principal y la escala extendida permite identificar el número de niveles a partir del segundo dígito y el número de hoja de cada nivel con el tercer dígito. Un grupo adicional de tallos, denominado tallos laterales no se describen con la escala BBCH de Hack *et al.* (1993), estos tallos se desarrollan de yemas axilares ubicadas entre el tallo principal y las hojas más basales (Fig. 3). En cultivares tetraploides los tallos laterales pueden presentarse bajo ciertas condiciones o cultivares, pero

en este caso son de tipo vegetativo (Navarre y Pavek, 2014) y por tanto no se caracterizan en niveles con la escala BBCH. Debido a que todos los cultivares diploides evaluados en esta investigación presentaron tallos laterales con inflorescencias, se realizó descripción de niveles y número de hojas por nivel, tomando como referencia el tallo lateral más desarrollado, que por dominancia apical correspondió al más basal.

Se encontraron diferencias en el número de niveles y hojas por nivel entre cultivares (Tab. 4). Para el tallo principal; Criolla Colombia (Fig. S6), Criolla Dorada (Fig. S7) y Criolla Ocarina (Fig. S8) alcanzaron un número de hojas total y entre niveles similar. Paola se caracterizó por un desarrollo menor en hojas de primer nivel del tallo primario, pero mayor en los demás niveles y en el total del tallo principal (Fig. S9) y Violeta presentó un menor número de niveles y un menor número de hojas a partir del tallo principal (Fig. S10). Para el tallo lateral; todos los cultivares alcanzaron un número de hojas totales similares, aunque Colombia requirió un mayor número de niveles. El desarrollo de hojas de primer nivel, presentó diferencias entre cultivares, siendo más rápido en Criolla Colombia, Paola y Violeta (330 GDA) que en Ocarina y Dorada (435 GDA) (Fig. 1).

Tabla 3. Niveles y número de hojas promedio por nivel de tallos principales y laterales en cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).

Tallo	Nivel	Col	Dor	Oca	Pao	Vio
Principal	1°	11,6	13,0	13,3	11,9	12,9
	2°	4,4	4,4	4,4	5,8	4,5
	3°	2,8	3,2	2,9	3,7	3,4
	4°	2,5	2,0	2,0	2,0	-
	Suma	21,3	22,6	22,6	23,4	20,8
Lateral	1°	7,5	9,1	8,8	8,0	9,2
	2°	3,3	3,7	4,0	5,0	4,0
	3°	2,0	-	-	-	-
	Suma	12,8	12,8	12,8	13,0	13,2

Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta. El símbolo "-" indica que pocas o ninguna planta alcanzó a generar hojas para ese nivel.

El Ep 2, describe el número de tallos laterales, originados de yemas axilares entre hojas y el tallo principal Ep 2 (Fig. 3). Los tallos laterales en simultánea con los tallos principales desarrollan hojas que aportan al desarrollo del dosel de la planta y a nivel estructural definen el hábito de la planta; un mayor desarrollo en tallos axilares favorece una apariencia tupida y vertical de la planta, mientras que un mayor desarrollo del tallo principal permite que las plantas se extiendan y se postren (Navarre y Pavek, 2014). Debido a que los cultivares

evaluados desarrollaron tejidos a partir de tallos laterales hasta el final del CDC se clasifican como indeterminados o tardíos (Navarre y Pavek, 2014). En los cultivares diploides evaluados se observó que los tallos laterales presentan un desarrollo retrasado respecto a los principales (Fig. 3) y por esta razón el desarrollo de hojas en tallos laterales puede extenderse hasta el final del CDC (Fig. 1). El Ep 3, describe el crecimiento horizontal de la planta y por tanto su capacidad para cubrir el área de suelo entre las filas de plantas. La medición de esta fase se realiza a partir de la estimación del porcentaje de cobertura del suelo entre filas, desde el momento de emergencia (Fig. 4a); siendo 302 para un 20% (Fig. 4b), 303 para 30% (Fig. 4c), 307 para un 70% (Fig. 4d) y 309 cuando la mayoría de plantas entre filas se tocan entre sí (Fig. 4e). Los cultivares Criolla Colombia y Violeta alcanzaron primero el Ei 309 (652 GDA), en comparación con los cultivares Paola (751 GDA) y Criolla Dorada y Criolla Ocarina (980 GDA), lo cual evidenció diferencias en el desarrollo de la parte aérea de la planta entre cultivares (Fig. 1).

El Ep 4, describe el desarrollo de tubérculos. El desarrollo de estolones es el paso previo antes de la tuberización y fue un proceso que empezó relativamente simultáneo entre cultivares aproximadamente 127 GDA (Fig. 4f). Posteriormente la tuberización, inicia con la inducción, la cual no puede ser identificada visualmente y luego con la iniciación, la cual se identifica por el hinchamiento del extremo apical del estolón, que empezó similar entre cultivares aproximadamente 330 GDA (Fig. 4g). A partir de este punto, inicia el crecimiento o llenado de tubérculos, hasta el punto de madurez física del tubérculo, cuando puede realizarse la cosecha. La madurez física del tubérculo se identifica cuando la piel (periderma) del tubérculo se fija y resulta difícil retirarla por medio de fricción (Fig. 4h y 4i).

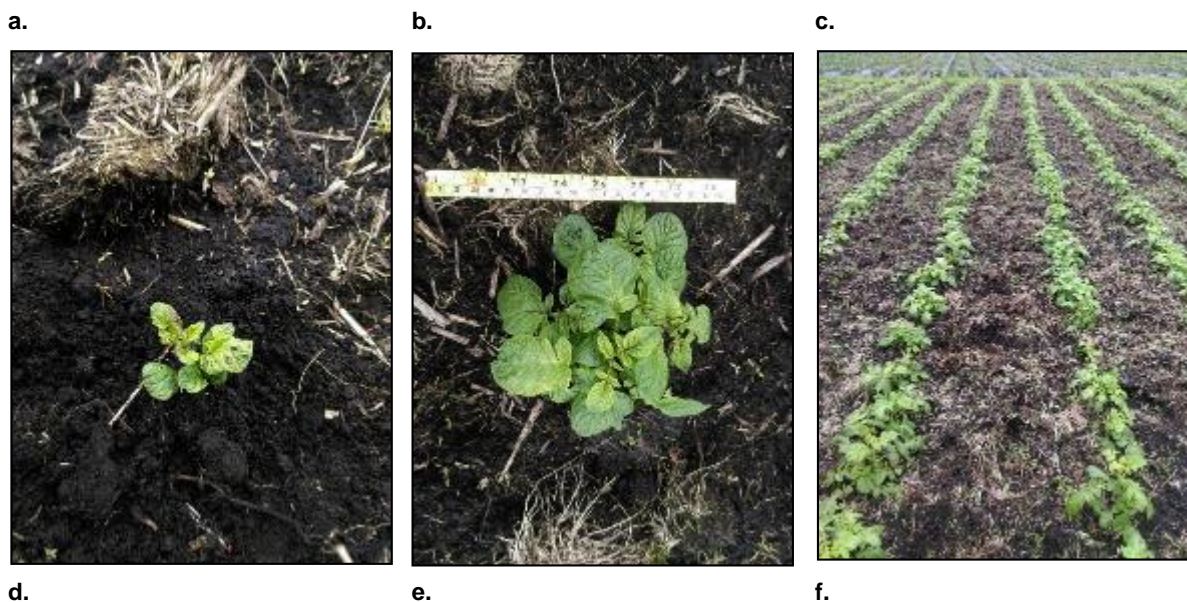




Figura 4. Estadios fenológicos intermedios (Ei) pertenecientes a los estadios principales (Ep) uno, dos, tres y cuatro de la fase vegetativa de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). a. 101 en Criolla Ocarina; ; b. 102 en Criolla Dorada; c. 303 en Criolla Colombia; d. 307 en Paola; e. 309 en Violeta; f. 400 En Criolla Colombia; g. 401-407 en Criolla Dorada; h.408 en Violeta ; i. 408 en Paola .

El Ep 5, describe el desarrollo de las flores. Tanto en tallos principales, como en laterales, inicia cuando se distinguen los primeros botones de la inflorescencia (Fig. 5a), continua con la elongación de pedúnculo (Fig. 5b) y por cuando se hace evidente el color y la forma de los pétalos, que indican el proceso de apertura de la flor (Fig. 5c). Todos los cultivares desarrollaron flores de primer grado simultáneamente (330 GDA), pero se diferenciaron en el desarrollo de inflorescencias de segundo, tercer y cuarto nivel, las cuales se presentaron en los cultivares alrededor de los 435 GDA, excepto en el cultivar Violeta, debido a que fue el último cultivar en desarrollar hojas de segundo nivel (534 GDA). Diferentes factores influyen en la duración del periodo de floración, como el tipo de tallo, debido a que el desarrollo de flores es retrasado respecto a los principales o por un CDC mayor, lo cual ocurrió en los cultivares Violeta y Paola. El Ep 6, describe la proporción de flores abiertas, estadio que puede

caracterizarse a detalle por nivel. No obstante, la presente investigación caracterizó este estadio a partir del porcentaje de flores abiertas respecto al total (Fig. 5d, 5e, 5f). Se observó, en todos los cultivares una mayor proporción de flores abiertas, cuando se presentó apertura en simultanea de flores sobre tallos principales y laterales.

La fase final de cultivo se caracteriza por eventos fenológicos como el final de la floración (Ei 609), el desarrollo de frutos (Ei 700 a 709) (Fig. 5g) y la fase final del desarrollo de tubérculos (Ei 408 y 409) y una senescencia de tejidos de la parte aérea (Ep 9) que responde a la translocación de asimilados hacia vertederos como los tubérculos o los frutos al final del CDC. A diferencia de cultivares tetraploides, en los cultivares diploides evaluados no se presentó senescencia completa (Fig. 5h), sino una clorosis o amarillamiento del follaje (Ei 901) que se mantuvo sin cambios drásticos hasta la cosecha. Solamente el cultivar Violeta presentó un menor grado de amarillamiento, pero se atribuye a un color verde más oscuro para hojas de este cultivar. Todos los cultivares se cosecharon basados en el criterio de madurez física de tubérculo (Ei 409) y evidenció que la cosecha en cultivares diploides del grupo Phureja se realiza aun con tejido verde en la parte aérea de la planta (Fig. 5i).

a.



b.



c.



d.





Figura 5. Estadios intermedios pertenecientes a los estadios principales (Ep) cinco, seis, siete ocho y nueve correspondiente a la fase final de cultivo de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). a. 501 en Violeta; b. 505 en Criolla Ocarina; c. 509 en Paola; d. 603 en Paola; e. 608 en Paola; f. 609 en Paola; g. 703-705 en Violeta; h. 901 En Criolla Colombia; i. 909 en Criolla Ocarina.

1.4. Discusión

Los CDC de los cultivares diploides evaluados presentaron una duración corta, inferior a lo reportado en cultivares tetraploides de la *subsp. Andigenum* (Singh y Kaur, 2016). Los CDC variaron por los factores genéticos y ambientales, lo que demuestra su influencia en el desarrollo de papa diploide, acorde a lo reportado para papa por Rodríguez-Pérez (2010). El aumento en altitud generó disminución en la temperatura ambiental promedio (Alta: 10.2°C; Media: 13.1°C y Baja 15.5°C) y aumentó la duración de los CDC en cada uno de los cultivares evaluados, similar a lo reportado por Santos (2010) también en cultivares de papa diploide, o otros estudios donde varió la temperatura ambiental como arroz en China por (Jing y Jichao, 2012), banano en Uganda (Sikyolo *et al.*, 2013) o Sacha Inchi (*Plukenetia volubilis*) en China (Cai *et al.*, 2012).

Se corrobora en papa diploide, que la estimación del tiempo fisiológico a partir de tiempo térmico puede resultar más precisa que el tiempo cronológico, y al igual que en otros cultivos resulta útil para la determinación del punto de madurez para cosecha, aún en ambientes con diferencias en temperatura ambiental (Umber *et al.*, 2011; Chandrakant *et al.*, 2019). Esta precisión, radica en la capacidad del tiempo térmico para contemplar variaciones de temperatura ambiental (Mc Master y Wilhem, 1997). La metodología para la estimación de GDA empleada (Arnold, 1959) resultó adecuada bajo las condiciones de este estudio, pues no se presentaron eventos extremos de temperatura que superaran los umbrales de temperatura máximo (29°C) y mínimo (2°C), por lo que la capacidad de estimación del tiempo térmico no se ve afectada (Mc Master y Wilhem, 1997; Soto *et al.*, 2018). En ambientes con temperaturas extremas, puede resultar recomendable el uso de otras metodologías que emplean modelos no lineales que resultan más precisas (Davidenco *et al.*, 2015; Rodríguez *et al.*, 2012; Umber *et al.*, 2011).

La escala propuesta por Hack *et al.* (1993) ha sido empleada para la descripción de estadios fenológicos en cultivares de papa tetraploide de la subespecie *tuberosum*, cultivares que generalmente no se cultivan en la región andina (Huaman y Spooner, 2002, Singh y Kaur, 2016) y que presentan diferencias en su desarrollo con cultivares diploides del Grupo Phureja. En este estudio, se proponen ajustes a la escala extendida BBCH de Hack *et al.*, (1993) para su uso en cultivares diploides. Para el Ep 0, la ausencia o corto periodo de reposo del tubérculo del Ei 000 (Herrera y Rodríguez *et al.*, 2011; Núñez, 2011), no permite caracterizar este Ei en la mayoría de cultivares evaluados, dicha característica es típica del Grupo Phureja. El cultivar Violeta fue el que presentó mayor dificultad en la identificación del Ei 000, debido a que los tubérculos con mayor edad fisiológica (más grandes) iniciaron su desarrollo de brotes (Ei 001) aún sin alcanzar madurez de tubérculo (Ei 409).

La escala BBCH (Ep 1), permite caracterizar el desarrollo de hojas del tallo principal tanto en número, como en niveles a partir de su versión extendida. Estas hojas presentan importancia, pues son las primeras en desplegarse y actúan como fuente en la producción de fotoasimilados. Sin embargo, los tallos principales a su vez pueden desarrollar otro conjunto de tallos laterales a partir de yemas axilares (Struik 2007b), que en conjunto determinan el porte de la planta (Navarre y Pavek, 2014), la densidad del dosel y la distribución de la luz en la planta y cultivo (Cabezas y Corchuelo, 2005; Saldaña y Cotes, 2020). En cultivares tetraploides el desarrollo de tallos laterales puede no darse, según el cultivar y las condiciones ambientales, sin embargo, cuando se dan, se caracterizan por no terminar en flor (Navarre y Pavek, 2014). En papa, la capacidad de generar nuevo tejido por parte de los tallos categoriza los cultivares como de crecimiento determinado (tempranos), intermedio o indeterminado

(tardíos) (Navarre y Pavek, 2014). Los cultivares diploides presentaron crecimiento indeterminado, tanto en tallos principales como laterales hasta el final del CDC y en ambos casos se mantiene la estructura de niveles. Aunque a escala de Hack *et al.* (1993) caracteriza el desarrollo de tallos laterales en número a partir del Ep 2, no presenta una escala para órganos como hojas, flores o frutos, a partir de estos. La presente investigación caracterizó el desarrollo de tejidos como hojas a partir del tallo axilar más basal (más desarrollado), no obstante, otros tallos laterales en diferente medida también aportan al crecimiento de la planta. El desarrollo de los tallos principales y laterales varió entre ellos y entre cultivares en; inicio, número de hojas y momento de aparición de flores y frutos. Siendo una característica que permite diferenciar cultivares como se encontró en este estudio.

El Ep 9, describe el proceso de senescencia de la parte aérea de la planta y en cultivares tetraploides se asocia al fin del CDC y la madurez del tubérculo para cosecha (Khan *et al.*, 2013). La escala de Hack *et al.* (1993) describe diferentes grados de senescencia (Ei 901-908) que concluyen en la senescencia total. Pero en los cultivares diploides evaluados, la determinación de estadios intermedios del Ep 9 fue compleja, puesto que solo se presentó clorosis en las plantas (Ei 900), sin senescencia completa de la parte aérea de la planta (Ei 908). Esta diferencia respecto a cultivares tetraploides, puede explicarse por el crecimiento indeterminado de la parte aérea de la planta hasta el fin del CDC, por meristemas vegetativos que se mantienen indeterminados (Khan *et al.*, 2013; Navarre y Pavek, 2014). A pesar de que la ausencia de senescencia es característica de los cultivares diploides, se observó que cultivares a mayor altitud presentaron aún menor senescencia del follaje, asociada a menor respiración y por tanto tejidos que permanecen jóvenes más tiempo (Harris, 1978; Haverkort y McKerron, 1994; Pérez-Rodríguez, 2011; Navarre y Pavek, 2014; Barman, 2019).

Debido a la ausencia de senescencia y la ausencia de reposo, el punto de cosecha en cultivares del Grupo Phureja requiere de un seguimiento estricto en días del CDC y de monitoreos del punto de madurez física de tubérculo. Actividad que puede resultar dispendiosa o imprecisa, en este último caso teniendo en cuenta las variaciones en la temperatura ambiental por ambientes o temporadas. El punto de madurez de cosecha en papa diploide es muy importante, pues una cosecha prematura implica menor rendimiento y afectación en la calidad de la felodermis del tubérculo por desprendimiento. Mientras que una cosecha tardía compromete la calidad por la presencia de brotes, obligando a una práctica de desbrotado para no perder valor comercial o en el caso de cultivares amarillos a oscurecimiento de su epidermis que afecta su valor comercial en fresco.

La aproximación al desarrollo empleando tiempo térmico, resulta útil en la determinación del punto de cosecha y la duración, inicio y fin de los estadios fenológicos de los cultivares evaluados, aún bajo ambientes con diferente temperatura ambiental. La información proporcionada acerca del desarrollo de cultivares diploides y los ajustes propuestos a la escala permitirá describir de forma consensuada los estadios fenológicos y las etapas del cultivo asociadas a prácticas de manejo.

1.5. Referencias

- Arnold, C.Y. (1959). The determination and significance of base temperature in a linear heat unit system. *Proc. Journal of the American Society for Horticultural Science*, 74, 430-445.
- Barman, B., Boswami, B., Hussain, R., Khanikar, P.G., Deka, R.L., Sarmah, K., Singh, G., & Singh, A. (2019). Influence of GDA in different grow parameters of potato at agroclimatic condition of Jorhat. *The Pharma Innovation Journal*, 8(1), 247-248.
- Cabezas, M., & Corchuelo, G. (2005). Estimación de la interceptación de la radiación solar en papa criolla (*Solanum phureja* Juz. et Buk.) en tres localidades colombianas. *Agron. colomb.* 23(1), 62-73.
- Chandrakant, M., & Upreti, K.K. (2019). Phenological growth stages in mangosteen (*Garcinia mangostana* L.) according to the extended BBCH scale. *Annals Applied Biology*. 176(1), 16– 25. Doi: 10.1111/aab.12552
- Covarrubias-Ramírez, J. M., Zermeño-González, A., Parga-Torres, V., Briones-Sánchez, G., Troyo-Diéguez, E. (2019). Aplicación de Días grado de crecimiento en el cultivo de Papa (*Solanum tuberosum* L.) para estimar el abatimiento del agua en el suelo. *Acta Universitaria* 29, 1-10. Doi: 10.15174.au.2019.2033
- Davidenco, V., Vega, C., Viccardi, M., & Arguello, J. (2015). Development in *Origanum* Sp.: A simple phenological scale to determine thermal time requirements to critical reproductive events. *Scientia Horticulturae*, 186. 70-76. Doi: 10.1016/j.scienta.2015.02.012
- Estrada, N. (1996). Los recursos genéticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. In: UNIPAPA-ICA-CORPOICA, *Papas colombianas con el mejor entorno ambiental*. Comunicaciones y Asociados Ltda (1st ed., pp. 1-14).
- Flores-Magdaleno, H., Flores-Gallardo, H., & Ojeda-Bustamante, W. (2014). Phenological prediction of potato crop by means of thermal time. *Revista Fitotecnia Mexicana*, 37(2), 149 – 157.
- Gallón, M., Cortés, M., & Cotes, J. (2019). Evaluation and modeling of the properties and antioxidant characteristics of a new potato variety (Primavera) during storage at 4°C.

- Revista Facultad Nacional Agronomía Medellín*, 72(2), 8873-8881. Doi: 10.15446/rfnam.v72n2.75155
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R.J. & Spooner D.M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor Appl Genet.*, 113, 1515–1527. Doi: 10.1007/s00122-006-0399-7
- Grupo de investigación en papa (GIP). (2020). *Variedades de papa liberadas por la Universidad Nacional de Colombia, Variedades diploides*. Universidad Nacional de Colombia. <http://www.papaunc.com/variedades-liberadas-por-la-universidad-nacional-de-colombia>
- Hack, V., Gall, H., Klemke, T., Klose, R., Meier, U., Staub, R., & Witzenberger, A. (1993). Phenological growth stages of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, 45(1), 11-19. ISSN 0027-7479.
- Harris, P. (1978). *The potato crop: The scientific basis for improvement* (1st ed.). Chapman and Hall Ltd.
- Haynes, K., Zotarelli, L., Christensen, C., & Walker, S. (2019). Early Generation Selection within a Diploid Hybrid *Solanum tuberosum* Groups Phureja and Stenotomum Population for the Intense Yellow-flesh Creamer Potato Market. *HortScience*, 54(12), 2118-2124. Doi: 10.21273/HORTSCI13576-18
- Herrera, A., & Rodríguez, L.E. (2011). *Tecnologías en producción y transformación de papa criolla*. Universidad Nacional de Colombia.
- Huaman, Z., & Spooner, D.M. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum sect. Petota*). *American Journal of Botany*, 89(1), 947-965.
- Haverkort, A.J., & McKerron D.K. (1994). *Potato ecology and modelling of crops under conditions limiting growth*. Springer-Science—Business-Media.
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). (2018a). *Atlas virtual interactivo. Atlas de radiación solar, ultravioleta y ozono de Colombia*. <http://atlas.ideam.gov.co/visorAtlasRadiacion.html>
- Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM). (2018b). *Datos climáticos históricos promediados por mes periodo 1981 a 2010*. <http://www.ideam.gov.co/web/tiempo-y-clima/clima>
- Jing, L., & Jichao Y. (2012). Research progress in effects of different altitude on rice yield and quality in China. *Greener Journal of Agricultural Sciences*, 2(7), 340-344.
- Jaramillo-Robledo, A. (2005). *Clima andino y café en Colombia*. Cenicafe.
- Kayacetin, F., Odemli, F., Yilmaz, G., Khawar, K.M., Kinay, A., Hatipoglu, H., Kivilcim, M., Kara, N., Kose, A., Sefaoglu, F., & Ozaydin, K.A. (2018). Growing Degree Day and Seed Yield Relationships in Mustard (*Brassica juncea* L.) Under Different Sowing

- Seasons and Locations of Turkey. *Journal of Agricultural Science*, 25, 298-908. Doi: 10.15832/ankutbd.424218
- Khan, M., Van-Eck, H., & Striuk, P. (2013). Model-Based Evaluation of Maturity Type of Potato Using a Diverse Set of Standard Cultivars and a Segregating Diploid Population. *Potato Research*, 56(1), 127-146. Doi: 10.1007/s11540-013-9235-z
- Kishore, K. (2019). Phenological growth stages and heat unit requirement of Indian blackberry (*Syzygium cumini* L., Skeels). *Scientia Horticulturae*, 249, 455-460. Doi: 10.1016/j.scienta.2019.02.032
- León, R., Correa, E., Romero, J., Arias, H., Gómez-Correa, J., Yacomelo, M., & Pérez, L. (2019). Accumulation of degree days and their effect on the potential yield of 15 eggplant (*Solanum melongena* L.) accessions in the Colombian Caribbean. *Facultad Nacional de Agronomía*, 72(3), 8917-8926. Doi: 10.15446/rfnam.v72n3.77112
- Manrique, L.A., & Hodges T. (1989). Estimation of tuber initiation in potatoes grown in tropical environments based on different methods of computing thermal time. *American Potato Journal*, 66, 425-428.
- McMaster, G., & Wilhem, W. (1997). Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87(4), 291-300. Doi: 10.1016/S0168-1923(97)00027-0
- Meier, U. (1985). Die Merkblattserie 27 „Entwicklungsstadien von Pflanzen“ der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Forstwirtschaft. Nachrichtenbl. *Deut. Pflanzenschutz*, 37, 76-77.
- Meier, U., Bleiholder, H., Buhr, L., Feller, C., Hack, H., Heb, M., Lancashire, P., Schnock, U., Staub, R., Van der Boom, T., Weberand, E., & Zwerger, P. (2019). The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants – history and publications. *Journal für Kulturpflanzen*, 61 (2), 41–52.
- Mosquera, T., Del Castillo, S., Rodríguez, L., & Gálvez, D. (2017). Breeding differently: participatory selection and scaling up innovations in Colombia. *Potato Research*, 60, 361–381. Doi: 10.1007/s11540-018-9389-9
- Narváez-Cuenca, C., Peña, C., Restrepo-Sánchez, L., Kushalappa, A., & Mosquera, T. (2018). Macronutrient contents of potato genotype collections in the *Solanum tuberosum*, Group Phureja. *Journal of Food Composition and Analysis*, 66(1), 179-184. Doi: 10.1016/j.jfca.2017.12.019
- Navarre, R., & Pavek, M. (2014). The potato botany, production and uses. CABI.
- Ñústez, C. (2011). Variedades colombianas de papa, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía.

- Ñústez, C. (2018). *Papas diploides: Un legado ancestral para la agricultura en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <http://www.papaunc.com/blog/papas-diploides-un-legado-ancestral-para-la-agricultura-en-colombia>
- Parra-Coronado, A., Fischer, G., & Chaves-Cordoba, B. (2014). Thermal time for reproductive phenological stages of pineapple guava (*Acca sellowiana* (O. Berg) Burret). *Acta Biologica Colombiana*, 20(1), 163-173. Doi: 10.15446/abc.v20n1.43390
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.E., Mosquera, T., & Narváez-Cuenca, C. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* Group Phureja. *LWT-Food Sci. Technol.* 62, 76–82. Doi: 10.1016/j.lwt.2015.01.038
- Rajan, S., Tiwari, D., Singh, V., Saxena, P., Singh, S., Reddy, Y.T.N., Upreti, K.K., Burondkar, M.M., Bragwan, A., & Kennedy, R. (2011). Application of extended BBCH scale for phenological studies in mango (*Mangifera indica* L.). *J. of Applied Horticultural Research*, 13(2), 108-114.
- Rodríguez, D., Cotes, J., & Cure, J. (2012). Comparison of eight degree-days estimation methods in four agroecological regions in Colombia. *Bragantia*, 71(2), 299-307.
- Rodríguez-Pérez, L., Sanjuanelo, D., Ñústez, C., & Moreno-Fonseca, L. (2016). Growth and phenology of three Andean potato varieties (*Solanum tuberosum* L.) under water stress. *Agronomía Colombiana*, 34(2), 141-154. Doi: 10.15446/agron.colomb.v34n2.55279
- Rodríguez-Pérez, L. (2010). Eco fisiología del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 4(1), 97-108. Doi: 10.17584/rcch.2010v4i1.1229.
- Saldaña-Villota TM, Cotes-Torres JM. Radiation interception and leaf área index from foliage cover in diploid potato. *Agronomy Journal*, 1–7. Doi: 10.1002/agj2.20241
- Santos, M. (2010). Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Segura, A. M., Santos, C.M., & Ñústez, C.E. (2006). Desarrollo fenológico de cuatro variedades de Papa (*Solanum tuberosum* L), en el municipio de Zipaquirá. *Fitotecnia Colombiana*, 6(2), 33 – 44.
- Sikyolo, I., Sivirihauma, C., Ndungo, V., De Langhe, E., Ocimati, W., & Blomme, G. (2013). Growth and yield of plantain cultivars at four sites of differing altitude in North Kivu, Eastern Democratic Republic of Congo. En G. Blomme., Van Asten P., & Vanlauwe B. (Eds.), *Banana Systems in the Humid Highlands of Sub-Saharan Africa*. pp. 48-57. Oxfordshire, Inglaterra: CAB International.

- Singh, J., & Kaur, L. (2016). *Advances in potato chemistry and technology* (2nd ed.). Elsevier.
- Soto, A., Cotes, J., & Rodríguez, D. (2018). Modelo de simulación del crecimiento y desarrollo de la papa criolla. *Ciencia en Desarrollo*, 9(1), 9-31. Doi: 10.19053/01217488.v9.n1.2018.7008
- Struik, P. C. (2007). Above-Ground and Below-Ground Plant Development. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.), *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 219-233).
- Umber, M., Paget, B., Hubert, O., Salas, I., Salmon, F., Jenny, C., Chillet, M., & Bugaud, C. (2011). Application of thermal sums concept to estimate the time to harvest new banana. *Scientia Horticulturae*, 129(1), 52-57. Doi: 10.1016/j.scienta.2011.03.005
- Valbuena, R., Roveda, G., Bolaños, A., Zapata, J., Medina, C., Almanza, P., & Porras, P. (2009). Escalas fenológicas de las variedades de papa, parda pastusa, Diacol capiro y Criolla “yema de huevo” en las zonas productoras de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica). <http://hdl.handle.net/20.500.12324/12893>
- Viola, R., Pelloux, J., Ploeg, V., Gillespie, T., Marquis, N., Roberts, AG. & Hancock, R.D. (2007). Symplastic connection is required for bud outgrowth following dormancy in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Plant Cell Environ.* 30(1), 973-983. Doi: 10.1111/j.1365-3040.2007.01692.x
- Warthinhton, C. M., & Hatchinson, C.M. (2005). Accumulated degree days as a model to determine key development stages and evaluate yield and quality of potato in Northeast Florida. *Proceeding of State Horticulture Society*, 118, 98–101.
- Willey, N. (2016). *Environmental plant physiology* (1st ed.). Taylor & Francis Group.
- Zadocks, J., Chang, T., Konzak, C. (1974). A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Research*, 14, 415-421.

2. Acumulación de biomasa de cultivares diploides de papa (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud

Resumen

La papa del Grupo Phureja es endémica de la zona andina y presenta importancia para Colombia, donde se cultiva altitudes entre 2200 a 3500 msnm. La presente investigación estudió la acumulación de biomasa de cultivares de papa diploide (Criolla Colombia, Criolla Dorada, Criolla Ocarina, Paola y Violeta) en localidades contrastantes en altitud (3200, 2700 y 2300 msnm). A partir de un enfoque funcional, se realizaron muestreos destructivos en el tiempo para obtener biomasa total y de tubérculo por planta. Se determinó una ecuación para modelar la acumulación de biomasa total, tanto por cultivar como en conjunto. Dicha ecuación se utilizó para proponer una nueva variable, que integró la biomasa total con grados día, emulando el índice agrometeorológico “índice de eficiencia térmica” (HUE) y ajustándolo a papa diploide (ET-pd), permitiendo describir eficiencia en la acumulación de biomasa total. El ET-pd, junto con el porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu) como variables respuesta, se emplearon para realizar comparaciones entre cultivares y localidades a partir de un análisis de varianza longitudinal no paramétrico. La localidad media fue donde se presentó mayor eficiencia en la acumulación de biomasa total, mientras la localidad baja fue la de menor a nivel total como de tubérculo. La acumulación de biomasa total fue baja en la localidad alta en la etapa vegetativa, pero aumentó considerablemente luego del inicio de tuberización. Los resultados evidencian que la altitud modifica el crecimiento de cultivares de papa diploide del Grupo Phureja con respuesta diferenciada por cultivar.

Palabras clave: Índice de eficiencia térmica, tiempo térmico, eficiencia en el uso de calor, análisis longitudinal multivariado.

2.1. Introducción

Colombia cuenta con alta riqueza en genotipos de papa diploide Grupo Phureja, dentro de los que se encuentran trece cultivares mejorados, desarrollados por el Programa de Mejoramiento Genético en Papa de la Universidad Nacional de Colombia (UNC) (Ñustez, 2018). Pese a lo anterior, no todos los cultivares han tenido suficiente aceptación por parte de los productores, debida en parte debido a falta en investigación específica para cultivares y su desempeño en diferentes ambientes productivos. Este desconocimiento sobre aspectos de fisiología de los cultivares, ha ocasionado que en muchos casos no se siembren en ambientes que propicien su productividad, o que se realicen prácticas de manejo indiferenciadas. En muchos casos, se ha empleado información desarrollada para cultivares más conocidos como “Criolla Colombia” o en situaciones más erradas, en cultivares de tipo tetraploide, lo cual puede limitar el potencial productivo de los nuevos cultivares y relegar su uso (Valbuena *et al.*, 2009; Santos, 2010).

La tasa de crecimiento de múltiples organismos, incluidas las plantas, está regulada por la temperatura (Parthasarathi *et al.*, 2013). Varios autores destacan la importancia de la temperatura en procesos de crecimiento en el cultivo de papa (Valbuena, 2002; Struik 2007a; Rodríguez-Pérez, 2010; Navarre y Pavek, 2014). La temperatura se puede emplear como un indicador del tiempo fisiológico y se considera más preciso que el tiempo cronológico, que se usa con más frecuencia (Miller *et al.*, 2001; Warthington y Hutchinson, 2005; Singh *et al.*, 2014). La metodología de tiempo térmico, descrita como grados día o grados de desarrollo acumulados (GDA), permite relacionar el crecimiento con la temperatura ambiental a partir de la cuantificación de la energía calórica acumulada por una planta en un periodo de tiempo (Parthasarathi *et al.*, 2013; Willey, 2016; Ahmad *et al.*, 2017). El uso de los GDA permite describir la respuesta fisiológica del cultivo influenciada por la temperatura, permitiendo realizar comparaciones de rendimiento, acumulación de biomasa y determinar el desempeño de un cultivar en diferentes regiones de cultivo o épocas de siembra (Parthasarathi *et al.*, 2013; Di Benedetto y Tognetti, 2016). Existen diferentes propuestas y modelos para la estimación del tiempo térmico, una de las más empleadas hasta la actualidad es la propuesta por Arnold (1959), la cual resulta útil en ambientes donde la temperatura ambiental no sobrepasa los umbrales para el desarrollo del cultivo, cuando sucede, puede emplearse adaptaciones como la propuesta por McMaster y Wilhem (1997) o modelos más complejos, con mejor desempeño en zonas de estudio específicas (Rodríguez *et al.*, 2012; Unigarro *et al.*, 2017).

La biomasa es una medida de crecimiento de carácter destructivo que permite obtener información directa del carbono fijado y puede ser empleada mediante análisis de crecimiento para identificar el crecimiento total o la distribución de biomasa en un órgano en el tiempo (Di Benedetto y Tognetti, 2016). Los análisis de crecimiento pueden realizarse a partir con variables respuesta directas como la biomasa o de forma indirecta a partir de índices (Hunt, 1990; Valbuena, 2000). El porcentaje de biomasa en tubérculos, descrito también como índice de cosecha, es un índice empleado en papa para describir el crecimiento del tubérculo y como indicador de la capacidad productiva en cultivares tetraploides y diploides de papa (Santos, 2010; Saldaña *et al.*, 2015; Seminario *et al.*, 2017).

Diferentes índices agrometeorológicos permiten relacionar variables de crecimiento con variables ambientales, uno de ellos es el “índice de eficiencia térmica” (En inglés “Heat use efficiency”, HUE) (Ahmad *et al.*, 2017). El HUE, se caracteriza por describir la eficiencia en la acumulación de biomasa total o por órgano en términos de tiempo térmico, a partir de un cociente entre ellas (Ahmad *et al.*, 2017; Solanki *et al.*, 2017). Esta medida puede emplearse en un punto específico del ciclo de cultivo, como la cosecha lo que se considera una medida transversal o de forma longitudinal en diferentes momentos del ciclo de cultivo (CDC). El HUE se ha empleado en la descripción de crecimiento principalmente en cultivos de ciclo corto, tal es el caso de mostaza (Singh *et al.*, 2014; Islam *et al.*, 2019), arroz (Diwan *et al.*, 2017), trigo (Solanki *et al.*, 2017), Sorgo (Prakash *et al.*, 2017), mijo (*Setaria itálica* L.) (Nandini y Sridhara, 2019), Garbanzo (Sengupta *et al.*, 2003), arveja (Devi *et al.*, 2019) permitiendo comparar cultivares y/o ambientes de producción, sin embargo, en papa diploide, no existen estudios que empleen el HUE como variable respuesta.

Los objetivos de este capítulo fueron (i) modelar la acumulación de biomasa total de cultivares de papa diploide en el tiempo. (ii) A partir del modelo de mayor ajuste generar un HUE específico en papa diploide (ET-pd). (iii) Emplear el ET-pd y el %BTu para evaluar la respuesta en acumulación de biomasa de cultivares de papa diploide en localidades con diferencias en altitud.

2.2. Materiales y métodos

2.2.1. Material vegetal y de evaluación

Se evaluaron cinco cultivares comerciales de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) (Tab. 4; Tab S1).

Tabla 4. Nombre, rango de adaptación y año de liberación al mercado de los cultivares de papa diploide evaluados.

Cultivar	Adaptación en altitud (msnm)	Departamento de liberación	Año de liberación
Criolla Dorada*	2500 – 3200	Nariño	2015
Criolla Ocarina*	2500 – 3200	Nariño	2015
Paola*	2400 – 2800	Antioquia	2015
Violeta*	2400 - 2800	Antioquia	2015
Criolla Colombia**	2400 - 3200	Antioquia, Cundinamarca, Boyacá y Nariño	2005

* Reporte de registro de cultivar (GIP, 2020), ** (Núñez, 2011)

Las parcelas experimentales se establecieron en marzo de 2018, en tres localidades de Cundinamarca, cercanas geográficamente y contrastantes en altitud (Fig. S1). Las localidades de evaluación, son zonas tradicionales en la producción de papa diploide del departamento de Cundinamarca en Colombia; la localidad alta (3200 msnm) es una zona intervenida donde generalmente se produce papa para semilla, mientras las localidades de altitud media (2700 msnm) y baja (2300 msnm) corresponden a zonas de producción para producción para consumo fresco.

En cada cultivar, por localidad se establecieron tres parcelas de 90 m², distribuidas al azar. Se empleó una densidad de siembra de 33333 plantas por hectárea (1 m entre surcos y 0.3 m entre plantas). Se utilizaron tubérculos semilla en estado de brotación múltiple, de tamaño homogéneo (20-25 g) y un tubérculo por sitio de siembra (SS). El manejo de la fertilización en cada localidad se realizó con base en análisis del suelo (Tab. S2). Consistió en la aplicación e incorporación de cal dolomita (1 t ha⁻¹) un mes antes de siembra. La fertilización se realizó en corona por cada sitio de siembra, utilizando 20 g de fertilizante granulado (15-15-15), equivalente a una aplicación de 100 kg. ha⁻¹ de cada uno de los elementos mayores (nitrógeno, fósforo y potasio). Los elementos menores se aplicaron con productos comerciales vía foliar.

2.2.2. Temperatura y determinación de grados día

La temperatura ambiental en cada localidad se registró empleando dattaloggers ELMA DT-171 (Elma instruments, Ryttermarken-Dinamarca) con frecuencia de registro por hora. La emergencia del cultivo se estableció a partir del conteo de plantas emergidas del suelo, respecto al número de sitios de siembra y a partir de un 80% de emergencia se tuvo en cuenta la temperatura para el cálculo de los GDA. Los GDA se estimaron utilizando la fórmula [2.1], propuesta por Arnold (1959), empleando valores diarios de *i*-ésima temperatura máxima ($_{max}T_i$), la *i*-ésima temperatura mínima ($_{min}T_i$) con $i=1,2,\dots,n$, donde *n* representa el número de

días y finalmente una constante para temperatura base (T_b), tomada como 2°C de acuerdo a Soto *et al.* (2018).

$$[2.1] \quad GDA = \frac{1}{2} \sum_{i=1}^n (\max T_i + \min T_i) - T_b$$

2.2.3. Acumulación de biomasa

Empleando un enfoque funcional (Hunt, 1990; Valbuena, 2000; Di Bennedeto y Tognetti, 2016), por localidad se realizaron 10 muestreos en el tiempo distribuidos a lo largo del CDC (Tab. S4). En cada muestreo se colectaron al azar 6 plantas por cultivar (2 por repetición), evitando colectar plantas con competencia por sitio (plantas contiguas en su surco) y de borde de parcela. El procesamiento de muestras posterior a la colecta en campo se realizó en la Facultad de Ciencias Agrarias de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá. Cada planta colectada se llevó a laboratorio el mismo día y se secó en una estufa a 75°C para obtener la biomasa total por planta (BTo) y la biomasa de tubérculos (BTu).

2.2.4. Índice de eficiencia térmica en papa diploide

La acumulación de biomasa total tanto por localidad como por cultivar se realizó empleando valores de BTo como variable dependiente y GDA como variable independiente. El mejor modelo para describir la relación, se determinó a partir de pruebas con 30 modelos no lineales. Se seleccionó el modelo con mayor ajuste a partir del criterio de información de Akaike (AIC) y la raíz cuadrada del error cuadrático medio (RMSE). Empleando el modelo que presentó el mayor ajuste para describir la acumulación de biomasa, se propuso una nueva variable similar al índice de eficiencia térmica que relaciona el BTo con los GDA, a partir de un cociente entre estas. Teniendo en cuenta que se trata de un índice específico en papa diploide, se nombró “ET-pd”.

2.2.4. Porcentaje de biomasa de tubérculos

El porcentaje de biomasa de tubérculos o índice de cosecha, se estimó a partir del cociente entre los datos de biomasa de tubérculos respecto a la biomasa total, acorde a Gardtner *et al.* (1985).

2.2.6. Diseño experimental

Para realizar comparaciones entre cultivares y localidades en el tiempo empleando ET-pd, se utilizó la taxonomía de diseño experimental con enfoque no paramétrico de Brunner (2002). Se estableció un diseño F2LDF1, donde el acrónimo LD representa la naturaleza longitudinal

del estudio, F1 es el factor intrasujetos asociado a los tiempos de muestreo y F3 la estructura bifactorial. El factor de bloqueo correspondió a la pendiente del terreno, por su restricción en la aleatorización. Los dos factores se correspondieron con los cultivares (5 niveles) y el segundo a las localidades donde se hicieron las evaluaciones (3 niveles). Con el fin de unificar los tiempos de muestreo entre localidades, se promediaron los GDA para cada una de las localidades (Tab. S4).

2.2.7. Análisis Estadístico

Se realizó un análisis de varianza longitudinal no paramétrico para el diseño F2LDF1 (Brunner, 2002) empleando la variable respuesta ET-pd y %BTu. La comparación entre grupos se basó en la construcción de intervalos de confianza con el enfoque no paramétrico longitudinal desarrollado por Brunner (2002). Para la interpretación y discusión de los intervalos se utilizó el criterio de los intervalos de confianza descritos por Cumming *et al.* (2007) y Prei *et al.* (2009). El análisis se realizó con la librería “nparLD” (Noguchi *et al.*, 2012) del software estadístico R (R Core team, Ver. 1.2.1235, 2020).

2.3. Resultados

2.3.1. Modelación de la acumulación de biomasa en función de tiempo térmico

La variable respuesta BTo, describe la biomasa acumulada de una planta, puede considerarse como una medición puntual o acumulada (en el tiempo) según la forma en que se evalúe. La variable GDA, se consideró la variable explicativa del tiempo fisiológico. Teniendo en cuenta la naturaleza monótona creciente de las variables BTo y GDA y la relación directa entre el crecimiento de la planta y la temperatura (Parthasarathi *et al.*, 2013), fue posible identificar diferentes modelos no lineales que permiten relacionarlas (Tab. 5).

Tabla 5. Modelos evaluados con mayor ajuste-la relación de las variables biomasa total (BTo) y el tiempo térmico en términos de grados día acumulados (GDA) y sus ecuaciones.

Modelo	Ecuación	AIC	RMSE
1	$\widehat{BTo} = e^{(-1,87641 + 0,227493 * \sqrt{GDA})}$	1.423	0,531
2	$\widehat{BTo} = e^{(-11,0816 + 2,34191 * Ln(GDA))}$	1.516	0,559
3	$\widehat{BTo} = e^{(0,520769 + 0,00492015 * GDA)}$	1.664	0,607
4	$\widehat{BTo} = e^{(1,81629 + 0,00000362598 * GDA^2)}$	2.237	0.835
5	$\widehat{BTo} = e^{(5,17528 - (\frac{662,477}{GDA}))}$	2.298	0,864
6	$\widehat{BTo} = (-1,49175 + 0,0151605 * GDA)^2$	3.996	2.221
7	$\widehat{BTo} = (2,16387 + 0,0000119061 * (GDA)^2)^2$	4.087	2.336
8	$\widehat{BTo} = (-8,22446 + 0,673206 * \sqrt{GDA})^2$	4.158	2.430
9	$\widehat{BTo} = (-33,5476 + 6,62187 * Ln(GDA))^2$	4.432	2.830
10 (Lineal)	$\widehat{BTo} = (-68,8671 + 0,256509 * GDA)$	9.893	58.80

\widehat{BTo} : Biomasa total estimada; GDA: Grados día acumulados; AIC: Criterio de información de Akaike; RMSE: raíz cuadrada del error cuadrático medio.

Teniendo en cuenta que los modelos evaluados (Tab. 5), son de tipo no lineal (Excepto el modelo 10), se requirió el uso de medidas de ajuste diferentes a las usadas en modelos lineales. El modelo con mejor ajuste, fue el que presentó el menor valor para el criterio de información de Akaike (AIC) y la menor raíz del error cuadrático medio (RMSE) (Burnham y Anderson, 1998; Yang, 2003). Se seleccionó el modelo 1 (Tab. 5), el cual presentó el mejor ajuste al agrupar la información de todos los cultivares en los ambientes de evaluación, como para cada uno de los cultivares de forma independiente y se describe por la ecuación [2.2]:

$$[2.2] \quad y_i = \exp(a + bx_i^{0.5}) + \varepsilon_i$$

Donde y_i se asoció al i-ésimo valor de respuesta (BTo), x_i representó el i-ésimo valor de la variable explicativa asociada al GDA, con a y b como parámetros del modelo y finalmente con ε_i como los errores residuales, los que mediante mínimos cuadrados no lineales permitieron su estimación. El modelo [2.2], ajustado a cada cultivar y evaluado por los AIC y RSME, mostró

mayor ajuste para el cultivar Criolla Colombia (Tab. 6), sin embargo, todas las medidas fueron similares de modo que los ajustes pueden considerarse buenos para cada cultivar.

Tabla 6. Modelos con mayor ajuste en la relación de las variables biomasa total (BTo) y el tiempo térmico en términos de grados día acumulados (GDA), para los cultivares de papa evaluados y sus ecuaciones.

Cultivar	Ecuación	AIC	RSME
Criolla Colombia*	$\widehat{BTo} = e^{(-1,93601 + 0,232237 * \sqrt{GDA})}$	241.930	0.466
Criolla Ocarina	$\widehat{BTo} = e^{(-1,80173 + 0,220568 * \sqrt{GDA})}$	247.247	0,472
Criolla Dorada	$\widehat{BTo} = e^{(-2,34741 + 0,238095 * \sqrt{GDA})}$	284.355	0.524
Paola	$\widehat{BTo} = e^{(-1,79297 + 0,228564 * \sqrt{GDA})}$	299.180	0.546
Violeta	$\widehat{BTo} = e^{(-1,50461 + 0,218048 * \sqrt{GDA})}$	296.044	0.541

\widehat{BTo} : Biomasa total estimada; GDA: Grados día acumulados; AIC: Criterio de información de Akaike; RMSE: raíz cuadrada del error cuadrático medio

Si bien los cultivares evaluados presentaron una tendencia de crecimiento similar (Fig. 6), resultaba imposible poder realizar comparaciones entre localidades empleando la metodología de Brunner (2002) y Noguchi *et al.* (2012), pues estas requieren que los puntos de evaluación a comparar sean iguales o similares. Las diferencias en temperatura ambiental afectan la duración de los CDC y esto limita la comparación entre ambientes cuando se emplea tiempo cronológico en días (Fig. S11). Teniendo en cuenta la utilidad de los GDA para describir el tiempo fisiológico, independiente de la temperatura ambiental, se pensó en ponderar la BTo entre la cantidad de GDA de manera que fueran comparables los valores en cada punto de evaluación, solo que en vez de realizar una ponderación dato a dato, se utilizó el modelo [2.2] para describir la relación BTo y GDA.

El modelo de acumulación de biomasa descrito en la figura 6, presenta una tendencia de tipo exponencial esperada, de acuerdo a Di Benedetto y Tognetti (2016), no obstante, a diferencia de otros cultivos donde luego de una fase exponencial continúa una lineal, conformando la estructura sigmoideal típica, en los cultivares evaluados la acumulación de biomasa se mantiene hasta el finalizar el CDC para todos los cultivares. Ello debido al crecimiento dado por el llenado de tubérculos, proceso que empieza alrededor de 330 GDA y se hace mayor en fases finales del CDC. Otro factor que contribuye a la acumulación continua de biomasa, es

el crecimiento indeterminado de la parte aérea de la planta, como se mostró en el capítulo anterior.

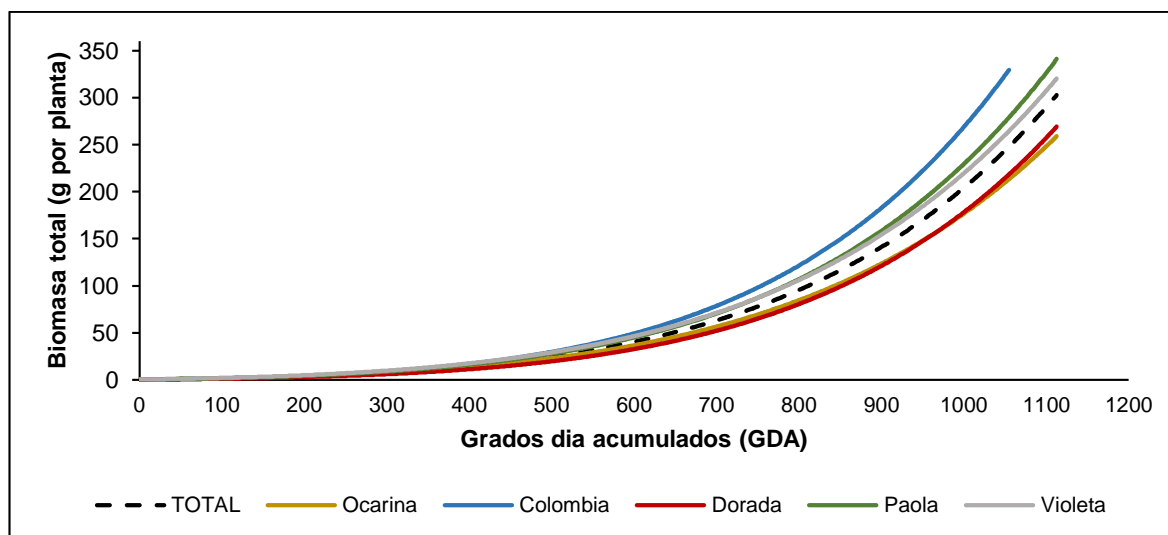


Figura 6. Representación gráfica de los modelos que describen la acumulación de biomasa para cada uno de los cultivares y el total. GDA: Grados día acumulados. Criolla Colombia presenta un ciclo de cultivo más corto (1050 GDA), por lo cual la gráfica se representa finalizada antes que los cultivares restantes (1113 GDA).

2.3.2. Índice eficiencia térmica en papa diploide

A partir del modelo representado por [2.2], se propuso un índice que permitió integrar las variables BTo y GDA como un cociente. En este caso GDA que inicialmente actuó como variable explicativa, ahora actuó como un ponderador (factor de ajuste) de la variable respuesta BTo, para crear una nueva variable respuesta con la integración justificada y basada en su relación estadística. El índice propuesto se denominó índice de eficiencia térmica en papa diploide (ET-pd), de una forma simplificada por parámetros de [2.2] por la eliminación del parámetro asociado al intercepto y se expresó con la siguiente forma funcional:

$$[2.3] \quad y = \exp(bx^{0.5})$$

donde al aplicar el operador logarítmico (\ln), el modelo se simplifica a la expresión $\ln y = bx^{0.5}$, siendo y el vector de BTo y x el vector de GDA que, aunque es de naturaleza aleatoria se trató como fijo (Gujarati y Porter, 2010). El operador \ln y \sqrt{x} actuaron en cada elemento del vector, de modo que al hacer una división elemento a elemento (En inglés “Element-wise división”) (Cichoki *et al.*, 2009) se obtuvo un vector asociado al parámetro b y no un escalar, como usualmente suele operarse. De este modo b representó a un vector con la misma longitud que la variable respuesta, así, este nuevo vector fue denominado como el ET-pd [2.4];

$$[2.4] \quad HUE.pd = \frac{\ln(BTo)}{\sqrt{GDA}}$$

siendo los elementos de [2.4] vectores. Reconociendo que el dominio de la función logarítmica puede rendir valores negativos si $BTo < 1$, se recomienda utilizar una transformación lineal de unidades de la BTo de modo que el $HUE.pd$ resulte no negativo (por ejemplo, 0.8 kg se lleva a 800 g o 0.8 g se lleva 800 mg).

La variable BTo (Fig. 7a), al igual que el HUE tradicionalmente usado (Fig. 7b) tienden a aumentar su dispersión de datos cuando el tiempo es mayor. Dicha variabilidad se evidenció al realizar comparación de la varianza residual para los modelos ajustados, obteniéndose un valor de 0.2930 para el modelo 1 (Tab. 5; Fig. 7a) que describe la acumulación de biomasa total, de 0.2829 para el modelo ajustado con el HUE tradicional (Fig. 7b) y finalmente de 0.0029 para el modelo ajustado ET-pd (Fig. 7c). Lo anterior, permite evidenciar que la variable ET-pd (Fig. 7c) disminuyó la variabilidad respecto al modelo que describe la acumulación de biomasa (Fig. 7a) y al HUE tradicional (Fig. 7b) un poco más de cien veces, además de mantenerla relativamente constante en el tiempo (Fig. 7c). Esta posibilidad de reducir la variabilidad es una propiedad deseable en el modelado de cultivos, pues usualmente forma parte de uno de los supuestos necesarios en un gran grupo de análisis estadísticos, sobre todo en los de enfoque paramétrico.

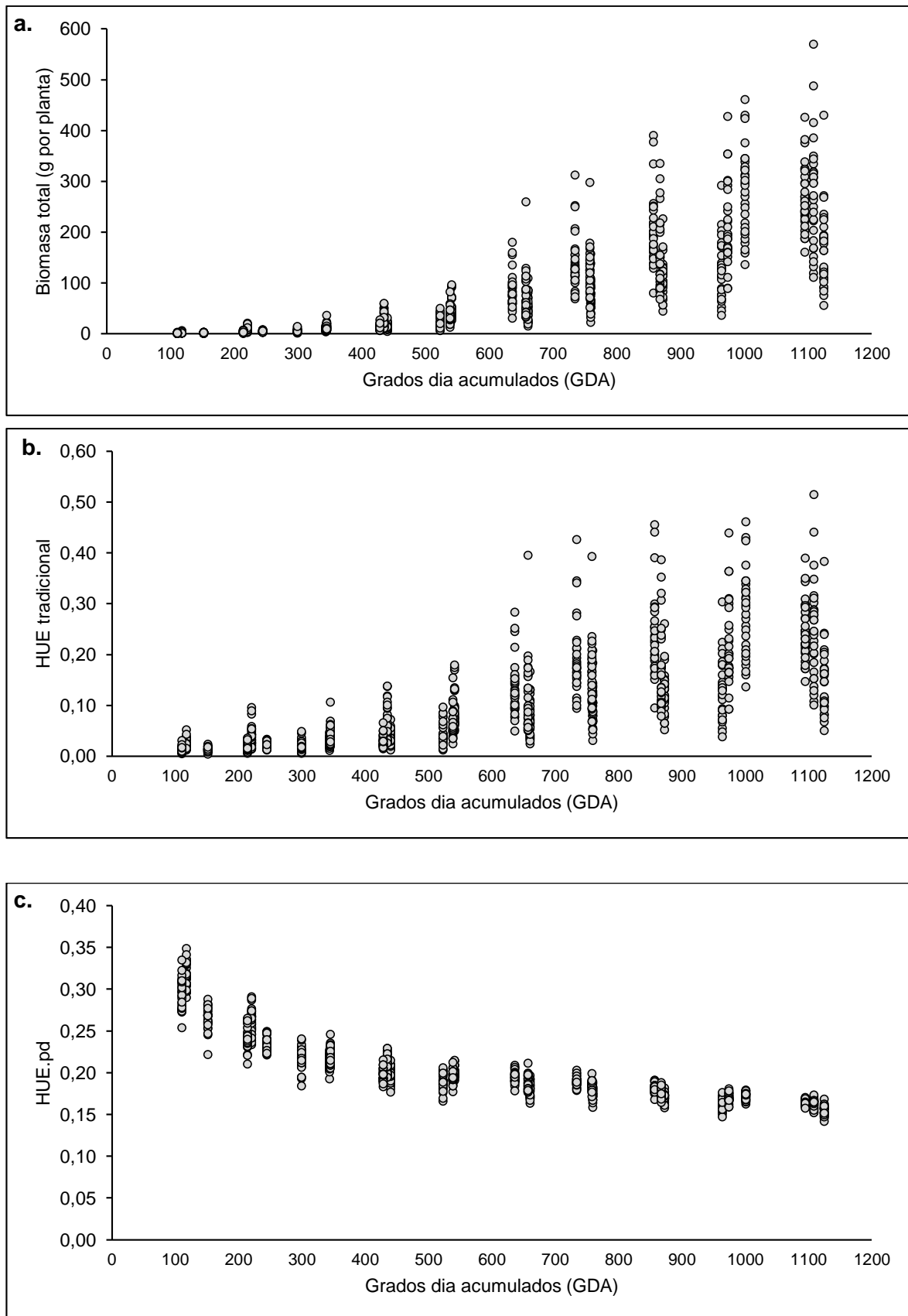


Figura 7. Dispersión en el tiempo de los datos de: (a) biomasa total por planta (BT_o), (b) Índice de eficiencia térmica tradicional (HUE), e (c) índice de eficiencia en el uso de calor propuesto para cultivares diploides (ET-pd) . GDA: Grados día acumulados. N= 900.

2.3.3. Análisis de varianza multivariante para el ET-pd

Se identificaron interacciones estadísticas dobles para los factores localidad por tiempo (L×T) y para cultivar por localidad (C×L), por lo que no se interpretó el valor p de los efectos principales involucrados en interacciones, basando el análisis en las representaciones gráficas de las interacciones (Montgomery, 2017) (Tab. 7).

Tabla 7. Significancia para las fuentes de variación del MANOVA de la variable Índice eficiencia térmica en papa diploide (ET-pd) y porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu).

Fuente de variación	ET-pd	%BTu
	valor p	valor p
L	<0.001	<0.001
C	<0.001	<0.001
T	<0.001	<0.001
L×T	0.001	<0.001
C×T	0.126	<0.001
L×C	<0.001	0.034
C×L×T	0.182	0.349

L: Localidad; C: Cultivar; T: Tiempo.

La interacción localidad por tiempo (Fig. 8) mostró que las plantas de la localidad baja, presentó valores más bajos de ET-pd respecto a las demás localidades, para todos los puntos de evaluación. Indicando que la localidad baja resultó limitante para la acumulación de biomasa de los cultivares evaluados. La localidad media, se caracterizó por generar plantas con mayor biomasa hasta aproximadamente 990 GDA, acorde a lo observado campo. Esta mayor acumulación de biomasa de plantas en la localidad media, evidencia porque la altitud de 2700 msnm se encuentra dentro del rango adecuado para el crecimiento del cultivo. Finalmente, la localidad alta presentó un desarrollo particular, similar a la de la localidad baja, caracterizada por baja acumulación de biomasa en etapas de desarrollo vegetativo (hasta 440 GDA). Luego de 440 GDA, las plantas de la localidad alta aumentan su capacidad de acumular biomasa hasta alcanzar valores similares a los de la localidad media en 990 GDA y finalmente superarla en 1100 GDA. El incremento en la acumulación de biomasa a partir de la etapa de tuberización, de plantas de la localidad alta permite inferir que el ambiente de la localidad favorece este proceso, lo cual se atribuye principalmente a la temperatura ambiental. Aunque la temperatura ambiental resulta importante en la respuesta de los genotipos a la altitud, es importante tener en cuenta que otros factores de tipo ambiental como la radiación o de suelo que influyen en el crecimiento de la papa (Harris, 1978; Rodríguez-Pérez, 2010).

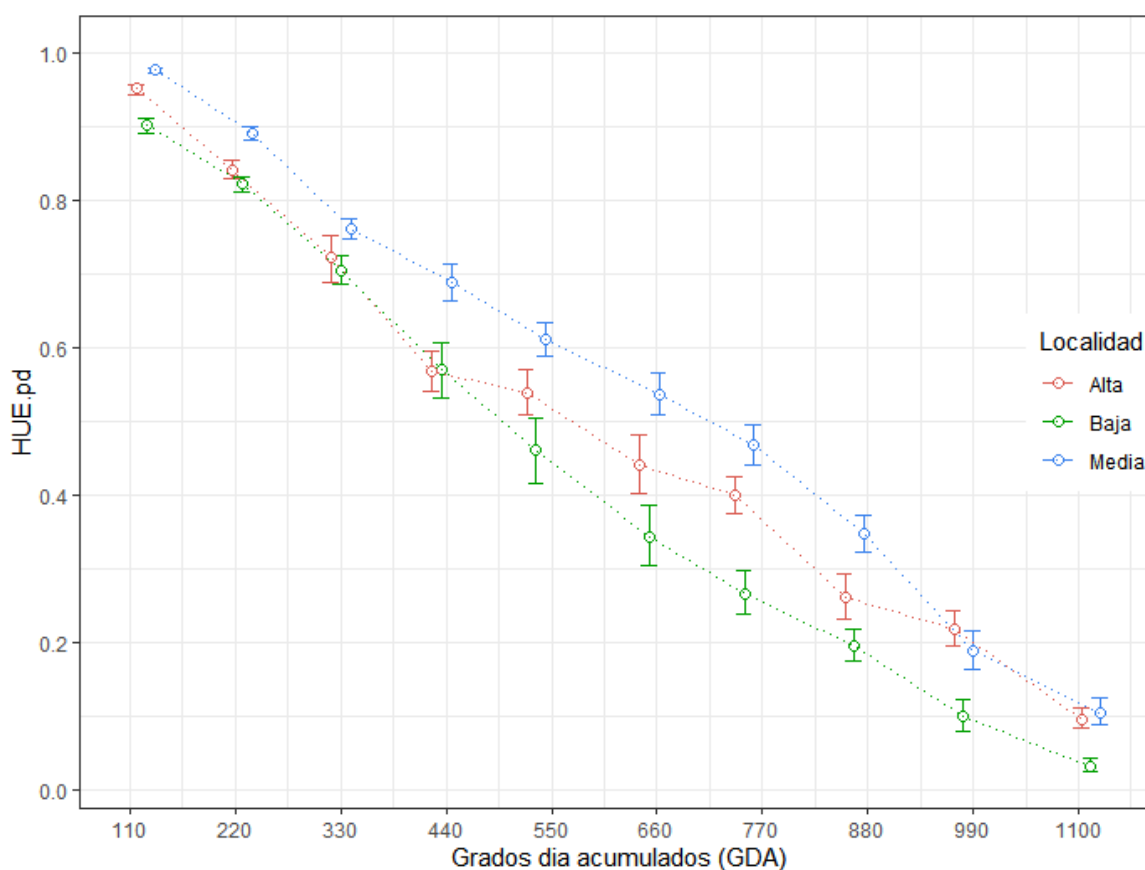


Figura 8. Diferencias en el índice de eficiencia térmica (ET-pd) para la interacción localidad en función del tiempo térmico (LxTi). Barras verticales representan intervalos de confianza ($p \leq 0.05$), solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción (nivel de confianza del 95%). N=900 individuos.

Tomando como referencia el promedio general (0.465), se observó para el factor C; que el cultivar Violeta presentó valores 1.7% mayores, seguido de Paola con 1.0%, Criolla Colombia con 0.5% y finalmente Criolla Ocarina -0.7% y Criolla Dorada -2.5% que presentaron los menores valores. Para el factor L; la localidad media presentó 4.0% sobre el promedio general, la localidad alta el 0.1% y finalmente la localidad baja -4.1% resultó en promedio la más limitante (Tab. S6). Si bien, se presentaron efectos por los factores principales, las interacciones (LxC) muestran diferencias de los cultivares en función de la altitud (Fig. 9); Criolla Dorada fue el cultivar con menor variabilidad entre localidades (Coeficiente de variación: 18.6%), lo cual sugiere que, de los evaluados, es el material con mayor estabilidad en su producción de biomasa total. Presentó mayor valor de ET-pd para la localidad media siendo 1.9% mayor respecto al promedio general, seguido de la localidad alta con -3.5% y finalmente la localidad baja donde se presentaron menores valores, con -5.9%. Criolla Ocarina presentó una respuesta de aumento en la biomasa total favorecida por la altitud (CV: 20.0%); siendo mayor en la localidad alta en 2.1% respecto al promedio general, seguido por la media

con 1.4% y por último la baja -5.6% donde se vio considerablemente afectada. Los cultivares Criolla Colombia, Paola y Violeta presentaron tendencias similares en función del ambiente (CV: 19.0, 19.7 y 20.6%), con mayores valores en la localidad media respecto al promedio general en 3.7%, 6.5% y 6.8% respectivamente, seguida por la localidad alta con 0.2%, -0.1% y 1.8% y por último la baja con los menores valores -2.3%, -3.3% y -3.4%.

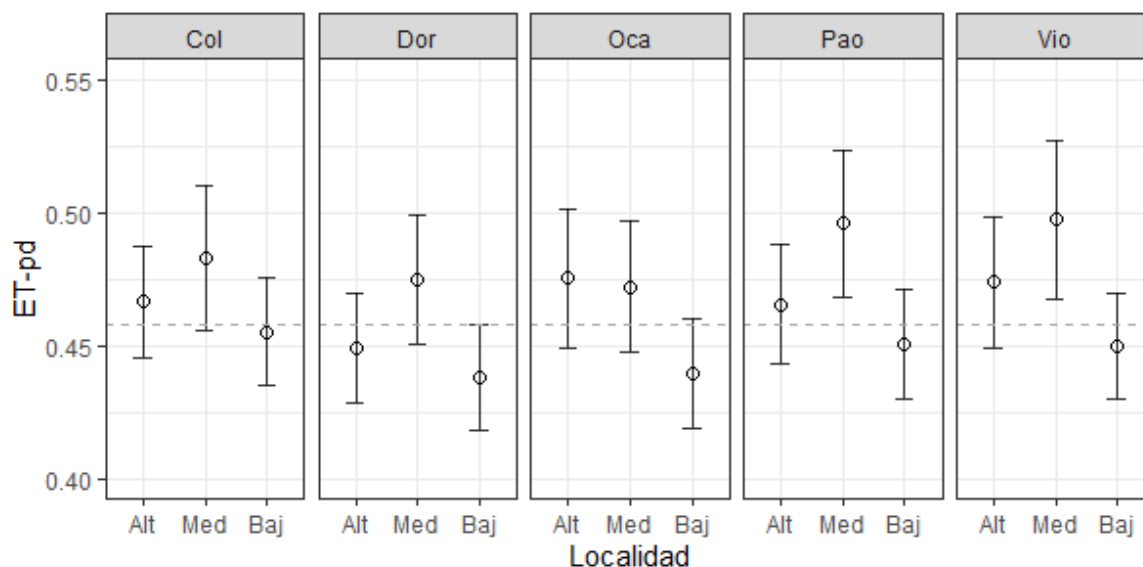
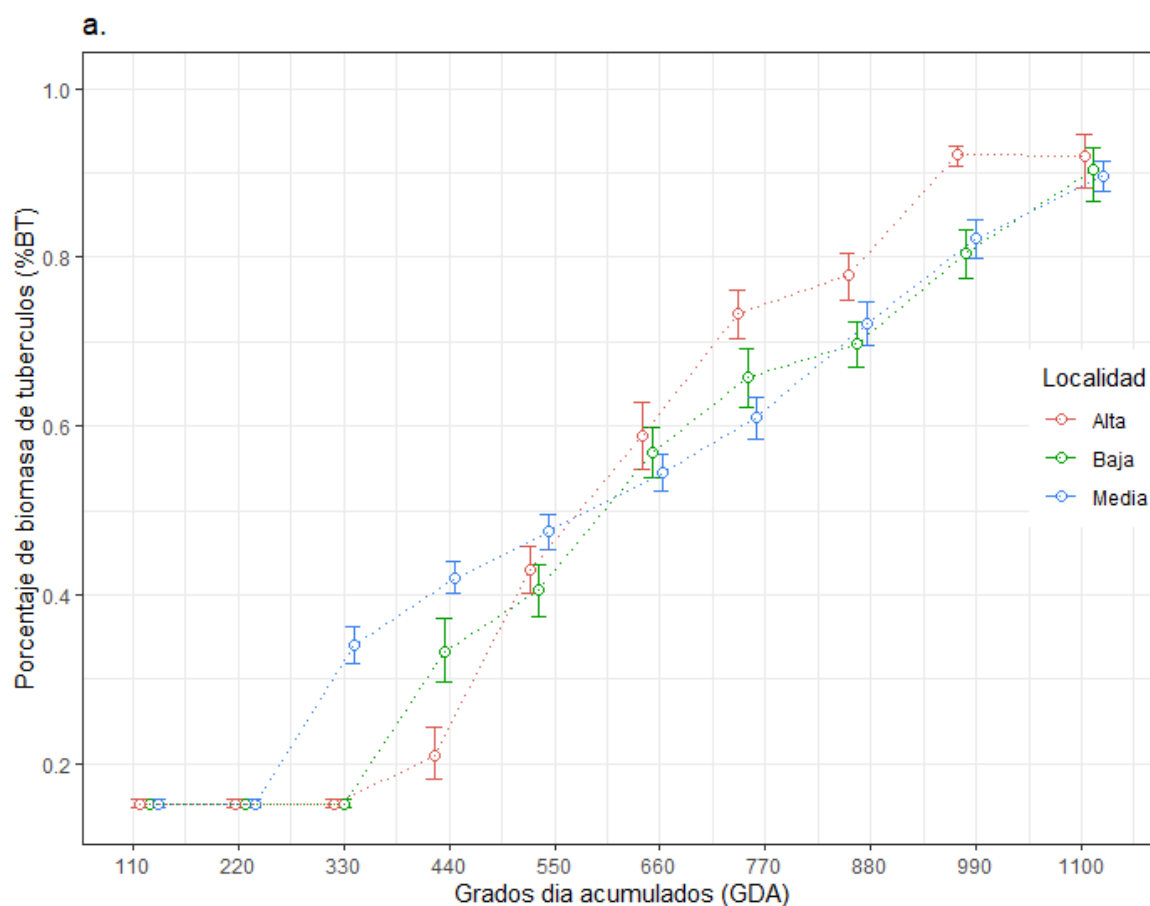


Figura 9. Diferencias en el índice de eficiencia térmica (ET-pd) para la interacción localidad por cultivar (LxC). Línea horizontal punteada representa el promedio general. Barras verticales representan intervalos de confianza ($p \leq 0.05$), solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción (nivel de confianza del 95%). N=900 individuos. Col: Criolla Colombia, Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta; Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja.

2.3.4. Análisis de varianza multivariante para el %BTu

Para %BTu, se presentaron interacciones dobles entre localidad por tiempo (LxT), cultivar por tiempo (CxT) y localidad por cultivar (LxC) (Tab. 7). La interacción LxT (Fig. 10a) permitió observar que plantas de la localidad media tendieron a presentar tubérculos primero que las de las localidades baja y alta, con valores menores en el porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu) para esta última. Se destaca el hecho que a partir de 440 GDA las plantas de la localidad alta, presentan una tasa de aumento de %BTu mayor a las plantas de demás localidades, hasta ser superior a las de la localidad media y baja en 770 GDA. Esta tendencia en la cual el %BTu fue mayor en la localidad alta, mientras la media y baja fueron similares, se mantuvo hasta 990 GDA. Para el punto final de evaluación (1100 GDA), las diferencias en %BTu fueron menos evidentes. Lo anterior indicó que al final del CDC las plantas de las diferentes localidades, compensaron su biomasa respecto a la de tubérculos y generaron valores similares, siendo 0.74 para la localidad alta y 0.70 para las localidades baja y media.

La interacción CxT (Fig. 10b), muestra que todos los cultivares iniciaron el desarrollo de tubérculos simultáneamente (Aproximadamente 330 GDA). Se encontró que todos los cultivares a excepción de violeta, tienden a mantener un %BTu similar durante todo el CDC. Violeta tuvo un %BTu más bajo desde aproximadamente 330 GDA cuando empieza el llenado de tubérculos hasta 770 GDA. Esta diferencia puede atribuirse a un rápido desarrollo de la parte aérea de la planta del cultivar (Fig. 1), desarrollo que depende principalmente de hojas del tallo primario, las cuales se desarrollaron más rápido que en los demás cultivares evaluados y se evidencia por un cubrimiento entre surcos previo a los demás cultivares, a excepción de Criolla Colombia que se considera un cultivar precoz (Fig. 1; Fig. S10). En 990 GDA, solo Paola presentó mayor %BTu y esta superioridad se mantuvo hasta el punto final, donde presentó un valor de 0.76, superior al de Criolla Ocarina con 0.74, Violeta con 0.72, Criolla Dorada con 0.70 y Colombia con el valor más bajo de 0.64.



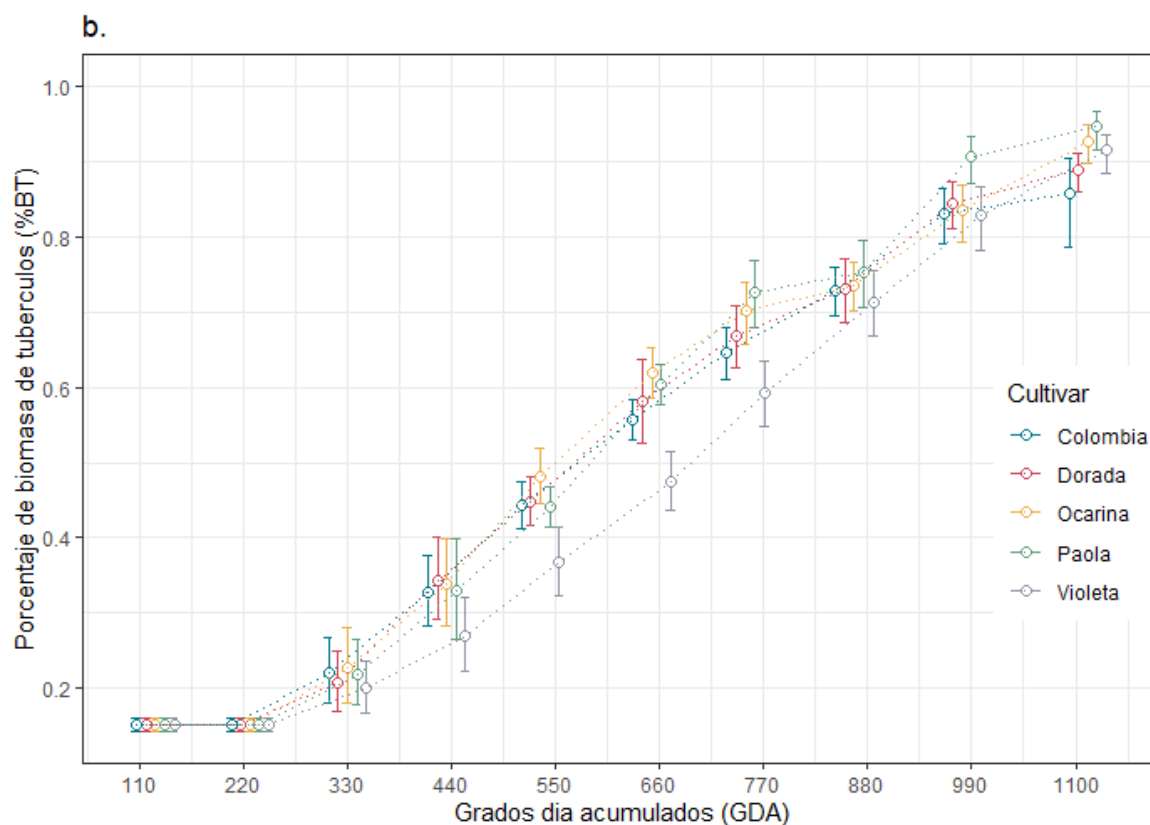


Figura 10. Diferencias en el porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu). (a) para la interacción localidad en función del tiempo térmico ($L \times Ti$) y (b) para cultivar en función del tiempo térmico ($C \times Ti$). Barras verticales representan intervalos de confianza ($p \leq 0.05$), solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción (nivel de confianza del 95%). $N=900$ individuos.

Las diferencias en el %BTu para los efectos simples se describen en la tabla suplementaria 7. Tomando como referencia el promedio general (0.299), se presentaron diferencias para el factor C; el cultivar Paola fue mayor en 9.0%, seguido de Criolla Ocarina con 6.8%, Criolla Dorada con 0.2%, mientras Criolla Colombia fue menor con -3.8% y por último Violeta con -12.2%. El factor C, también presentó diferencias; indicando que la altitud favoreció el %BTu, siendo la localidad alta mayor en 4.3% respecto al promedio general, seguida por la localidad media con 0.1% y por último la localidad baja con -4.7%. Pese a las tendencias descritas anteriormente, la interacción $L \times C$ muestra que los cultivares presentan diferencias para %BTu en función del ambiente (Fig. 11); Violeta fue el cultivar con mayor variabilidad entre localidades, lo que supone una mayor sensibilidad del cultivar a la altitud para esta variable y en cada localidad presentó menores valores de %BTu. Lo anterior, se relaciona con la capacidad del cultivar para desarrollar parte aérea, respecto a tubérculos.

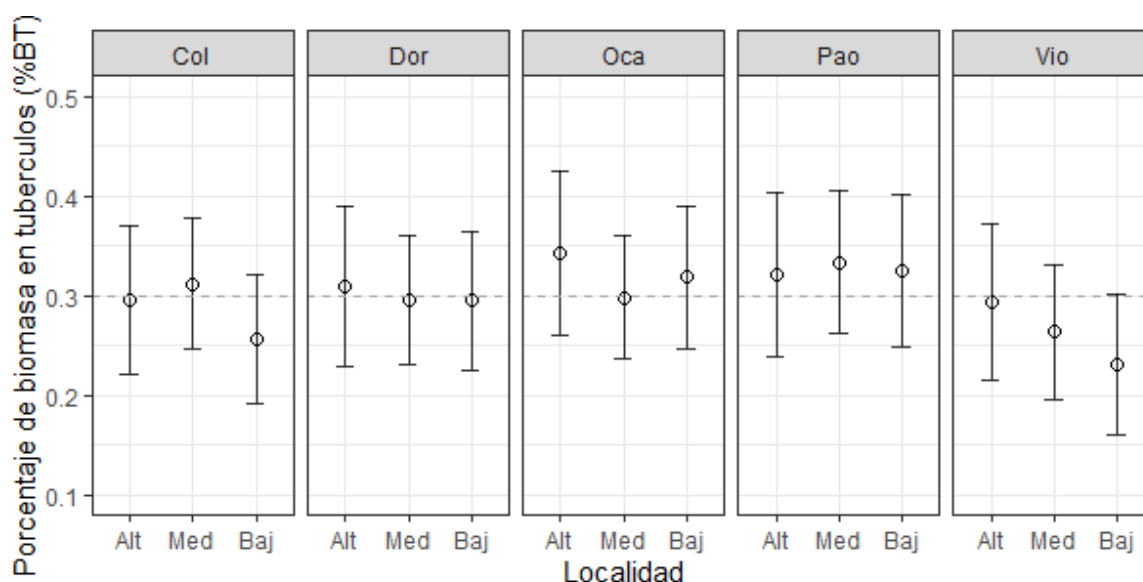


Figura 11. Diferencias en el porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu) para la interacción localidad por cultivar (LxC). Línea horizontal punteada representa el promedio general. Barras verticales representan intervalos de confianza ($p \leq 0.05$), solapamientos hasta el centro denotan efectos de interacción (nivel de confianza del 95%). N=900 individuos. Col: Criolla Colombia, Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta; Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja.

Violeta se caracterizó por ser el cultivar con mayor variabilidad en el %BTu entre localidades; en la localidad alta presentó -2.1% respecto al promedio general, seguido de la localidad media con -11.9% y por último la baja donde presentó una diferencia de -22.6%. Criolla Colombia fue otro material que se afectó en su %BTu por la altitud siendo mayor en la localidad media con 4.2% sobre el promedio general, seguido de la localidad alta con -1.3% y por último la baja con -14.4%. Los demás cultivares presentaron menor variación entre localidades; Se destaca Criolla Dorada como el cultivar más estable en el %BTu. Criolla Ocarina y Paola, no presentaron variaciones relevantes respecto al promedio, sin embargo, en ambos casos y para todas las localidades, su valor fue superior o igual a la media global.

2.4. Discusión

Se destaca que la metodología empleada para el cálculo de GDA fue adecuada para describir el tiempo fisiológico, lo que se explica por qué para las condiciones de este estudio, no se presentaron temperaturas suficientemente bajas ($< 2^{\circ}\text{C}$) que ocasionen valores negativos de GDA o tan altas que superen el umbral de 29°C descrito por Soto *et al.* (2018), sobreestimando los GDA (Fig. S3; Fig. S4). Característica que podría cambiar en otra época del año o región de estudio. En esta investigación, se corrobora que la relación de los GDA respecto al crecimiento no presenta una relación lineal sino de tipo curvo como lo describen

Ahmad *et al.* (2017). El desarrollo de un índice que integra una variable de crecimiento (BTo) con una estimación del tiempo fisiológico (GDA) a partir de un modelo no lineal, permitió obtener una nueva variable con múltiples ventajas como; que mantiene su correlación con la variable original de crecimiento (Fig. S12), disminuye la variabilidad de los datos y permite la comparación entre puntos de muestreo aun cuando existen diferencias de tiempo en días entre ellos.

El ET-pd desarrollado, se relaciona con HUE tradicionalmente usado pues en ambos casos corresponde a un cociente entre biomasa y tiempo térmico. Los índices agrometeorológicos permiten describir variables de crecimiento y con ambientales, y resultó eficaz para las comparaciones en este estudio en papa diploide, tal como en otros cultivos de ciclo corto donde también se utiliza (Diwan *et al.*, 2017; Solanki *et al.*, 2017; Prakash *et al.*, 2017; Islam *et al.*, 2019; Nandini y Sridhara, 2019; Devi *et al.*, 2019). El %BTu es una variable que se ha empleado en diferentes estudios en papa diploide con enfoque longitudinal (Santos, 2010; Saldaña *et al.*, 2015), para describir la dinámica de desarrollo de los tubérculos respecto al resto de la planta. Otro enfoque usualmente empleado, es determinar el %BTu a la cosecha, como indicador de la relación entre la parte cosechada respecto al resto de la planta, como indicador de productividad y denominado como índice de cosecha (Seminario *et al.*, 2017). Para ambas variables se demostró la utilidad de la metodología de Noguchi *et al.* (2012) como alternativa para la evaluación en ensayos que estudian interacciones genotipo por ambiente con un enfoque longitudinal.

Las diferencias observadas para los factores L y C permiten evidenciar que son factores e interacciones a tener en cuenta al estudiar o emplear cultivares. Sin embargo, la variabilidad atribuida al factor ambiental resulta mayor. Plantas de la localidad baja presentaron menor eficiencia en acumulación de biomasa durante todo el CDC respecto a las otras dos localidades, siendo allí Criolla Colombia el cultivar más eficiente y Criolla Ocarina considerablemente el menor, indicando una fuerte limitación en el crecimiento de Criolla Ocarina. La respuesta de Criolla Colombia de desarrollo en ambientes a menor altitud y mayor temperatura, puede asociarse a su carácter de material nativo, mientras la menor respuesta de Criolla Ocarina indican que es una condición altamente limitante para el crecimiento de este cultivar. En la localidad media todos los cultivares tendieron a presentar alta eficiencia en acumulación de biomasa total, siendo allí Violeta el más eficiente y Criolla Ocarina el menos eficiente. Lo anterior responde a que esta altitud se encuentra dentro del rango óptimo de producción en papa diploide. Finalmente, plantas de la localidad alta presentaron baja eficiencia en la acumulación de biomasa total durante la fase vegetativa del cultivo, la cual aumentó a partir del llenado de tubérculos. En la localidad alta, Criolla Ocarina fue el cultivar

más eficiente, evidenciando la alta sensibilidad del cultivar a la altitud, mientras Criolla Dorada presentó la menor eficiencia, no obstante, este último se caracterizó por ser el cultivar más estable entre localidades.

La altitud afectó la acumulación de biomasa, respuesta que se explica por diferencias en la temperatura y en la radiación. Las diferencias en temperatura ambiental media (Baja: 10.1; Media: 12.2; Alta: 15.5 °C) y en la diferencia diurna-nocturna entre localidades ($\Delta^{\circ}\text{C}$ Alta: 4.0; Media: 4.1; Baja: 2.2) que afectan la tasa respiratoria, cuando son mayores. Dicho aumento, limita el crecimiento pues emplea asimilados que podrían haber contribuido al crecimiento de la planta (Valbuena, 2000; Struik, 2007). Las plantas de la localidad baja tuvieron un menor desarrollo de biomasa inicial del cultivo y esto posteriormente afectó el llenado de tubérculos. La localidad alta presentó baja eficiencia en la acumulación de biomasa cuando el crecimiento fue exclusivamente vegetativo (< 350 GDA), lo que puede explicarse por la influencia morfogénica que tiene la radiación UV en las plantas (Reyes *et al.*, 2004), censada a partir del receptor UVR8. La radiación UV-B se atenúa por la atmósfera, no obstante, en el trópico donde la estratósfera es más delgada, los niveles de UV-B son mayores y aumentan más en función de la altitud (Jansen, 2017). El proceso por el cual la radiación UV-B afecta el crecimiento no es del todo claro, pero se sabe que depende de una reacción antagónica hacia fitohormonas como auxinas y giberelinas, causando redistribución del crecimiento y limitando el crecimiento vegetativo (Jansen, 2017).

La disminución en la temperatura a mayor altitud también desfavorece la actividad de las giberelinas en favor del desarrollo de tubérculos respecto a la parte aérea (Singh y Kaur, 2016; Navarre y Pavek, 2014) en las plantas en la localidad alta luego del inicio de la etapa de llenado de tubérculos (450 GDA). Otros factores que favorecen %BTu a menor temperatura, son el aumento en la capacidad de translocación de asimilados, aumento de la fuerza del vertedero (Santos, 2010; Cai *et al.*, 2012). Criolla Colombia fue un cultivar que mantuvo una acumulación de biomasa relativamente estable entre localidades, pero su porcentaje de biomasa de tubérculos si se afectó considerablemente en la localidad baja. Criolla Dorada se caracterizó por ser un cultivar estable entre localidades en su acumulación de biomasa total y en su porcentaje de biomasa de tubérculos. Criolla Ocarina fue un cultivar que presentó una respuesta favorable a la altitud tanto para acumulación de biomasa total donde la localidad baja resultó limitante, como para el porcentaje de biomasa de tubérculos que aumentó considerablemente en la localidad alta. Paola presentó menor eficiencia en acumulación de biomasa total en las localidades baja y alta respectivamente, pero en todas las localidades mostró el mayor porcentaje de biomasa de tubérculos, lo que puede asociarse a una mayor productividad respecto a los demás cultivares evaluados. Por último, Violeta, fue un cultivar

que presentó una tendencia ligeramente superior a Paola, viéndose limitada en acumulación de biomasa en las localidades baja y alta, sin embargo, fue el cultivar que presentó mayor diferencia respecto a los demás en el porcentaje de biomasa de tubérculos, pues durante todo el CDD presentó un desarrollo inferior. No obstante, su porcentaje de biomasa de tubérculos fue favorecido con la altitud.

Los resultados encontrados, permiten evidenciar que las diferencias en altitud son importantes en la regulación del crecimiento de los cultivares evaluados y las interacciones permiten identificar el desempeño en la acumulación de biomasa de los cultivares de papa diploide evaluados, en relación con la altitud de evaluación.

2.5. Referencias

- Ahmad, L., Habib, R., Parvase, S., & Mahdy, S. (2017). *Experimental Agrometeorology: A practical manual*. Elsevier.
- Brunner, E., Domhof, S., & Langer, F. (2002). *Nonparametric analysis of longitudinal data in factorial experiments*. John Wiley & Sons.
- Burnham, K., & Anderson D. (1998). *Model selection and multimodel inference: A practical information theoretic approach* (2nd ed). Springer.
- Cai, Q., Jiao, D., Tang, S., Dao, X., Lei, Y., & Cai, C. (2012). Leaf photosynthesis, growth, and seed chemicals of sachu inchi plants cultivated along an altitude gradient. *Crop Science*, 52(4), 1859-1867. Doi: 10.2135/cropsci2011.10.0571
- Cichoki, A., Zdunek, R., Phan, A.H., & Amari, S. (2009). *Nonnegative Matrix and Tensor Factorizations: Applications to Exploratory Multi-Way Data Analysis and Blind Source Separation*. John Wiley and Sons.
- Cumming, G., Fidler, F., Vaux, D. (2007). Error bars in experimental biology. *The Journal of Cell Biology*, 177(1). 7-11. <http://www.jcb.org/cgi/doi/10.1083/jcb.200611141>
- Devi, S., Singh, M., & Argharwal R. (2019). Thermal requirements and heat use efficiency of pea cultivars under varying environments. *Current World Environment*, 14(3), 376-382. Doi: 10.12944/CWE.14.3.06
- Di Benedetto, A., & Tognetti, J. (2016). Técnica de análisis de crecimiento en plantas: su aplicación a cultivos intensivos, revisión, *Revista de Investigaciones Agropecuarias*. 42(3), 258-282.
- Diwan, U., Chaudhary, J., & Unjan, D. (2017). Variation in heat and radiation use efficiency of rice as influenced by different growing environments and genotypes. *International*

- Journal of Current Microbiology and Applied Sciences*, 6(11), 48-52. Doi: 10.20546/ijcmas.2017.611.006
- Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchel, R.L. (1985). *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press.
- Gujarati, D., & Porter, D. (2010). *Econometria* (5th ed.). McGraw Hill.
- Harris, P. (1978). *The potato crop: The scientific basis for improvement* (1st ed.). Chapman and Hall Ltd.
- Hannapel, D. (2007). Signalling the induction of tuber formation. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.), *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 237-251).
- Herrera, A., & Rodríguez, L.E. (2011). *Tecnologías en producción y transformación de papa criolla*. Universidad Nacional de Colombia.
- Hunt, R. (1990). *Basic growth analysis: Plant growth analysis for beginners*. Unwin Hyman Ltd.
- Islam, M., Alam, M., Kamal, M., Zaman, R., Hossain, A., Alharby, H., Bamagoos, A., Farooq, H., Hossain, J., Barutcular C., & El Sabagh, A. (2019). Assessing impact of thermal units on growth and development of mustard varieties grown under optimum sown conditions. *Journal of Agrometeorology*, 21(3), 270-281.
- Jansen, M. (2017). Ultraviolet-B Radiation: Stressor and regulatory signal. In: Shabala, S., (Ed.), *Plant stress physiology* (2st ed., pp. 367-391). 253-278.
- Jing, L., & Jichao Y. (2012). Research progress in effects of different altitude on rice yield and quality in China. *Greener Journal of Agricultural Sciences*, 2(7), 340-344.
- McMaster, G., & Wilhem, W. (1997). Growing degree-days: one equation, two interpretations. *Agricultural and Forest Meteorology*, 87(4), 291-300. Doi: 10.1016/S0168-1923(97)00027-0
- Miller, P., Larnier, W., & Brandt, S. (2001). Using growing degree days to predict plant stages, Montana State University. <https://store.msueextension.org/publications/AgandNaturalResources/MT200103AG.pdf>
- Montgomery, D. (2017). *Design and analysis of experiments* (9th ed). Wiley
- Nandiri, K., & Shirdhara, S. (2019). Heat use efficiency, Helio thermal use efficiency and photo thermal use efficiency of foxtail millet (*Setaria italica* L.) genotypes as influenced by sowing dates under southern transition zone of Karnataka. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 284-290.
- Noguchi, N., Yulia, G., Brunner E., & Konierschke, F. (2012). nparLD: An R Software Package for the Nonparametric Analysis of Longitudinal Data in Factorial Experiments, *Journal of Statistical Software*, 50(12), 2-23. Doi: 10.18637/jss.v050.i12
- Ñústez, C. (2011). *Variedades colombianas de papa*. Universidad Nacional de Colombia.

- Ñústez, C., (2018). Papas diploides: Un legado ancestral para la agricultura en Colombia. Universidad Nacional de Colombia. <http://www.papaunc.com/blog/papas-diploides-un-legado-ancestral-para-la-agricultura-en-colombia>
- Parthasarathi, T., Velu, G., & Jeyakumar, P. (2013). Impact of Crop Heat Units on Growth and Developmental Physiology of Future Crop Production: A Review. *Journal of Crop Science and Technology*. 2(1), 2319-3395.
- Prakash, V., Misrha, J., Kumar, R., Kumar, R., Kumar, S., Dwivedi, S., Rao, K., & Bhatt, P. (2017). Thermal utilization and heat use efficiency of sorghum cultivars in middle indo gangetic plains. *Journal of Agrometeorology*, 19(1). 29-33.
- Prei, J.P., Hommel, G., Rohdrig, B., & Blettner, M. (2016). Confidence interval o r p value?: Review. *Deutsches Ärzteblatt International*, 106(19), 335–9.
- Rodriguez-Perez, L. (2010). Eco fisiología del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.), *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas.*, 4(1), 97-108.
- Rodríguez, D., Cotes, J., & Cure, J. (2012). Comparison of eight degree-days estimation methods in four agroecological regions in Colombia. *Bragantia*, 71(2), 299-307.
- Saldaña T., Patiño, J., Cotes, J. (2015). Biomass distribution and allocation in diploid potato varieties (*Solanum phureja* Juz. et Buk.), *Agronomía Colombiana*, 33(3), 322-329. Doi: 10.15446/agron.colomb.v33n3.50237
- Santos, M. (2010). Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Seminario, J., Seminario, A., Domínguez, A., & Escalante, B. (2017). Rendimiento de cosecha de diecisiete cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) del grupo Phureja. *Scientia Agropecuaria*, 8(3), 181-191. Doi: 10.17268/sci.agropecu.2017.03.0
- Sengupta, S., Kale, A., & Das, H. 2003. Assesment of Phenology, heat and radiation use efficiency, thermal growth rate and phenophasic development model of chickpea at peninsular India. *MAUSAM*, 54(3), 711-716.
- Sikyolo, I., Sivirihauma, C., Ndungo, V., De Langhe, E., Ocimati, W., & Blomme, G. (2013). Growth and yield of plantain cultivars at four sites of differing altitude in North Kivu, Eastern Democratic Republic of Congo. En G. Blomme., Van Asten P., & Vanlauwe B. (Eds.), *Banana Systems in the Humid Highlands of Sub-Saharan Africa*. pp. 48-57. Oxfordshire, Inglaterra: CAB International.
- Singh, M., Lallu, P., & Singh, N.B. (2014). Thermal requirement of indian mustard (*Brassica juncea*) at different phonological stages under late sown condition. *Indian Journal of Plant Physiology*, 19(3), 238–243. Doi:10.1007/s40502-014-0072-0

- Singh, J., & Kaur, L. (2016). *Advances in potato chemistry and technology*. (2nd Ed.). Elsevier, Oxford.
- Soto, A., Cotes, J., & Rodríguez, D. (2018). Modelo de simulación del crecimiento y desarrollo de la papa criolla. *Ciencia en Desarrollo*, 9(1), 9-31. Doi: 10.19053/01217488.v9.n1.2018.7008
- Solanki, N.S., Samota, D, Singh, B., & Nai, G. (2017). Agrometeorological índices, heat use efficiency and productivity of wheat (*Triticum aestivum*) as influenced by dates of sowing and irrigation. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 6(3), 176-180.
- Struik, P. C. (2007a). Responses of the potato plant to temperature. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.). *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 367-391).
- Struik, P. C. (2007b). Above-Ground and Below-Ground Plant Development. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.), *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 219-233).
- Unigarro, C., Bermudez, L., Medina, R., Jaramillo, A., & Florez, C. (2017). Evaluation of four degree-day estimation methods in eight Colombian coffee-growing areas. *Agronomia Colombiana*, 35(3), 374-381. Doi: 10.15446/agron.colomb.v35n3.65221
- Valbuena, I. (2000). Aspectos ecofisiológicos básicos sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo de la papa. In: Herrera, C., Fierro, L & Moreno, J., Manejo integrado del cultivo de la papa: Manual técnico (1st ed., pp. 39-50).
- Valbuena, R., Roveda, G., Bolaños, A., Zapata, J., Medina, C., Almanza, P., & Porras, P. (2009). Escalas fenológicas de las variedades de papa, parda pastusa, Diacol capiro y Criolla “yema de huevo” en las zonas productoras de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica). <http://hdl.handle.net/20.500.12324/12893>
- Warthinhton, C. M., & Hatchinson, C.M. (2005). Accumulated degree days as a model to determine key development stages and evacuate yield and quality of potato in Northeast Florida. *Proceeding of State Horticulture Society*, 118, 98–101.
- Willey, N. (2016). *Environmental plant physiology* (1st ed.). Taylor & Francis Group.
- Yang, Y. (2003). Can the strengths of AIC and BIC be shared? A conflict between model identification and regression estimation. *Biometrika*, 92, 937-950.

3. Componentes de rendimiento y variables poscosecha de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en ambientes contrastantes en altitud.

Resumen

Colombia cuenta con la mayor riqueza en genotipos de papa diploide del Grupo Phureja, sembrados en un amplio rango altitudinal. El objetivo de esta investigación fue determinar rendimiento y algunas variables calidad poscosecha de cultivares de papa del Grupo Phureja en ambientes con un gradiente altitudinal, típico del cultivo en Colombia. El experimento se estableció bajo un arreglo bifactorial; el primer factor correspondió al cultivar; Criolla Colombia, Criolla Dorada, Criolla Ocarina, Paola y Violeta y el segundo a la localidad con tres niveles según altitud; Alta (3200 msnm) media (2700 msnm) y baja (2300 msnm). Las parcelas experimentales se establecieron simultáneamente y cercanas geográficamente. Las variables evaluadas fueron rendimiento total, porcentaje por categoría comercial, número de tubérculos por planta, gravedad específica, respuesta a fritura y para Violeta pigmentación en la carne. Se encontró efecto significativo para los factores simples y la interacción localidad por cultivar para todas las variables. En relación al rendimiento, la localidad baja fue limitante para Criolla Ocarina, Paola y Violeta, mientras la alta y media favorecieron el rendimiento de todos los cultivares. La localidad alta generó mayor proporción de papa gruesa en todos los cultivares y mayor rendimiento, excepto para Criolla Dorada, material que demostró mayor estabilidad entre ambientes. La gravedad específica aumentó ligeramente con la altitud en Criolla Dorada y Criolla Ocarina. La respuesta de fritura se afectó negativamente para todos los cultivares en la localidad alta, donde Violeta presentó aumento en su pigmentación de tubérculo por la altitud. La temperatura ambiental es uno de los principales factores inductor y que regulan el proceso de tuberización en papa. Las principales variables ambientales que afectaron las respuestas observadas, fueron la temperatura ambiental y la radiación. Teniendo en cuenta las diferencias en temperatura observadas por la altitud, se concluye es un factor a tener en cuenta al momento de establecer cultivos de papa diploide (Grupo Phureja), pues influye directamente en la productividad y en variables de calidad, con respuesta diferencial por cultivar

Palabras clave: Procesamiento, Gradiente altitudinal, Interacción genotipo por ambiente, Temperatura ambiental.

3.1. Introducción

Colombia es el tercer productor de papa en Latinoamérica luego de Perú y Brasil, con 3'107.580 de toneladas para 2018 (FAOSTAT, 2020). La papa es importante en la canasta familiar colombiana, particularmente en familias con estratos socioeconómicos más bajos, ya que su consumo per cápita es alto (aproximadamente 62 Kg por año) (UPRA, 2016), aunque inferior al de otros países andinos como Perú con 85 kg por año (Reategui *et al.*, 2019). En Colombia, se considera el cultivo más importante de clima frío (UPRA, 2016) y se cultiva en montañas y valles interandinos de las tres cordilleras principales del país (Tinjacá y Rodríguez, 2015). La distribución de las papas de la subsp. *andigena* se asocia con la altitud sobre el nivel del mar (msnm) (Singh y Kaur, 2016), en papas tetraploides se producen entre 2000 y 3500 msnm (Tinjacá y Rodríguez, 2015) mientras cultivares diploides entre 2200 y 3200 msnm (Ochoa, 1990; Núñez, 2011).

La altitud, particularmente en el trópico permite caracterizar ambientes, por su influencia sobre diferentes variables ambientales (Jaramillo-Robledo, 2005; Fischer y Ordúz, 2012; Willey, 2016). Dentro de dichas variables se encuentran la densidad del aire, la temperatura ambiental y la radiación, las cuales influyen en la productividad y calidad de los cultivos (Jaramillo-Robledo, 2005; Rodríguez-Pérez, 2010; Jing y Jichao, 2012; Willey, 2016; Ibáñez *et al.*, 2017). Diferentes estudios en regiones templadas y tropicales han demostrado la influencia del gradiente altitudinal en rendimiento y calidad en cultivos, como; arroz (Jing y Juchao, 2012), Sacha inchi (*Plukenetia volubilis*) (Cai *et al.*, 2012), plátano (Sikyolo *et al.*, 2013) y en papa; por Ibáñez *et al.*, (2017) en cultivares nativos de *Solanum Kurtzianum*, Singh y Ahmed (2008) en los cultivares mejorados "Kufri Jyoti" y "Kufri Chandramukhi" de *Solanum tuberosum* y Santos (2010) en cultivares mejorados de *Solanum tuberosum*, Grupo Phureja (Santos, 2010).

Las papas del Grupo Phureja, se caracterizan por su diploidia, un corto ciclo de cultivo, ausencia de reposo en tubérculo y sensibilidad al fotoperiodo para tuberización (Huaman y Spooner, 2002, Rodríguez *et al.*, 2009). Como cultivo, se extiende por Colombia, Ecuador y Venezuela (Ghislain *et al.*, 2006), aunque existen reportes de zonas de cultivo en Bolivia y Centro América (Escallón *et al.*, 2005). Para Colombia presentan particular importancia pues se considera el principal productor y exportador en el mundo (Rodríguez *et al.*, 2009; Núñez, 2018; Gallón *et al.*, 2019) y se considera centro de diversificación de la especie, en los departamentos de Nariño y parte de Boyacá (Rodríguez *et al.*, 2009; Núñez, 2018). En comparación con otros grupos de papa, el Grupo Phureja es menos productivo pero esta

diferencia en rendimiento se compensa con alta calidad organoléptica, buena aceptación para consumo y por lo general un precio mayor de venta (Rojas y Seminario, 2014).

En Colombia las papas diploides más reconocidas, cultivadas y consumidas (Singh y Kaur, 2016), son las de morfotipo redondo amarillo, también denominado “yema de huevo” (Rodríguez *et al.*, 2009) o “papa criolla” (Ñústez, 2018), este último se ha mantenido en el nombre de los cultivares con este morfotipo, registrados por la Universidad Nacional de Colombia (UNC). La oferta de cultivares mejorados en Colombia de papa diploide incluye cultivares con morfotipo convencional (papa criolla) como; Criolla Colombia, Criolla Latina, Criolla Paisa (registradas en 2005), Criolla Galeras, Criolla Guaneña (registradas en 2007), Criolla Suapa, Criolla Ocarina y Criolla Dorada (registradas en 2015) desarrolladas por el grupo de investigación en papa de la UNC (Ñústez, 2018; Rodríguez *et al.*, 2009), mientras los cultivares Sol Andina (Alzáte *et al.*, 2017), Tiba y Estrella (registrados en 2017) fueron desarrollados por AGROSAVIA (corporación colombiana de investigación agropecuaria). Mientras los cultivares no convencionales, son; Milagros, Paola, Paysandú, Primavera y Violeta también registrados por la UNC (Ñústez, 2018; Gallón *et al.*, 2019).

Criolla Colombia se considera el cultivar registrado de papa diploide más importante, se encuentra distribuido por todo Colombia, donde desde su registro ha sido el más sembrado (Ñústez, 2018). Así mismo, es el cultivar que reúne la mayor cantidad de investigación en papa diploide en Colombia, debido a que se emplea en la mayoría de investigaciones como cultivar control (Santos, 2010; Saldaña *et al.*, 2015). Es un cultivar nativo, desarrollado a partir de selección clonal en la población de morfotipos de tubérculos redondos amarillos colombianos de *Solanum tuberosum*, Grupo Phureja (Ñústez, 2011). Los cultivares Criolla Dorada y Criolla Ocarina, son cultivares mejorados tolerantes a “Gota” o “tizón tardío” (*Phytophthora infestans*), y presentan mayor calidad nutricional, particularmente de hierro y zinc, importantes en la dieta humana (Peña *et al.*, 2015; Narváez-Cuenca *et al.*, 2018; Cuéllar-Cepeda *et al.*, 2019). Los cultivares Paola y Violeta son cultivares con morfotipo elíptico y alta tolerancia a los patógenos *Phytophthora infestans* y *Spongospora subterránea*, al punto de ser una alternativa para producción limita o libre de fungicidas. Paola se caracteriza presenta color piel amarillo y carne amarilla, mientras Violeta presenta color en piel violeta y pigmentación violeta en carne (Ñústez, 2018; GIP, 2020) asociada a compuestos antioxidantes (Cerón-Lasso *et al.*, 2018; López, 2019; Gallón *et al.*, 2019).

El rendimiento ha sido el principal criterio para evaluar genotipos y prácticas de manejo (Haynes, 2001), no obstante, otras variables asociadas a este como el número de tubérculos y la distribución del rendimiento por categorías, son componentes de rendimiento importantes,

evaluados en diferentes investigaciones (Escallón *et al*, 2005; Santos, 2010; Seminario-Cunyá *et al.*, 2018). Además del rendimiento, la calidad también determina la rentabilidad del cultivo además del rendimiento. El tamaño del tubérculo puede considerarse una variable de calidad por su influencia en el precio de venta; Para mercado fresco de papa diploide por lo general los tubérculos grandes presentan mayor precio (Categorías cero y primera), mientras que para procesamiento (precocida congelada o encurtida) puede resultar deseable tubérculos más pequeños (2.5 a 4 cm) y uniformes, debido a exigencias de los consumidores y en la estandarización de procesos industriales (Herrera y Rodríguez, 2011; Rivera *et al.*, 2011).

Debido a que la papa diploide procesada, presenta un nicho de mercado más rentable que su mercado en fresco tradicional (Rivera *et al.*, 2011) resulta importante el estudio de variables de calidad para procesamiento. Una de ellas es la biomasa en tubérculo, la cual se evalúa de forma directa o indirecta a partir de la gravedad específica (GE) debido a una alta correlación entre estas (Haynes, 2001; Manrique y Núñez, 2014; Rodríguez y Herrera, 2011; Rivera *et al.*, 2011). Para la industria de frito, es deseable altos valores de GE que indican mayores sólidos en tubérculo y estos a su vez; mayores rendimientos en peso de papa procesada, menor gasto de aceite en la fritura y mayor calidad por hojuelas más rígidas, crujientes, harinosas (Haynes, 2001; Manrique y Núñez, 2014). Otra variable de calidad, es el pardeamiento de los chips, respuesta de fritura indeseable en la industria que se relaciona con altos contenidos alto de azúcares reductores en el tubérculo, causando oscurecimiento, amargor en la papa (Rodríguez y Herrera, 2011; Rivera *et al.*, 2011; Navarre y Pavek, 2014) y formación de compuestos como la acrilamida considerada nociva para la salud humana (Herrera y Rodríguez, 2011; Singh y Kaur, 2016).

Teniendo en cuenta la variabilidad en ambientes donde se cultiva la papa diploide en el país y la diversidad de cultivares registrados en Colombia, se buscó caracterizar y comparar la respuesta en rendimiento y algunas variables de calidad en cultivares mejorados de papa diploide en ambientes contrastantes en altitud.

3.2. Materiales y métodos

3.2.1. Material vegetal y establecimiento del experimento

Se evaluaron cinco cultivares comerciales de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) registrados por el programa de mejoramiento genético de la UNC (Tab. 8; Tab. S1).

Tabla 8. Cultivares seleccionados para evaluación en este ensayo.

Cultivar	Adaptación en altitud (msnm)	Departamento de liberación	Año de liberación
Criolla Dorada*	2500 – 3200	Nariño	2015
Criolla Ocarina*	2500 – 3200	Nariño	2015
Paola*	2400 – 2800	Antioquia	2015
Violeta*	2400 - 2800	Antioquia	2015
Criolla Colombia**	2400 - 3200	Antioquia, Cundinamarca, Boyacá y Nariño	2005

* Reporte de registro de cultivar (GIP, 2020), ** (Nústez, 2011)

Durante el periodo de marzo a agosto de 2018, se establecieron simultáneamente tres parcelas experimentales en localidades de la provincia Sumapaz de Cundinamarca, contrastantes en altitud y cercanas geográficamente entre sí (Tab. 9; Fig. S1). La localidad alta correspondió a una zona intervenida tradicional en la siembra de papa para semilla, mientras la media y baja a zonas de producción de papa diploide para consumo fresco. El procesamiento de muestras posterior a la colecta en campo, se realizó en la Facultad de Ciencias Agrarias de la UNC, sede Bogotá.

Tabla 9. Descripción de la ubicación de las localidades en evaluación.

Localidad	Altitud (msnm)	Municipio	Vereda	Latitud	Longitud
Alta	3200	Sibaté	Romeral	4°25'33.43"N	74°15'31.56"O
Media	2700	Sibaté	San Rafael	4°28'27.77"N	74°17'01.95"O
Baja	2320	Granada	Granada	4°30'02.88"N	74°22'23.74"O

El diseño experimental empleado fue un bifactorial completo en bloques generalizados. El primer factor, fueron los cultivares (C) con cinco niveles y el segundo la localidad (L) con tres. El factor de bloqueo (B), correspondió a la ubicación en la pendiente de la parcela. En cada localidad se establecieron tres parcelas de 90m² por cultivar. Se emplearon tubérculos semilla en estado de brotación múltiple (más de dos brotes), de tamaño homogéneo (20-25 g) y un tubérculo por sitio de siembra. Se empleó una densidad de siembra de 33333 sitios de siembra por hectárea (0.3 entre plantas y 1.0 m entre surcos). Un mes antes previo a siembra se mecanizó el terreno, e incorporó cal dolomita a razón de 1 t ha⁻¹. La fertilización se realizó a la siembra, empleando 20 g del fertilizante granulado 15-15-15 en corona a cada sitio de siembra, cantidad suficiente para suplir los requerimientos de N, P y K de los cultivares evaluados (resultados de investigación sin publicar del grupo de investigación de papa de la

UNC). Los suelos de los diferentes experimentos tenían características químicas adecuadas para el cultivo. Los análisis de suelo se presentan en la tabla suplementaria 2.

3.2.2. Variables evaluadas.

3.2.2.1. Componentes de rendimiento

El rendimiento total (RT) se estimó cosechando todas las plantas de cada una de las parcelas por cultivar y localidad. La cosecha total de tubérculo se clasificó en tres categorías por tamaño: primera (>4 cm de diámetro), segunda (2-4 cm de diámetro) y tercera (<2 cm de diámetro), y el peso de cada categoría se dividió entre el peso total para estimar el porcentaje por categoría (PC). El número de tubérculos por planta se determinó contando los tubérculos de 5 sitios de siembra por parcela (NTP), sin tomar las plantas de los extremos o los bordes de los surcos para evitar error por borde.

3.2.2.1. Calidad poscosecha

La gravedad específica (GE), se estimó para cada cultivar en cada parcela empleando una muestra de aproximadamente 500 g de tubérculos sanos de categoría primera. Las muestras se llevaron a laboratorio luego de la cosecha y previo a su evaluación (una semana luego de la cosecha) los tubérculos fueron lavados y secados al aire. Para determinar la gravedad específica se utilizó la metodología de peso en aire y peso en agua descrita por el CIP (2010). La fórmula de estimación se presenta a continuación [3.1].

$$[3.1] \quad GE = \frac{P.aire}{(P.aire - P.agua)}$$

Para la evaluación de respuesta de fritura (RF) se emplearon 6 tubérculos de categoría primera (> 4cm diámetro). En cada tubérculo se realizó cortes transversales al eje ápice-talón para obtener hojuelas (1 mm espesor), de las cuales se tomaron 4 a 6 hojuelas enteras de la parte central de cada tubérculo, se lavaron con agua limpia, luego se dejaron secar por cinco minutos sobre papel absorbente. Las hojuelas de cada repetición se sometieron a fritura en aceite a 180°C y se retiraron cuando el aceite dejó de producir burbujas, después se secaron sobre papel absorbente y se fotografiaron. La evaluación de respuesta de fritura en las fotografías (Fig. S13, S14 y S15) se realizó por dos de los autores de la investigación, empleando la escala de grado de pardeamiento de hojuelas (CIP, 2010). La evaluación de pigmentación en carne se realizó para el cultivar Violeta de forma apreciativa (Fig. S16), empleando hojuelas con las mismas características de las usadas en RF.

3.2.6. Análisis estadístico

Los datos fueron analizados con el paquete estadístico R (versión 3.5.1.). Se realizó evaluación de correlación de Spearman para las variables evaluadas empleando la librería “corrplot” (Wei *et al.* 2017). Teniendo en cuenta la baja correlación entre variables (Fig. S12), se empleó estadística univariada. Las variables homocedásticas y normales, se compararon a partir de análisis de varianza (ANOVA) y la prueba de comparación de medias de Tukey ($p \leq 0.05$) para identificar diferencias en el efecto entre factores y la interacción. La variable RF por su carácter ordinal, no cumplió con el supuesto de normalidad, razón por la cual se empleó la prueba de Kruskal Wallis (McGrum-Gardner, 2008) y comparaciones pos-hoc usando el criterio de diferencia menos significativa de Fischer y el método de ajuste de Bonferroni de la librería “agricolae” (De Mendiburu, 2020). Por el carácter composicional de la variable porcentaje por categoría, su análisis se realizó de forma descriptiva. Con el fin de identificar combinaciones cultivar-localidad con características similares en sus componentes de rendimiento, se utilizaron todas las variables y se realizó un de agrupamiento jerárquico, empleando la distancia euclideana, y el método de Ward de la librería “factoextra” (Kassambara, 2020).

3.3. Resultados

Se presentaron diferencias significativas para todas las variables en el factor localidad. Para el factor cultivar se presentaron diferencias significativas en las variables rendimiento total, número de tubérculos por planta y gravedad específica, mientras que en la variable de respuesta de fritura no se presentaron diferencias. En todas las variables presentaron efectos significativos para la interacción cultivar por localidad (Tab. 10).

Tabla 10. Resultados de significancia para los análisis de varianza (ANOVA) y del test de Kruskal Wallis en las variables evaluadas.

FV	RT	NTP	GE	RF
B	ns	ns	ns	ns
L	***	***	**	***
C	*	***	***	ns
LxC	*	***	*	*
CV %	30.3	34.4	11.1	46.2

Anova: rendimiento total (RT), número de tubérculos (NTP), gravedad específica (GE). Test de Kruskal Wallis: respuesta de fritura (RF). FV: Fuente de variación; B: Bloque; L: Localidad; C: Cultivar; LxC: Interacción localidad por cultivar; CV%: Coeficiente de variación en porcentaje. *** $p \leq 0.01\%$; ** 1.0%; * 5.0%; ns: no significativa

La variable rendimiento total presentó diferencias para el factor localidad; siendo mayor en la localidad alta (31.3 t ha^{-1}), seguido media (22.9 t ha^{-1}) y finalmente baja (17.9 t ha^{-1}) (Fig. 12a). Para el factor cultivar, el promedio del rendimiento total considerando todas las localidades osciló en un rango entre 22.9 y 21.4 t ha^{-1} , y la significancia observada se explica por la diferencia significativa entre Paola y Criolla Dorada, siendo superior la primera (Fig. 12b). La interacción cultivar por localidad mostró que, a excepción de Criolla Dorada, los demás cultivares presentaron aumento en el rendimiento promedio por la altitud, con diferencias significativas entre la localidad alta y la baja. Situación diferente se observó en Criolla Dorada, donde se el rendimiento total fue similar entre localidades (Fig. 12c).

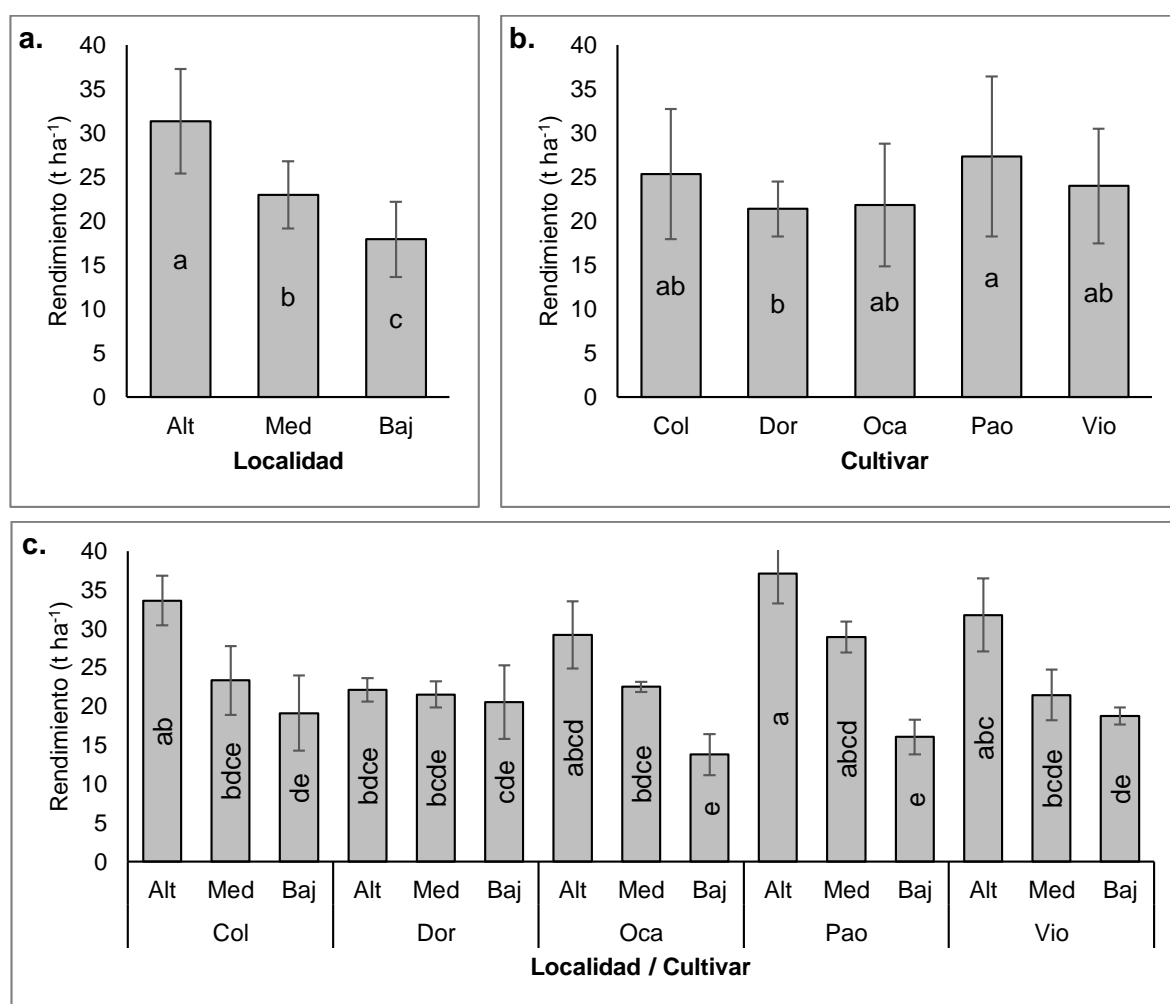


Figura 12. Rendimiento total (t ha^{-1}) de plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) a. efecto de la localidad (L), b. efecto del cultivar (C) y c. interacción localidad por cultivar (LxC). Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Col: Criolla Colombiana; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta. Las barras verticales representan desviación estándar ($n=45$). Letras diferentes, denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey.

Como el porcentaje en categoría primera y segunda son los de mayor valor comercial, se realizó análisis enfocado en ellos. Para el factor localidad; se encontró que fue mayor el porcentaje en categoría primera ° con la altitud (Alta: 78.4%; Media: 67.7%; Baja: 52.9%) mientras para el porcentaje de categoría segunda fue al contrario y disminuyó con la altitud (Alta: 18.0%; Media: 24.9%; Baja: 36.3%) (Fig. 13a). El factor cultivar presentó valores similares para porcentaje de categoría primera y segunda, en Criolla Colombia, Paola y Violeta (en promedio PC1°: 66.1%; PC2°: 26.1%). Criolla Dorada presentó el mayor porcentaje en categoría primera (69.8%) e inferior en porcentaje de categoría segunda (22.8%) mientras Criolla Ocarina presentó menor porcentaje en categoría primera (60.1%) y el más alto en porcentaje en categoría segunda (32.4%) (Fig. 13b). La interacción localidad por cultivar, mostró que el porcentaje por categorías varió en función de la altitud para todos los cultivares favoreciéndose el porcentaje en categoría primera y disminuyéndose el porcentaje en categoría segunda con la altitud (Fig. 13c).

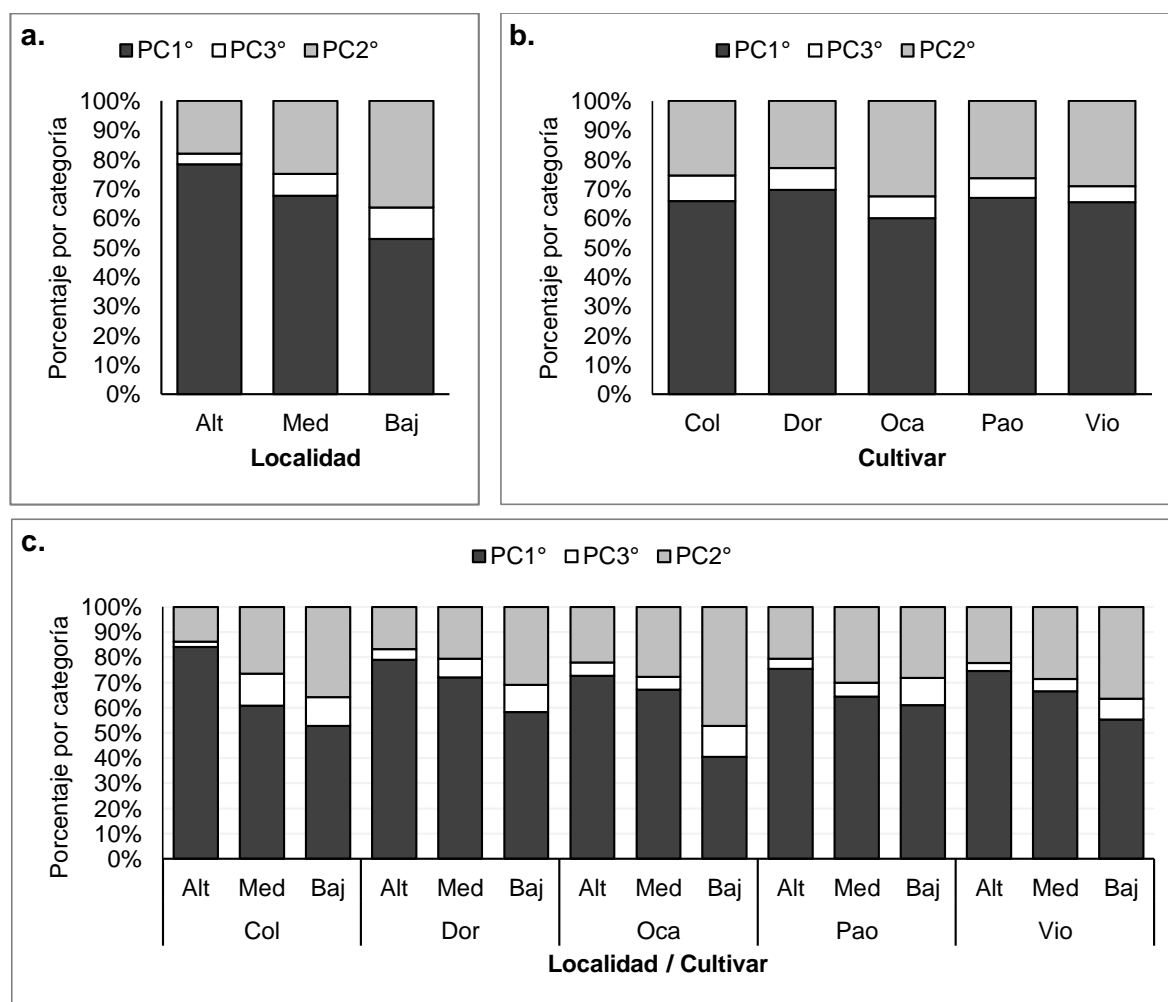


Figura 13. Distribución por categoría (%) del rendimiento de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). a. efecto de la localidad (L), b. efecto del cultivar (C) y c. interacción localidad por cultivar (LxC). Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao:

Paola; Vio: Violeta. PC1°: Porcentaje categoría 1°; PC2°: Porcentaje categoría 2°; PC3°: Porcentaje categoría 3°. (n=45).

El número de tubérculos por planta presentó diferencias para el factor L, siendo mayor en la localidad alta (33 tubérculos) respecto a las de la localidad media y baja (26) que no se diferenciaron entre sí (Fig. 14a). En el factor cultivar también se presentaron diferencias, Violeta fue el que presentó el menor número de tubérculos por planta (21), inferior estadísticamente a los demás cultivares, los cuales no se diferenciaron entre sí (en promedio 30) (Fig. 14b). La interacción localidad por cultivar mostró que solamente Criolla Ocarina presentó diferencias en el número de tubérculos por planta, siendo mayor en la localidad alta (41), seguido por la media (29) y baja (21) respectivamente, estas últimas sin diferencias entre si e inferiores significativamente a la respuesta observada en la localidad alta. En los restantes cultivares el número de tubérculos por planta no presentó diferencias significativas, aunque para Criolla Dorada, Paola y Violeta se observa una tendencia de aumento en el número de tubérculos por planta en función de la altitud (Fig. 14c).

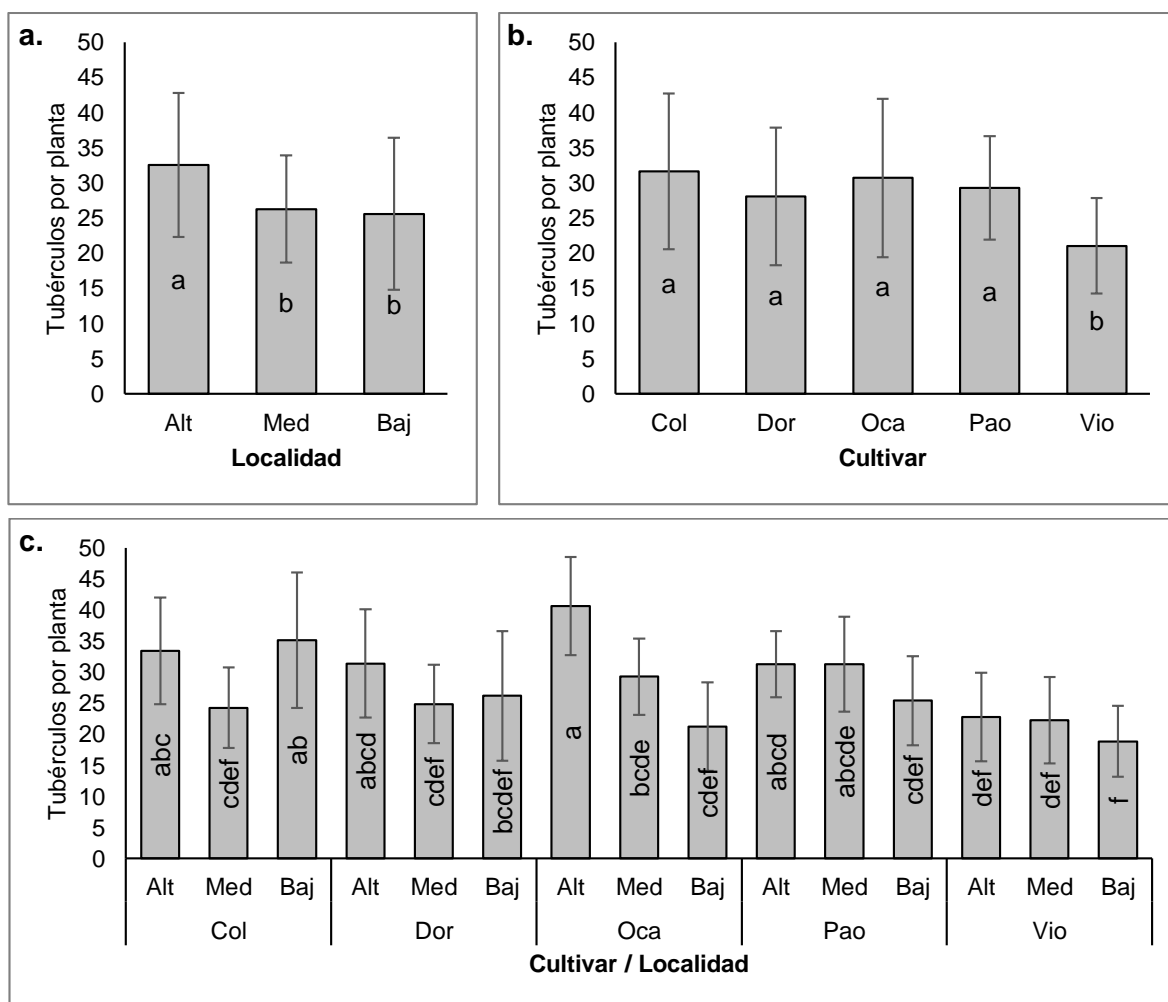


Figura 14. Número de tubérculos cosechados por sitio de siembra en cinco cultivares diploides (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). a. efecto de la localidad (L), b. efecto del cultivar (C) y c. la interacción localidad por cultivar (LxC). Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta. Las barras verticales representan desviación estándar. (n=45). Letras diferentes, denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey.

La gravedad específica presentó diferencias para el factor localidad; siendo mayor la localidad alta (1.091) respecto a las de la localidad media (1.089) y baja (1.083), siendo el valor de la localidad alta significativamente mayor al de la baja (Fig. 15a). Para el factor C, Paola, Criolla Ocarina y Criolla Dorada presentaron los mayores valores de GE (en promedio 1.092), superiores a Violeta (1.084) y Colombia (1.074), siendo estas últimas diferentes entre sí (Fig. 15b). La interacción cultivar por localidad, mostró que la altitud afecta de manera significativa la gravedad específica únicamente en el cultivar Criolla Dorada, que presentó mayor valor en la localidad alta (1.103), seguido por la media (1.092) y baja (1.081) respectivamente, con diferencias significativas entre localidades alta y baja. Los demás cultivares no presentaron diferencias entre localidades (Fig. 15c).

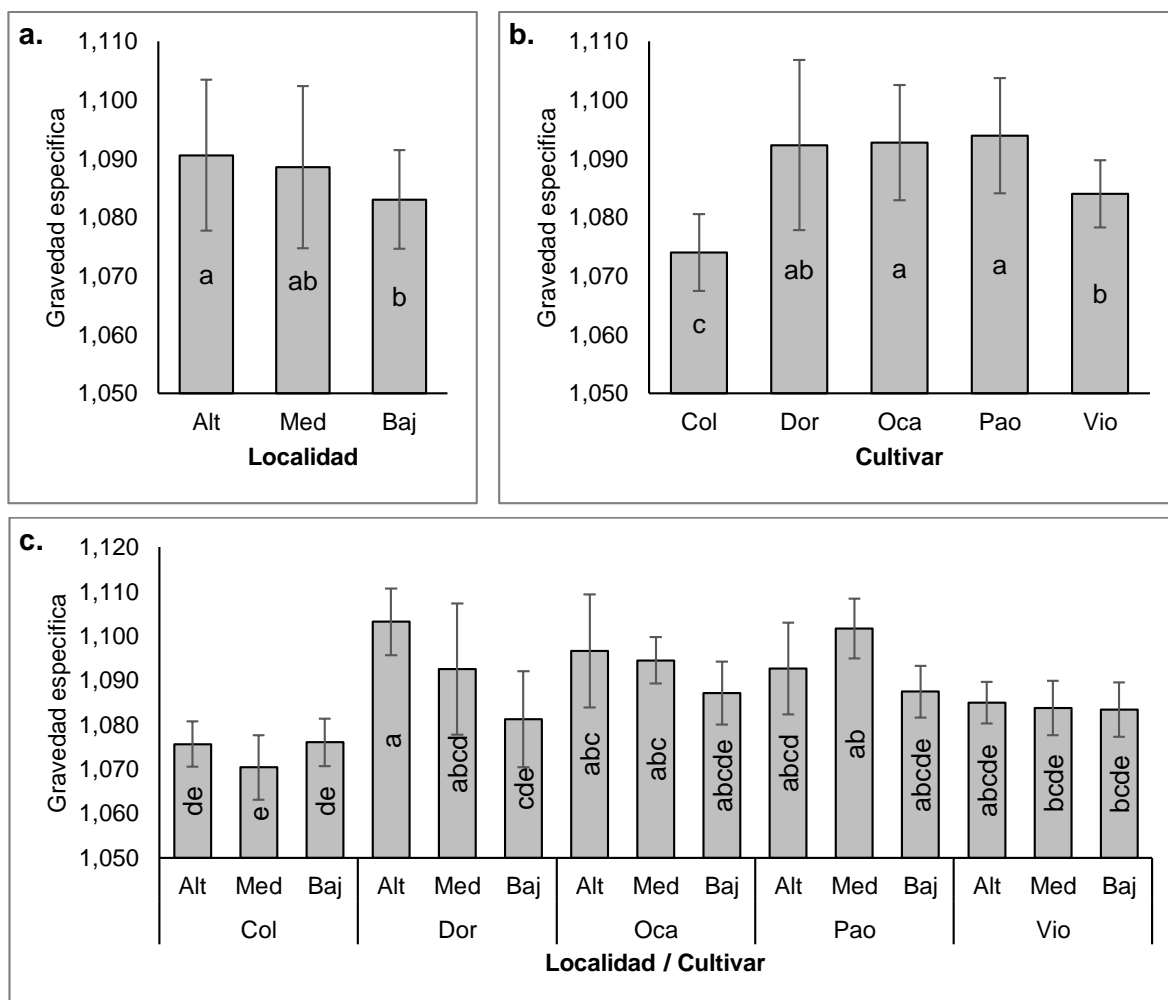
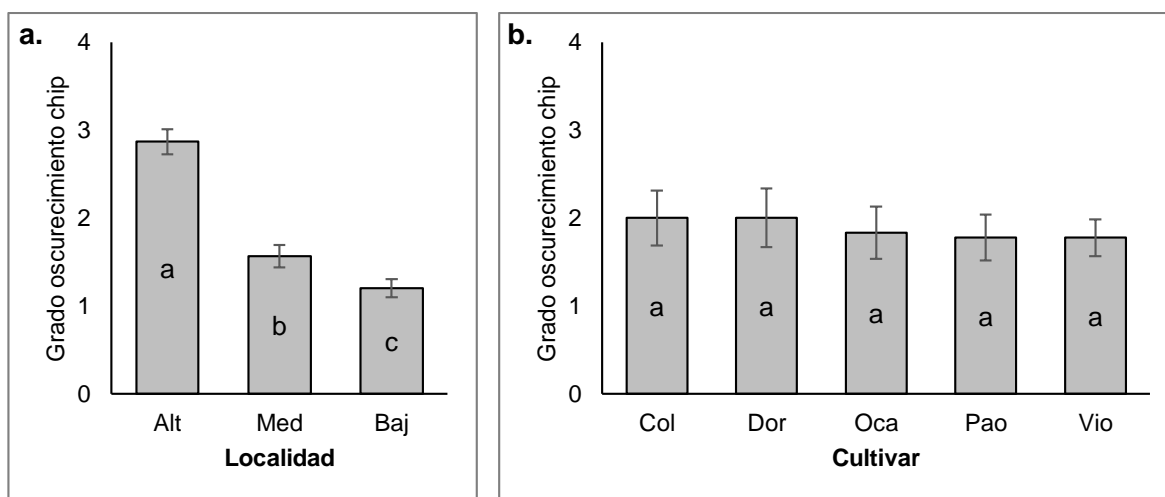


Figura 15. Gravedad específica en tubérculos de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). a. efecto de la localidad (L), b. efecto del cultivar (C) y c. la interacción localidad por cultivar (LxC). Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta. Las barras verticales representan desviación estándar. (n=90). Letras diferentes, denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey.

La respuesta en fritura presentó se modificó por el factor localidad; con mayor pardeamiento en la localidad alta (2.9), seguido por la localidad media y por último en la localidad baja (En promedio 1.4), siendo las dos últimas similares entre sí y significativamente menores a la localidad alta (Fig. 16a). El factor cultivar no presentó diferencias (Fig. 16b). La interacción cultivar por localidad mostró que; todos los cultivares a excepción de Violeta presentaron una respuesta similar, siendo mayor el pardeamiento de la hojuela para la localidad alta (En promedio 2.7) respecto a las localidades media y baja que fueron similares en estos cuatro cultivares (En promedio 1.4). Violeta evidenció un comportamiento distinto, con un menor pardeamiento en la localidad baja (1.0) significativamente menor a las localidades alta y media (2.2), las cuales fueron similares entre sí (Fig. 16c). La variabilidad en la respuesta de pardeamiento observada para Violeta, respecto a los demás cultivares puede explicarse por el aumento en pigmentación de la carne del tubérculo que presentó violeta a mayor altitud (Fig. S16), que pudo afectar el criterio de evaluación.



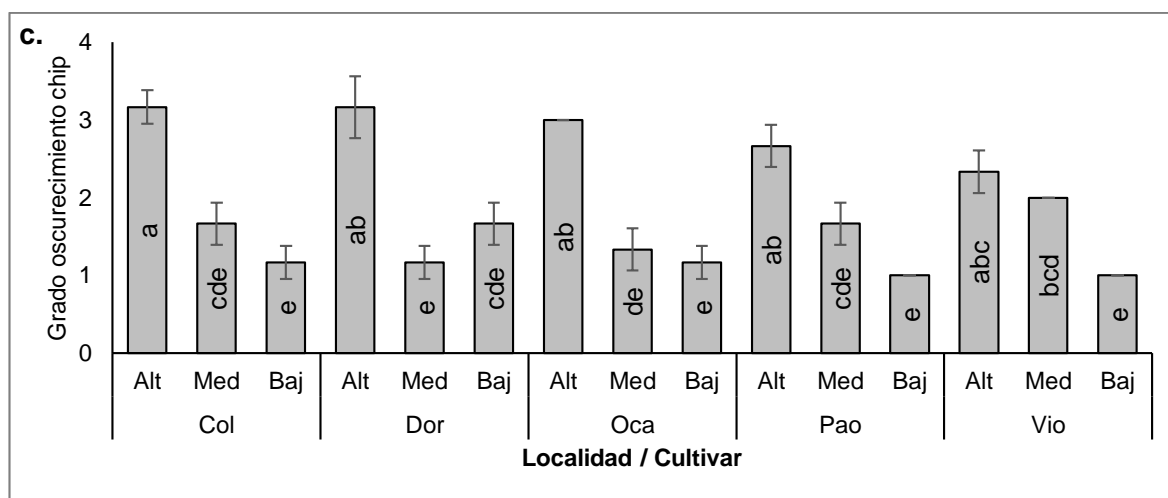


Figura 16. Respuesta a fritura en términos de grado de oscurecimiento de chips en papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). a. efecto de la localidad (L), b. efecto del cultivar (C) y c. la interacción localidad por cultivar (LxC). Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta. Las barras verticales representan desviación estándar. (n=90). Letras diferentes, denotan diferencias significativas ($p \leq 0.05$) usando el criterio de diferencia menos significativa de Fischer y el método de ajuste de Bonferroni.

A partir del dendograma obtenido (Fig. 17), fue posible agrupar combinaciones de cultivar-localidad, con características similares en componentes de rendimiento. Teniendo en cuenta la distribución del dendograma, se seleccionaron cuatro grupos; Un primer grupo (color verde) agrupa el cultivar Paola de la localidad media y todos los cultivares de la localidad alta, este grupo se caracterizó por mayor rendimiento total y porcentaje en tubérculos grandes (Categoría 1). El segundo grupo (Color rojo) agrupa combinaciones con un desempeño promedio, razón por la cual se encuentra allí el promedio general para todas las combinaciones cultivar-localidad (TOTAL). En este grupo, se destaca la presencia del cultivar Criolla Dorada de la localidad baja, el cual por su mayor estabilidad entre localidades se agrupa con los demás cultivares de la localidad media. A pesar que el cultivar Criolla Colombia de la localidad baja (color morado) puede agruparse dentro del segundo grupo, se destaca que de este grupo fue el de menor desempeño y por tanto se presentó aparte. Finalmente, el tercer grupo (color naranja) agrupó los cultivares con menor desempeño en sus componentes de rendimiento, y permite evidenciar los cultivares que tuvieron mayor afectación por la menor altitud, de los cuales se destaca Criolla Ocarina como el más afectado.

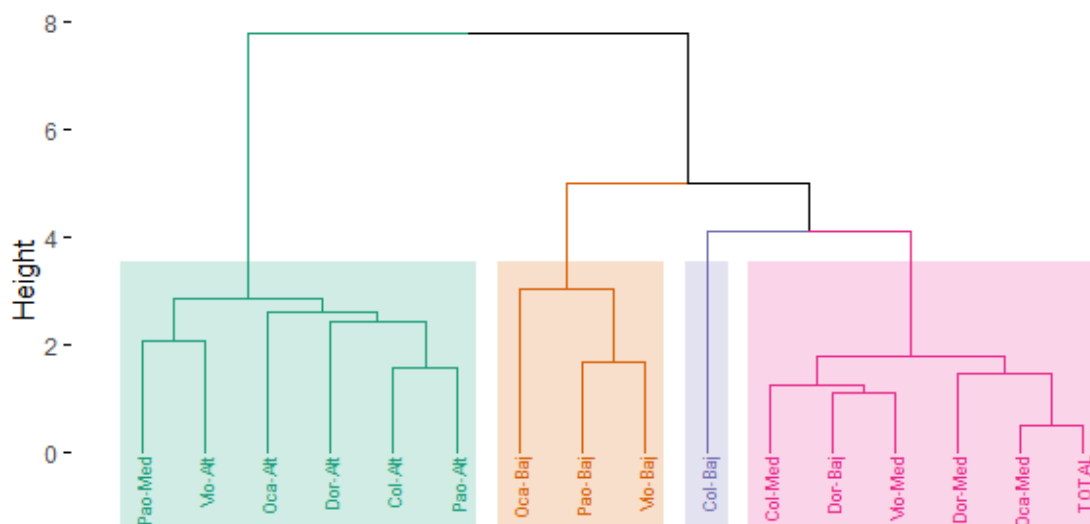


Figura 17. Agrupamiento jerárquico de las combinaciones cultivar-localidad a partir de los componentes de rendimiento evaluados para cinco cultivares de papa diploide en tres ambientes de evaluación. Col: Criolla Colombia; Dor: Criolla Dorada; Oca: Criolla Ocarina; Pao: Paola; Vio: Violeta; Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj Localidad baja; TOTAL: promedio de todas las combinaciones cultivar-localidad.

3.4. Discusión

En Colombia, la papa diploide del Grupo Phureja es cultivada en un rango altitudinal amplio (Ochoa, 1990), no obstante, estudios de la respuesta de cultivares de papa del Grupo Phureja por lo general se establecen en altitudes óptimas sin contemplar en forma simultánea altitudes contrastantes. El rendimiento en papa depende fundamentalmente del proceso de tuberización, proceso regulado por la interacción de factores ambientales, genéticos, bioquímicos e involucra procesos fisiológicos como el desarrollo de meristemas, la partición de carbono y la transducción de señales (Ewing y Struik, 1992). Gregory (1965) estableció que la tuberización puede dividirse en etapas. La inducción, la cual requiere del estímulo de condiciones inductoras, como días cortos y baja temperatura que inducen la síntesis de un señalizador denominado “tuberígeno”, el cual se trasloca a los estolones e induce la tuberización (Hannapel, 2007; Aksenova *et al.*, 2012; Navarre y Pavek, 2014; Singh y Kaur, 2016). Este estímulo desencadena una respuesta hormonal endógena que no es del todo clara (Navarre y Pavek, 2014; Aksenova *et al.*, 2012). Esto induce el fin del crecimiento del estolón y permite la etapa de iniciación de la tuberización, proceso caracterizado por un hinchamiento de extremo del estolón. Posteriormente se continúa con la etapa de crecimiento (llenado) del tubérculo, caracterizada por una rápida división celular y finalmente se concluye con la maduración del tubérculo.

La temperatura ambiental (Baja: 10.1; Media: 12.2; Alta: 15.5 °C) y la diferencia de temperatura diurna y nocturna (ΔT° Alta: 4.0°C; Media: 4.2°C; Baja: 2.2°C), fueron dos de las condiciones que se asocian a las respuestas observadas. Diferentes factores afectan la tuberización y se conocen como condiciones no inductoras; como el exceso de nitrógeno, días largos (>12 h), noches cálidas y mayor temperatura ambiental (Werner, 1934; Kraus, 1985; Aksenova *et al.*, 2014; Singh y Kaur, 2016), esta última, características observadas entre ambientes de esta investigación. Todas las condiciones no inductoras descritas anteriormente, favorecen los contenidos endógenos de GA, que se consideran como las fitohormonas más importantes en la regulación de la tuberización y por tanto las más estudiadas. Las GA regulan todo el proceso de tuberización pues favorecen el crecimiento de los estolones e inhiben la inducción, el inicio y el llenado de tubérculo (Jackson y Prat, 1996; Xu *et al.*, 1998; Hannapel, 2007; Aksenova *et al.*, 2012). Lo anterior puede explicar el mayor rendimiento obtenido en los cultivares diploides en función de la altitud.

La temperatura ambiental, afecta procesos metabólicos fundamentales, menor temperatura ambiental favorece el rendimiento al favorecerse la fotosíntesis neta (Li, 1985) debido en parte a menor tasa respiratoria, disminuyendo el gasto en mantenimiento y favoreciendo el crecimiento de la planta y el llenado de tubérculos (Driver y Hawkes, 1943; Haverkort y McKerron, 1994; Pérez-Rodríguez, 2011; Fischer y Orduz, 2012; Barman, 2019) y coincide con lo observado en esta investigación, donde la mayoría de cultivares aumentaron su rendimiento total en función de la altitud. De otra parte, se ha reportado que la temperatura ambiental se relaciona con la velocidad y capacidad de translocación de asimilados de la parte aérea a tubérculos en papa (Gawronska y Dwelle, 1989), en parte por aumento en la fuerza del vertedero en ambientes con mayor altitud (Santos, 2010; Cai *et al.*, 2012) y para la presente investigación, explica las diferencias en porcentaje por categorías, que resulta mayor en categorías primera a mayor altitud y menor en categoría tercera.

Todos los componentes de rendimiento presentan una relación debido a que dependen del proceso de tuberización. El incremento observado de rendimiento total se relaciona con el de porcentaje en categoría primera para todos los cultivares. Una mayor proporción de porcentaje en categoría primera puede relacionarse con; aumento en la fuerza del vertedero donde juegan un papel importante las citoquininas (Aksenova *et al.*, 2012) y segundo una inducción temprana de la tuberización que favorece el llenado de tubérculos de mayor edad fisiológica, aunque esta jerarquía no siempre se cumple (Struik, 2007b). El número de tubérculos por planta, aumentó significativamente en función de la altitud para Criolla Ocarina, respuesta que puede asociarse a una inducción e inicio de tuberización temprana dada por la altitud que incrementa los CDC y permite mayor tiempo para la diferenciación de estolones, así como por

un menor porcentaje de estolones reabsorbidos (Helder *et al.*, 1993). Los incrementos en el número de tubérculos por planta generan competencia entre ellos, que resulta en tubérculos más homogéneos en tamaño (Struik, 2007b) y corresponde a lo observado para Criolla Ocarina. Los cultivares Criolla Dorada, Paola y Violeta también aumentaron el número de tubérculos por planta en función de la altitud, aunque sin diferencias significativas.

Tomando como referencia rendimiento total, el componente ambiental (Factor L) generó mayor variabilidad en la respuesta (CV: 23.0%) que los cultivares (Factor C) (CV: 9.0%), demostrando la alta influencia que tiene el ambiente en el desarrollo de papa diploide. Sin embargo, el componente genético reviste importancia pues usualmente variaciones en rendimiento entre cultivares de la *subsp* andígena (Reategui *et al.*, 2019) y del Grupo Phureja resulta alta, particularmente entre cultivares nativos (Rojas y Seminario, 2014). En Colombia, investigaciones realizadas por Escallón *et al.* (2005) reportaron un rendimiento total entre 2.6 y 21.6 t ha⁻¹ al comparar cultivares nativos, Rodríguez *et al.* (2009) de 11.6 a 22.8 en clones en proceso de mejoramiento, Santos (2010) reporta RT entre 26.5 a 49.6 t ha⁻¹ entre cultivares mejorados comerciales. Esta alta variabilidad, también se ha reportado en cultivares nativos (Grupo Phureja) del Perú, por Rojas y Seminario, (2014) entre 5.0 a 11.5 t ha⁻¹, Seminario *et al.* (2017) entre 6.3 a 27.4 t ha⁻¹ y por Seminario-Cunyá *et al.* (2018) entre 7.3 a 27.8 t ha⁻¹. En la presente investigación, la variación del rendimiento total entre cultivares resultó baja y puede explicarse por el carácter de cultivares mejorados, ya que este es un factor importante de selección (Haynes, 2001).

Criolla Colombia, se encuentra ampliamente distribuido en las regiones productoras del país (Ñústez, 2018) y reporta el mayor rango de adaptación en altitud (2400 a 3200 msnm) (Ñústez, 2011), de los cultivares evaluados (Tab. S1). Para Criolla Colombia se ha reportado rendimiento comercial (Categorías 1° y 2°) entre 15 y 25 t ha⁻¹ (Ñústez, 2011) y rendimiento total entre 24.5 a 30.5 t ha⁻¹ (Santos, 2010), lo cual coincide con lo encontrado en la presente investigación para el cultivar (25.3 t ha⁻¹). Criolla Dorada, tiene reportes de rendimientos de 37.1 t ha⁻¹ (GIP, 2020) lo cual es superior a lo observado en esta investigación. Sin embargo, Criolla Dorada, fue el cultivar que demostró mayor estabilidad en su respuesta en componentes de rendimiento por la altitud, así como el menor número de tubérculos por planta y porcentaje de categoría primera de los cultivares de morfotipo “papa criolla” evaluados. Esta característica indica que Criolla Dorada es un cultivar eficiente en la producción de tubérculos grandes. Criolla Ocarina, tiene reportes en rendimiento de 32.8 t ha⁻¹ (GIP, 2020), que resultan superior a los observados en esta investigación. No obstante, se encontró que es un cultivar que favorece su rendimiento total a mayor altitud y que se ve limitado en su rendimiento a menor altitud, pues para la localidad baja presentó el menor rendimiento total en todas las

combinaciones cultivar-localidad evaluadas. Su menor número de tubérculos por planta y mayor porcentaje en categoría segunda destaca su potencial como cultivar de uso industrial, donde resulta deseable esta homogeneidad de tamaño (Herrera y Rodríguez, 2011; Rivera *et al.*, 2011).

Dentro de los cultivares no convencionales evaluados, Paola es un cultivar con rendimientos reportados de 24.7 t ha⁻¹ para el departamento de Antioquia (GIP, 2020), lo cual resultó similar a lo encontrado en la presente investigación. Paola se caracterizó, por un bajo número de tubérculos por planta para la localidad baja y un porcentaje en categoría primera en todas las localidades, evidenciando su potencial en la producción de tubérculos de mayor tamaño. Por último, Violeta presenta reportes de rendimiento de 8.8 t ha⁻¹ para el departamento de Antioquia (GIP, 2020), valor que resulta considerablemente inferior a lo encontrado en la presente investigación. Violeta fue el cultivar que se caracterizó por presentar el menor número de tubérculos por planta y al igual que Paola, mayor proporción de categoría primera, sugiriendo que son cultivares que tienden a producir tubérculos de mayor tamaño, que puede asociarse a su mayor CDC. Paola, Violeta y Criolla Ocarina, fueron los cultivares con mayor variabilidad en su respuesta por la altitud, siendo afectados sus componentes de rendimientos a la menor altitud.

Las variables gravedad específica y respuesta de fritura, presentaron efecto por la interacción cultivar-localidad, similar a lo reportado por Rodríguez y Herrera (2011). La altitud favoreció ligeramente el promedio de gravedad específica, en algunos cultivares, evidenciando la sensibilidad de los cultivares para esta variable por la altitud. Dentro de los factores que afectan la biomasa en tubérculo se encuentran algunos asociados a la temperatura ambiental como; la duración de ciclo de cultivo (Van Heemst, 1986), la disminución de la respiración de mantenimiento por noches frescas que favorece el balance neto de carbono (Fischer y Orduz, 2012) y la fuerza del vertedero, así como aspectos relacionados con suelo como contenido nutricional o humedad del suelo (Candy, 1980; Rodríguez y Herrera, 2011). Estos últimos, no presentaron diferencias notables entre localidades para esta investigación (Tab. S2). Aunque todos los cultivares presentaron valores de gravedad específica adecuadas para su procesamiento industrial encurtido, precocida y congelada (Rivera *et al.*, 2011), Criolla Colombia presentó menor gravedad específica que los demás cultivares, que puede explicarse por un menor CDC, así como al proceso de mejoramiento de los demás cultivares. La respuesta de fritura presentó únicamente influencia por el factor L; la localidad alta generó pardeamiento que resultan inadecuados para el procesamiento en frito. Esta respuesta se relaciona con el contenido de azúcares reductores, los cuales provienen de la degradación del almidón y se emplean en procesos respiratorios, debido a que la respiración disminuye

con la temperatura en altitud se genera acumulación de azúcares (Rodríguez y Herrera, 2011; Singh y Kaur, 2016).

En procesos de fritura por incrementos en la temperatura del aceite, los azúcares reductores se unen a aminoácidos libres y otros compuestos dando un color oscuro al chip y un sabor indeseable, proceso conocido como reacción de Maillard (Shallenberger *et al.*, 1959; Rivera *et al.*, 2011; Navarre y Pavek, 2014; Singh y Kaur, 2016), ello es una información importante en el escenario en que se realicen cultivos de papa diploide con propósitos de fritura. El aumento en la pigmentación de tubérculo, identificado en el cultivar Violeta por efecto la altitud (Fig. S16), coincide con otros reportes en papas pimentadas en carne de la *subsp. Andigenum* (Ibáñez *et al.*, 2017) y *tuberosum* (Reyes *et al.*, 2004; Reddivari *et al.*, 2007) y puede relacionarse como incrementos en la síntesis de compuestos fenólicos como respuesta al aumento de la altitud y los niveles de UV-B (Ibáñez *et al.*, 2017). Violeta se caracteriza por ser un cultivar con alta presencia de antioxidantes, superior al de otros cultivares mejorados de papa diploide del Grupo Phureja (López, 2019). Estos antioxidantes corresponden principalmente a antocianinas y carotenoides, particularmente luteína. La presencia de compuestos antioxidantes y los incrementos por efecto de la altitud, resulta de importancia como variable de calidad en mercados diferenciados de papa y como insumo en la industria de alimentos con fines nutraceuticos (Reyes *et al.*, 2004; Singh y Kaur, 2016).

La presente investigación aporta en el conocimiento de la respuesta del Grupo Phureja a la altitud en la zona alto andina de Colombia, y la información por cultivar, permitirá aprovechar su potencial productivo por ambiente específico (Valbuena *et al.*, 2009; Santos, 2010).

3.5. Conclusiones

Los cultivares de papa diploide presentaron diferencias en rendimiento total para cuatro de los cinco cultivares evaluados y para todos se presentó mayor porcentaje en categoría primera con la altitud. La localidad baja resultó limitante principalmente para Criolla Ocarina, Paola y Violeta, mientras la alta y media favoreció el desarrollo de todos los cultivares. El número de tubérculos por planta fue una variable que presentó efecto por el gradiente altitudinal para Criolla Ocarina lo que puede indicar en este cultivar una sensibilidad mayor en procesos de inducción e iniciación precoz de tuberización y una proporción mayor que los demás cultivares de porcentaje de categoría segunda. Se observó, que la combinación entre el cultivar y localidad puede determinar su aptitud de uso. Todos los cultivares pueden ser comercializados en fresco, pero Criolla Dorada demuestra un potencial para su consumo

cuando se requieran tamaños grandes de tubérculo. Criolla Ocarina presenta un potencial para su consumo donde se requiera uniformidad en el tamaño de tubérculos. Paola presenta potencial para su uso en diferentes productos que puedan aprovechar su forma, particularmente en la elaboración de productos fritos como chips o bastones. Finalmente, Violeta presenta un potencial para ser empleado en cualquier tipo de procesamiento y en la diversificación de productos aprovechando su llamativo color de carne en tubérculo, el cual presentó variación en función de la altitud. La presente investigación genera información que permite un mejor conocimiento de los cultivares de papa diploide del país y permitirá fomentar su uso a partir de entendimiento de su desempeño por la interacción genotipo ambiente.

3.6. Referencias

- Aksenova, N. P., Konstantinova T., Golyanovskaya S. A., Sergeeva L. I., & Romanov G. A. (2012). Review: Hormonal regulation of tuber formation in potato plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(4), 451-466. Doi: 10.1134/S1021443712040024.
- Alzáte, D., Cerón, L., Espitia, M., & Coronel-Ortiz, B. (2017). Papa criolla Corpoica Sol Andina. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria, Corpoica. https://repository.agrosavia.co/bitstream/handle/20.500.12324/11542/81874_67452.pdf?sequence=1&isAllowed=y
- Azcon-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. McGrawHill.
- Cai, Q., Jiao, D., Tang, S., Dao, X., Lei, Y., & Cai, C. (2012). Leaf photosynthesis, growth, and seed chemicals of sachu inchi plants cultivated along an altitude gradient. *Crop Science*, 52(4), 1859-1867. Doi: 10.2135/cropsci2011.10.0571
- Centro Internacional de la Papa (CIP). (2010). *Procedimientos para pruebas de evaluación estándar de clones avanzados de papa, Guía para Cooperadores Internacionales (1^{era} ed.)*.
- Cerón-Lasso, M., Alzáte-Arbeláez, A., Rojano, B., & Núñez, E. (2018). Composición Físicoquímica y Propiedades Antioxidantes de Genotipos Nativos de Papa Criolla (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). *Información Tecnológica*, 29(3), 205-216. Doi: 10.4067/S0718-07642018000300205
- Cuéllar-Cepeda, F.A., Parra-Galindo, M.A., Urquijo, J., Restrepo-Sánchez, L.P., Mosquera-Vásquez, T., Narváez-Cuenca, C.E. (2019). Influence of genotype, agro-climatic conditions, cooking method, and their interactions on individual carotenoids and hydroxycinnamic acids contents in tubers of diploid potatoes. *Food Chemistry*, (288), 127–138. Doi: 10.1016/j.foodchem.2019.03.015

- De Mendiburu (2017). *Agricolae: Statistical procedures for agricultural research*. R package version 1.3-3. <https://cran.r-project.org/web/packages/agricolae/agricolae.pdf>
- Escallón, R., Ramirez, M., & Núñez, C. (2005). Evaluación del potencial de rendimiento y de la resistencia a *Phytophthora infestans* (Mont. de Bary) en la colección de papas redondas amarillas de la especie *Solanum phureja* (Juz. et Buk.), *Agronomía Colombiana*, 23(1), 35-41.
- FAOSTAT (2020). Production and consumption world statistics (Year 2018). Food and Agriculture Organization of the United Nations. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QC>
- Gallón, M., Cortés, M., & Cotes, J. (2019). Evaluation and modeling of the properties and antioxidant characteristics of a new potato variety (Primavera) during storage at 4°C. *Revista Facultad Nacional Agronomía Medellín*, 72(2), 8873-8881. Doi: 10.15446/rfnam.v72n2.75155
- Gardner, F.P., Pearce, R.B., Mitchel, R.L. (1985). *Physiology of crop plants*. Iowa State University Press
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R.J. & Spooner D.M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs and nuclear SSRs. *Theor Appl Genet.*, 113, 1515–1527. Doi: 10.1007/s00122-006-0399-7
- Gregory, L.E. (1956). Some factors for tuberization in the potato plant. *American Journal of Botany*, 43, 281–288.
- Hannapel, D. (2007). Signalling the induction of tuber formation. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.), *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 237-251).
- Harris, P. (1978). *The potato crop: The scientific basis for improvement* (1st ed.). Chapman and Hall Ltd.
- Haynes, K. (2001). Variance components for yield and specific gravity in a diploid potato population after two cycles of recurrent selection. *American Journal of Potato Research.*, 78(1), 69–75. Doi:10.1007/bf02874827
- Helder, H., Miersch, O., Vreugdenhil, D., & Sembdner, G. (1993). Occurrence of hydroxylated jasmonic acid in leaflets of *Solanum tuberosum* plants grown under long and short day conditions. *Physiol. Plant.*, 88, 647–653.
- Huaman, Z., & Spooner, D.M. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum sect. Petota*). *American Journal of Botany*, 89(1), 947-965.
- Ibáñez, V.N., Berli, F.J., Masuelli, R.W., Bottini, R.A., & Marfil, C.F. (2017). Influence of altitude and enhanced ultraviolet-B radiation on tuber production, seed viability, leaf pigments and morphology in the wild potato species *Solanum kurtzianum* Bitter & Wittm collected

- from an elevational gradient. *Plant Science*, 261, 60-68. Doi: 10.1016/j.plantsci.2017.04.014
- Instituto colombiano de geología y minería (INGEOMINAS). (2004). Mapa de unidades de suelos de la Sabana de Bogotá, escala 1:200.000. <http://recordcenter.sgc.gov.co/B7/21003002502799/Mapa/pdf/2105027991300001.pdf>
- Jansen, M. (2017). Ultraviolet-B Radiation: Stressor and regulatory signal. En Shabala, S., (Ed.), *Plant Stress Physiology* (pp. 367-391). Oxfordshire, Londres: CAB International.
- Jaramillo-Robledo, A. (2005). Clima andino y café en Colombia (1^{era} ed.). Cenicafe.
- Jing, L., & Jichao Y. (2012). Research progress in effects of different altitude on rice yield and quality in China. *Greener Journal of Agricultural Sciences*, 2(7), 340-344.
- Kassambara, A. (2020). Factoextra: Extract and visualize the results of multivariate data analyses. R package versión 1.0.7. <https://cran.r-project.org/web/packages/factoextra/factoextra.pdf>
- Krauss, A. (1985). Interaction of nutrients and tuberization. In: Li, P.H. (ed.) *Potato Physiology*. (1st ed., pp. 209–230).
- Li, H. (1985). *Environmental effects of growth and development of potato plants*. *Potato Physiology*. Academic press Inc.
- López, M. (2019). Compuestos fenólicos, carotenoides y actividad antioxidante en papa diploide con fertilización foliar de magnesio y manganeso (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Manrique, L.J., & Nústez C.E. (2014). Absorción de Aceite en Hojuelas de Papa de la Colección de *Solanum tuberosum* Grupo Phureja de la Universidad Nacional de Colombia. *Acta Horticulturae*. 1016, 95-102. Doi: 10.17660/ActaHortic.2014.1016.11.
- McGrum-Gardner, E. (2008). Which is the correct statistical test to use?, *British Association of Oral and Maxillofacial Surgeons*, 46(1), 38-41. Doi: 10.1016/j.bjoms.2007.09.002
- Navarre, R., & Pavek, M. (2014). The potato botany, production and uses. CABI.
- Narvárez-Cuenca, C., Peña, C., Restrepo-Sánchez, L., Kushalappa, A., & Mosquera, T. (2018). Macronutrient contents of potato genotype collections in the *Solanum tuberosum*, Group Phureja. *J. of Food Comp. and Analysis*, 66(1), 179-184. Doi: 10.1016/j.jfca.2017.12.019
- Ñústez, C. (2011). Variedades colombianas de papa, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía.
- Ñústez, C. (2018). *Papas diploides: Un legado ancestral para la agricultura en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <http://www.papaunc.com/blog/papas-diploides-un-legado-ancestral-para-la-agricultura-en-colombia>
- Ochoa, C. M. (1990). *The Potatoes of South America: Bolivia*, Cambridge University Press.

- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.E., Mosquera, T., & Narváez Cuenca C. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* Group Phureja. *LWT-Food Science and Technology*, 62, 76–82
Doi: <https://doi.org/10.1016/j.lwt.2015.01.038>
- Reategui, K., Aguirre, N., Oliva, R., Aguirre, E. (2019). Fenología y rendimiento de cuatro variedades de papa en el Altiplano peruano. *Scientia Agropecuaria* 10(2): 265 – 274.
- Reddivari, L., Hale, A., & Miller, J. (2007). Genotype, location, and year influence antioxidant activity, carotenoid content, phenolic content, and composition in specialty potatoes. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 55(1), 8073–8079.
- Reyes, L., Miller, J., & Cisneros-Zevallos, L. (2004). Environmental conditions influence the content and yield of anthocyanins and total phenolics in purple- and red-flesh potatoes during tuber development. *American Journal of Botany Research*, 81(1), 187–193.
- Rivera, J., Herrera, A., & Rodríguez, L. (2011). Assessment of the processing profile of six “creole potato” genotypes (*Solanum tuberosum*, Phureja Group). *Agronomía Colombiana*, 29(1), 73-81.
- Rodríguez, L., Núñez, C., & Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa and Criolla Colombia, new cultivars of “diploid potato” for the province of Antioquia (Colombia), *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289-303.
- Rodriguez-Perez, L. (2010). Eco fisiología del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.), *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas.*, 4(1), 97-108.
- Rojas, L., & Seminario, J. (2014). Productividad de diez cultivares promisorios de papa chaucha (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) de la región Cajamarca, *Scientia Agropecuaria*, 5(1), 165-175
- Saldaña T., Patiño, J., Cotes, J. (2015). Biomass distribution and allocation in diploid potato varieties (*Solanum phureja* Juz. et Buk.), *Agronomía Colombiana*, 33(3), 322-329. Doi: 10.15446/agron.colomb.v33n3.50237
- Santos, M. (2010). Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia
- Seminario, J., Seminario, A., Domínguez, A., & Escalante, B. (2017). Rendimiento de cosecha de diecisiete cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) del grupo Phureja. *Scientia Agropecuaria*, 8(3), 181-191. Doi: 10.17268/sci.agropecu.2017.03.0
- Seminario-Cunya, J., Villanueva-Guevara, R., & Valdez-Yopla, M. (2018). Rendimiento de cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) amarillos precoces del grupo Phureja. *Agronomía Mesoamericana*, 29(3), 639-653. Doi:10.15517/ma.v29i3.32623

- Sikyolo, I., Sivirihauma, C., Ndungo, V., De Langhe, E., Ocimati, W., & Blomme, G. (2013). Growth and yield of plantain cultivars at four sites of differing altitude in North Kivu, Eastern Democratic Republic of Congo. En G. Blomme., Van Asten P., & Vanlauwe B. (Eds.), *Banana Systems in the Humid Highlands of Sub-Saharan Africa*. pp. 48-57. Oxfordshire, Inglaterra: CAB International.
- Singh, N., & Ahmed, Z. (2008). Effect of mulching on potato production in high altitude cold arid zone of Ladakh. *Potato Journal*, 35(3-4), 118-121.
- Singh, J., & Kaur, L. (2016). *Advances in potato chemistry and technology*. (2nd Ed.). Elsevier, Oxford.
- Tinjacá, S., & Rodríguez, L. (2015). *Catálogo de papas nativas de Nariño Colombia* (1^{era} ed.). Universidad Nacional de Colombia
- Unidad de Planeación Rural Agropecuaria (UPRA). (2016). *Cultivo Comercial de Papa - identificación de Zonas Aptas en Colombia, a escala 1:100.000*. <http://hdl.handle.net/11438/8630>
- Xu, X., Vreugdenhil, D., & Van Lammeren, A.A.M. (1998). Division and cell enlargement during potato tuber formation. *J. Exp. Bot.* 49:573–582.
- Valbuena, I. (2000). Aspectos ecofisiológicos básicos sobre el crecimiento y desarrollo del cultivo de la papa. In: Herrera, C., Fierro, L & Moreno, J., *Manejo integrado del cultivo de la papa: Manual técnico* (1st ed., pp. 39-50).
- Valbuena, R., Roveda, G., Bolaños, A., Zapata, J., Medina, C., Almanza, P., & Porras, P. (2009). Escalas fenológicas de las variedades de papa, parda pastusa, Diacol capiro y Criolla “yema de huevo” en las zonas productoras de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica). <http://hdl.handle.net/20.500.12324/12893>
- Van Heemst, H.D. (1986). The distribution of dry matter during growth of a potato crop. *Potato Research* 29(1), 55–66.
- Wei, T., Simko, V., Levi, M., Xie, Y., Jin, Y., & Zemla, J. (2017). *Corrplot: Visualization of a correlation matrix*. R package versión 0.84. <https://cran.r-project.org/web/packages/corrplot/corrplot.pdf>
- Werner H. O. (1934). The effect of a controlled nitrogen supply with different temperatures and photoperiods upon the development of the potato plant. *Research bulletin: Bulletin of the Agricultural Experiment Station of Nebraska* No. 75.
- Willey, N. (2016). *Environmental plant physiology* (1st ed.). Taylor & Francis Group.

4. Discusión general

La altitud es un factor importante para el establecimiento de un cultivo, debido a su relación con variables ambientales determinantes de la productividad (Fischer y Ordúz, 2012). En Colombia, la papa diploide del Grupo Phureja es cultivada en un rango altitudinal amplio (Ochoa, 1990), no obstante, estudios de la respuesta de cultivares de papa del Grupo Phureja por lo general se establecen en altitudes óptimas sin contemplar en forma simultánea altitudes contrastantes. Sin embargo, las respuestas en crecimiento, desarrollo y rendimiento bajo un gradiente altitudinal suelen resultar complejas de explicar, debido a que múltiples variables de tipo edafoclimático pueden interferir en la respuesta (Harris, 1978). Para la presente investigación, se buscó disminuir la mayor parte de variabilidad a partir de prácticas como; uso de semilla de un mismo origen, manejo agronómico similar, siembras simultáneas en el tiempo y cercanía geográfica entre localidades (<15 Km) (Fig. S1). Las localidades donde se establecieron las parcelas, presentaron suelos típicos en la producción de papa en Cundinamarca (Guerrero, 1998), específicamente unidades de andisoles e inceptisoles (INGEOMINAS, 2004) (Fig. S5), así como valores físico-químicos similares entre (Tab. S2).

Con el fin de identificar la oferta hídrica y de radiación de la zona, se tomaron como referencia datos históricos (IDEAM, 2020), de estaciones meteorológicas cercanas a las localidades (Fig. S1). El establecimiento simultáneo de las tres parcelas, durante la primera temporada de lluvias del año, permitió evitar la variabilidad anual la precipitación (Fig. S2) y garantizó un suministro hídrico (63 mm) que puede considerarse adecuado acorde al rango (50-60 mm por mes) descrito por Navarre y Pavek, (2014). Mientras la pendiente de los terrenos, evitó el riesgo de anegamiento. De acuerdo a los datos históricos, se observa que la radiación total en la zona de estudio, varía poco entre las estaciones meteorológicas de referencia (Fig. S2) y los meses de evaluación (CV: 12.6%, abril a agosto) (Fig. S4), no obstante, por las diferencias en altitud muy probablemente la composición de la radiación incidente pudo variar entre localidades, como por ejemplo la radiación UV (Azcon-Bieto y Talón, 2013; Ibáñez *et al.*, 2017; Jansen, 2017).

La temperatura ambiental y la humedad relativa presentaron diferencias en su dinámica promedio diaria entre localidades y muestran relación entre sí (Fig. S3). Aunque la temperatura ambiental promedio durante el ciclo de cultivo (CV Alta: 28.2%; Media: 22.1%; Baja: 11.3%) y la humedad relativa (CV Alta: 9.1%; Media: 10.6%; Baja: 11.4%) presentaron baja variación (Fig. S4). La temperatura ambiental media presentó importantes diferencias entre altitudes, donde; la localidad baja presentó mayor (15.5°C) que la media (13.2°C) y la alta (10.1°C) respectivamente. Tomando como referencia un promedio de temperatura óptimo

para papa de 15 a 25°C (Valbuena, 2000), es posible deducir que ninguna localidad de las evaluadas resultó excluyente por temperatura para la producción de papa (Tab. S5), no obstante, se debe tener en cuenta que el rango de temperatura óptimo puede variar entre especies, subespecies y cultivares (Wiley, 2016), así como para cada estadio fenológico en particular (Struik, 2007a), lo cual no se tiene con certeza definido para papa diploide del Grupo Phureja. La temperatura es importante, en crecimiento, desarrollo y rendimiento de la papa, pues influye en la dinámica hormonal (Aksenova *et al.*, 2012), en la velocidad de procesos metabólicos como la tasa de fotosíntesis y la respiratoria (Harris, 1978; Haverkort y McKerron, 1994; Li, 1985; Navarre y Pavék, 2014; Barman, 2019), en la capacidad de translocación de fotoasimilados y la fuerza del vertedero (Santos, 2010; Cai *et al.*, 2012).

Todas las variables evaluadas en esta investigación, presentaron efectos por el factor genético asociado al cultivar y por el ambiental a la altitud, predominando en todos casos el efecto ambiental (Fig. 18). En términos de desarrollo, se encontró que la altitud aumentó la duración del ciclo de cultivo (CDC) de todos los cultivares, con diferencias entre sí (Fig. 18); siendo Criolla Colombia el cultivar más precoz, seguido de Criolla Dorada y Criolla Ocarina, y los más tardíos Paola y Violeta. El requerimiento térmico, descrito como la cantidad de grados día acumulados (GDA) desde la emergencia del cultivo hasta el punto de madurez de tubérculo para cosecha, resultó similar para cada cultivar entre localidades, ello evidencia la eficacia del tiempo térmico para describir el tiempo fisiológico en papa diploide (Fig. 18; Fig. S11). Debido a que los cultivares presentaron diferencias en la duración del CDC en las diferentes altitudes, también se presentaron diferencias en la iniciación, fin y duración de algunos estadios fenológicos. Todos los cultivares presentaron los mismos estadios fenológicos principales e intermedios, aunque se encontraron diferencias respecto al desarrollo de cultivares tetraploides (Struik, 2007b), como; la ausencia de reposo, el crecimiento indeterminado a partir de tallos principales y laterales, y una senescencia parcial de órganos aéreos, por lo que se ajustó y se propusieron ajustes a la escala BBCH (Hack *et al.*, 1993).

En el segundo capítulo, se presentó un modelo que describe adecuadamente la acumulación de biomasa total (BTo) de todos los cultivares. Dicho modelo se empleó como base para la construcción de un índice de eficiencia térmica (En inglés "Heat use efficiency") (Ahmad *et al.*, 2017), específico en papa diploide (ET-pd) que permitió describir la eficiencia en la acumulación de biomasa total, reduciendo la variabilidad de los datos iniciales de BTo sin perder su relación con la variable original (Fig. S12). La asignación de biomasa en los tubérculos se analizó como porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu). Las variables ET-pd y %BTu, se analizaron a partir de un análisis multivariado longitudinal (Brunner, 2002;

Noguchi *et al.*, 2012), que permitió identificar diferencias en el tiempo por cultivar, localidad y su interacción.

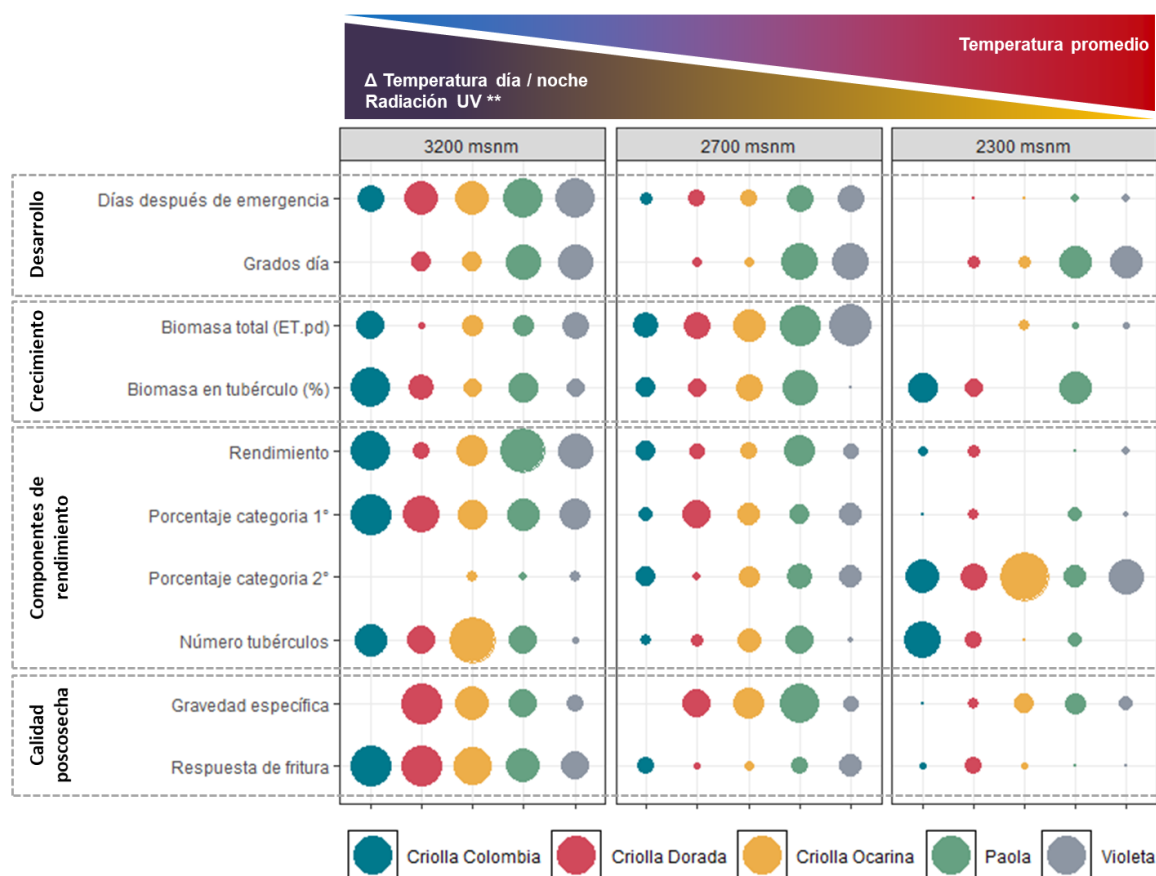


Figura 18. Resumen de las respuestas en crecimiento, desarrollo, rendimiento y variables de calidad poscosecha de cultivares de papa diploide (Grupo Phureja) en las altitudes de evaluación. El diámetro de los círculos, representa la magnitud de la respuesta para cada variable, por cultivar. Los cuadros representan las altitudes evaluadas y dentro de ellas cada columna los cultivares diferenciados por color. Los gradientes de la parte superior representan el cambio de variables ambientales en función de la altitud. **Reporte de literatura, no medido.

En la localidad baja, la acumulación de biomasa total se mantuvo menor durante todo el CDC, siendo allí Criolla Colombia el cultivar más eficiente, mientras Criolla Ocarina fue el menor (Fig. 18). En la localidad media los cultivares presentaron mayor eficiencia en la acumulación de biomasa total durante todo el CDC, siendo el cultivar Violeta el más eficiente y Criolla Ocarina el menos eficiente. La localidad alta se caracterizó por generar una baja eficiencia en la acumulación de biomasa total durante la fase vegetativa del cultivo, que aumentó luego del inicio de la tuberización. En esta localidad el cultivar Criolla Ocarina fue el más eficiente y Criolla Dorada el de menor eficiencia. La diferencia en acumulación de biomasa total entre ambientes estuvo relacionada principalmente con la temperatura; promedio y la diferencia diurna-nocturna ($\Delta^{\circ}\text{C}$ Alta: 4.0; Media: 4.1; Baja: 2.2), condiciones que alteran la tasa

respiratoria y ocasionaron que las plantas de la localidad baja presentaran la menor acumulación de biomasa durante todo el CDC. Lo encontrado con los cultivares diploides evaluados, corrobora lo limitante que llega a ser la temperatura ambiental al favorecer la respiración de mantenimiento en la planta, limitando su crecimiento total, a partir de un crecimiento vegetativo limitado inicialmente consecuentemente el llenado de tubérculos.

La localidad alta generó una baja acumulación de biomasa aérea durante la etapa exclusivamente vegetativa (<350 GDA), similar a la observada para la localidad baja, este menor desarrollo de la parte aérea de la planta puede responder a la influencia morfogénica de la radiación UV en el crecimiento vegetativo de las plantas mediado por el receptor UVR8 (Reyes *et al.*, 2004; Jansen, 2017). La radiación UV, particularmente la UV-B en la atmósfera es atenuada por la capa de gases que la componen, pero en el trópico esta capa (troposfera) es más delgada lo que resulta en mayor incidencia de radiación UV-B, y esta a su vez incrementa con la altitud (Fischer y Orduz, 2012; Reyes *et al.*, 2004; Jansen, 2017). El proceso por el cual la radiación UV-B afecta el crecimiento no es del todo claro, pero se sabe que se relaciona con el antagonismo promotores de crecimiento como auxinas y giberelinas, lo que genera redistribución del crecimiento y limita el crecimiento vegetativo (Jansen, 2017). El antagonismo hacia giberelinas a mayor altitud tanto por temperatura como por radiación UV-B, junto con la menor tasa respiratoria puede explicar por qué se favorece la tuberización con la altitud, pues coincide con lo encontrado en esta investigación donde luego del inicio del llenado de tubérculos (450 GDA), las plantas de la localidad alta presentaron incremento considerable en la acumulación de biomasa total, aun cuando presentaron una biomasa inicial similar a la de la localidad baja.

El %BTu mostró que el inicio de la tuberización requirió menos tiempo térmico en la localidad media (Aprox. 330 GDA), que en la baja y alta (Aprox. 440 GDA). A pesar que la acumulación de biomasa en tubérculo inició retrasada en la localidad alta respecto a la media, las plantas de la alta, presentaron una tasa de incremento en %BTu mayor a la de las otras dos localidades, que confirmó indicar una mayor eficiencia en el llenado de tubérculos para la localidad alta. Esta respuesta, además de una respuesta morfogénica mediada por variables ambientales y por diferencias en respiración, se relaciona con una mayor eficiencia en la translocación y fuerza de los vertederos (tubérculos) en temperaturas bajas (Santos, 2010; Cai *et al.*, 2012), así como a incrementos en la duración del CDC que pudo favorecer el proceso de llenado de tubérculo. El cultivar Violeta, presentó una dinámica de llenado de tubérculo más lento a la de los demás cultivares, no obstante, al final del CDC aumenta a valores similares a los demás cultivares (64-72%). Al final del CDC, Paola fue el cultivar con mayor %BTu en las localidades baja y media, mientras en la localidad alta fue Criolla Ocarina,

evidenciando diferencias en tuberización entre cultivares, localidades y la interacción para algunos cultivares.

Los resultados del capítulo 2, se relacionan con las diferencias en rendimiento observadas en el capítulo 3. El rendimiento total (RT) aumentó con la altitud, excepto Criolla Dorada, que se demostró estable entre ambientes. Todos los cultivares afectaron su porcentaje por categoría entre localidades, aumentando el porcentaje en categoría primera y disminuyendo el de segunda. Criolla Colombia fue un cultivar que se favoreció en rendimiento total en la localidad alta donde aumentó su porcentaje en categoría primera y el número de tubérculos por planta, y presentó valores intermedios para media y baja. Criolla Dorada presentó una respuesta estable entre localidades caracterizada por un alto porcentaje en categoría primera y bajo número de tubérculos por planta, indicando es un cultivar tendiente a producir pocos tubérculos, pero de mayor tamaño. Criolla Ocarina en todas las localidades presentó mayor porcentaje en categoría segunda y número de tubérculos por planta, que indica es un cultivar tendiente a producir más tubérculos y más homogéneos, pero al igual que Paola y Violeta su rendimiento se afecta a menor altitud. Violeta y Paola presentaron valores promedio de porcentaje en categoría primera, pero Violeta se caracterizó por presentar un bajo número de tubérculos por planta y Paola un mayor rendimiento total. Las diferencias en porcentaje por categoría, han sido asociadas a la dinámica de iniciación de tuberización; cuando el número de sitios de crecimiento de tubérculo es alto en etapas iniciales, se espera que estos tubérculos, con mayor edad fisiológica y fuerza como vertedero resulten más grandes, aunque esta jerarquía no siempre se da (Struik, 2007). Otro factor que afecta el porcentaje por categoría corresponde al número de tubérculos por planta, pues cuando hay mayor cantidad de puntos de crecimiento de tubérculos se genera una competencia en la planta, que resulta en tubérculos de tamaño homogéneo o en mayor porcentaje en categoría primera cuando el número de tubérculos fue menor (Struik, 2007).

Las variables de calidad poscosecha evaluadas, se afectaron principalmente por la altitud; la gravedad específica aumentó con la altitud ligeramente y se evidenció en los cultivares Criolla Dorada, Criolla Ocarina y Violeta, con diferencias significativas solo para el primer cultivar. Criolla Colombia fue el cultivar con menor gravedad específica, no obstante, todas las combinaciones cultivar-localidad presentan valores que las califica con adecuado contenido de sólidos (Rivera *et al.*, 2011). El aumento de gravedad específica por la altitud puede deberse a; una mayor fuerza en el vertedero, menor gasto de asimilados en respiración y aumento en el CDC en días, que favorece la acumulación asimilados en el vertedero (Fischer y Ordúz, 2012; Van Heemst, 1986). Esto último puede explicar porque Criolla Colombia al ser más precoz, presenta menores valores de gravedad específica, y se destaca que los demás

cultivares evaluados presentaron alta gravedad específica, producto de selección para mejoramiento. La respuesta de fritura se afectó negativamente solo para la mayor altitud, en razón de que en se incrementó de manera significativa el pardeamiento de las hojuelas. Esta respuesta, es nuevamente atribuida a la tasa respiratoria que disminuye con la temperatura, favoreciendo la acumulación de azúcares reductores en el tubérculo, que durante el proceso de fritura se unen a aminoácidos libres y otros compuestos generando pardeamiento del chip (Shallenberger *et al.*, 1959; Rivera *et al.*, 2011; Navarre y Pavek, 2014; Singh y Kaur, 2016).

El cultivar Violeta, se caracteriza por presentar alta actividad antioxidante asociada a la pigmentación violeta-morada en su carne (López, 2019). En la presente investigación, se encontró aumento de esta pigmentación con la altitud, respuesta que se asocia a incrementos de la luz UV con la altitud. Teniendo en cuenta que la radiación UV-B en exceso resulta lesiva para el material genético y los fotosistemas de la planta (Fischer y Orduz, 2012), la planta despliega respuestas que contrarrestan este daño, como: menor desarrollo de la parte aérea y disminución de la exposición a la radiación (respuestas morfológicas) o síntesis de moléculas de protección como las antocianinas (Jansen, 2017). Los diferentes compuestos fenólicos sintetizados como protectores contra UV-B, actúan de dos formas principalmente; absorbiendo la energía de la región UV o reflejándola, o de forma sistémica actuando como antioxidante (Jansen, 2017). Generalmente, estos compuestos protectores tienden a acumularse en organelos de células epidermales (expuestos a la luz) pero pueden variar en su distribución entre a nivel celular, de tejidos y órganos según la especie (Jansen, 2017). En papa se ha reportado aumento de estos pigmentos en tubérculos a mayor altitud y se menciona la duración del CDC como factor que favorece la acumulación de pigmentos en tubérculo (Reyes *et al.*, 2004; Ibáñez *et al.*, 2017).

Los estudios en los que se evalúa la respuesta de los cultivos a la altitud son importantes, pues brindan un panorama de la respuesta de los cultivos a cambios en variables ambientales, como de temperatura ante escenarios de cambio climático, o de aumento en la radiación UV por degradación de la capa de ozono. Ambos escenarios presentan especial importancia en la producción de papa en la región alto andina de Colombia por su carácter tropical. Estudios de respuesta de plantas a la altitud, han sido documentados en otros cultivos (Jing y Juchao, 2012; Sikyolo *et al.*, 2013; Cai *et al.*, 2012) y en papa en cultivares tetraploides (Ibáñez *et al.*, 2017). En papa diploide, la información resulta limitada, salvo algunas evaluaciones donde se presentan diferencias en altitud (Santos, 2010; Valbuena *et al.*, 2009), nunca se había tenido en cuenta evaluar en su mayoría el rango altitudinal donde se cultiva papa diploide en Colombia (Ochoa, 1990), lo que permitió encontrar diferencias para todas las variables evaluadas. Las respuestas observadas, en su mayoría coinciden con reportes hechos en otros

cultivares, principalmente tetraploides de la *subsp. Tuberosum*, pero no han sido suficientemente documentadas en papa diploide del Grupo Phureja.

Además de la documentación de la respuesta en crecimiento, desarrollo, rendimiento y variables de calidad poscosecha, esta investigación generó herramientas que podrán ser empleadas en el sistema productivo de papa diploide del Grupo Phureja, como: La determinación del requerimiento térmico de los cultivares, que servirá de insumo para la estimación de épocas de cosecha (Umber *et al.*, 2011), importante en papa diploide donde en general el agricultor solo tiene como herramienta una estimación de los días y el monitoreo presencial de madurez de tubérculo a partir del testeado de firmeza de la piel. Una escala fenológica ajustada BBCH que permitirá evaluar desarrollo en cultivares diploides de papa del Grupo Phureja, y para los cultivares evaluados para la determinación del momento de realización de prácticas agronómicas. Un índice agrometeorológico (ET-pd) y la aplicación de una metodología de análisis multivariado longitudinal para evaluar crecimiento. Finalmente, las respuestas en rendimiento y calidad de los cultivares en diferentes ambientes, servirán de insumo para aprovechar el potencial de cada cultivar en función del ambiente (Valbuena *et al.*, 2009; Santos, 2010) o identificar combinaciones cultivar-localidad con características similares.

5. Recomendaciones

- Para futuras investigaciones se sugiere tener en cuenta otras variables de tipo ambiental como la radiación total, fotosintéticamente activa (PAR) y/o UV, que se afectan por la altitud e influyen la respuesta de los cultivares a la altitud.
- Se sugiere realizar estudios que permitan determinar modelos de tiempo térmico específicos para cultivares diploides, diferenciados por estadio fenológicos de la papa.
- Teniendo en cuenta la importancia de los tallos laterales, se recomienda realizar estudios a detalle de la dinámica de crecimiento de cada uno de ellos, y su aporte al desarrollo vegetativo de la planta de papa.
- Para próximas investigaciones, se sugiere realizar análisis bromatológicos y pruebas bioquímicas que permitan conocer la dinámica de absorción de nutrientes en función de la altitud para entender diferencias en dinámica de nutrientes en la planta.
- Se sugiere realizar investigaciones similares, en épocas del año, bajo condiciones como déficit hídrico, así como en otras regiones productoras del país con diferencias en características de suelos, pues son respuestas que pueden en las variables evaluadas.

6. Referencias introducción y discusión general

- Ahmad, L., Habib, R., Parvase, S., & Mahdy, S. (2017). *Experimental Agrometeorology: A practical manual*. Elsevier.
- Aksenova, N. P., Konstantinova T., Golyanovskaya S. A., Sergeeva L. I., & Romanov G. A. (2012). Review: Hormonal regulation of tuber formation in potato plants. *Russian Journal of Plant Physiology*, 59(4), 451-466. Doi: 10.1134/S1021443712040024.
- Barman, B., Boswami, B., Hussain, R., Khanikar, P.G., Deka, R.L., Sarmah, K., Singh, G., & Singh, A. (2019). Influence of GDA in different grow parameters of potato at agroclimatic condition of Jorhat. *The Pharma Innovation Journal*, 8(1), 247-248.
- Barragán, J. (2019). Desempeño y perspectivas económicas del subsector papa 2019-2019. *Revista Papa Fedepapa*, 47, 44-48. <https://fedepapa.com/wp-content/uploads/2017/01/REVISTA-47-COMPLETA.pdf>
- Bonierbale, M., Amoros, W., Espinoza, J., Mihovilovich, E., Roca, W., & Gómez, R. (2004). Recursos genéticos de la papa, don del pasado, legado para el futuro. pp. 3-14. In: Suplemento Revista Latinoamericana de la Papa, Valdivia, Chile.
- Brunner, E., Domhof, S., & Langer, F. (2002). *Nonparametric analysis of longitudinal data in factorial experiments*. John Wiley & Sons.
- Cai, Z.Q., Jiao, D.Y., Tang, X., Dao, X.S. Lei, Y.B., & Cai, T. (2012). Leaf photosynthesis, growth, and seed chemicals of Sacha inchi plants cultivated along an altitude gradient. *Crop Science*, 52, 1859-1867. Doi: 10.2135/cropsci2011.10.0571
- Cerón-Lasso, M., Alzáte-Arbeláez, A., Rojano, B., & Núñez, E. (2018). Composición Físicoquímica y Propiedades Antioxidantes de Genotipos Nativos de Papa Criolla (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja). *Información Tecnológica*, 29(3), 205-216. Doi: 10.4067/S0718-07642018000300205
- Estrada, N. (1996). Los recursos genéticos en el mejoramiento de la papa en los países andinos. In: UNIPAPA-ICA-CORPOICA, *Papas colombianas con el mejor entorno ambiental*. Comunicaciones y Asociados Ltda (1st ed., pp. 1-14).
- Fischer, G., & Orduz, J. (2012). Ecofisiología en frutales. In: Fischer, G. (Ed.). *Manual para el cultivo de frutales en el trópico*. (1st ed., pp. 54-72)
- Gallón, M., Cortés, M., & Cotes, J. (2019). Evaluation and modeling of the properties and antioxidant characteristics of a new potato variety (Primavera) during storage at 4°C. *Revista Facultad Nacional Agronomía Medellín*, 72(2), 8873-8881. Doi: 10.15446/rfnam.v72n2.75155
- Ghislain, M., Andrade, D., Rodríguez, F., Hijmans, R.J. & Spooner D.M. (2006). Genetic analysis of the cultivated potato *Solanum tuberosum* L. Phureja Group using RAPDs









- and nuclear SSRs. *Theor Appl Genet.*, 113, 1515–1527. Doi: 10.1007/s00122-006-0399-7
- Gregory, L.E. (1956). Some factors for tuberization in the potato plant. *American Journal of Botany*, 43, 281–288.
- Hack, V., Gall, H., Klemke, T., Klose, R., Meier, U., Staub, R., & Witzemberger, A. (1993). Phenological growth stages of potato (*Solanum tuberosum* L.). *Nachrichtenblatt des Deutschen Pflanzenschutzdienstes*, 45(1), 11-19. ISSN 0027-7479.
- Harris, P. (1978). *The potato crop: The scientific basis for improvement* (1st ed.). Chapman and Hall Ltd.
- Haverkort, A.J., & McKerron D.K. (1994). *Potato ecology and modelling of crops under conditions limiting growth*. Springer-Science—Business-Media.
- Huaman, Z., & Spooner., D. (2002). Reclassification of landrace populations of cultivated potatoes (*Solanum sect. Petota*). *American Journal of Botany*, 89(1), 947-965.
- Ibáñez, V.N., Berli, F.J., Masuelli, R.W., Bottini, R.A., & Marfil, C.F. (2017). Influence of altitude and enhanced ultraviolet-B radiation on tuber production, seed viability, leaf pigments and morphology in the wild potato species *Solanum kurtzianum* Bitter & Wittm collected from an elevational gradient. *Plant Science*, 261, 60-68. Doi: 10.1016/j.plantsci.2017.04.014
- Jansen, M. (2017). Ultraviolet-B Radiation: Stressor and regulatory signal. In: Shabala, S., (Ed.), *Plant stress physiology* (2nd ed., pp. 367-391). 253-278.
- Jaramillo-Robledo, A. (2005). *Clima andino y café en Colombia*. Cenicafe.
- Jing, L., & Jichao Y. (2012). Research progress in effects of different altitude on rice yield and quality in China. *Greener Journal of Agricultural Sciences*, 2(7), 340-344.
- Li, H. (1985). *Environmental effects of growth and development of potato plants*. *Potato Physiology*. Academic press Inc.
- López, M. (2019). *Compuestos fenólicos, carotenoides y actividad antioxidante en papa diploide con fertilización foliar de magnesio y manganeso* (tesis de maestría). Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Love, S., Manrique-Klinge, K., Stark, J., & Quispe-Mamani, E. (2020). A Short history of potato production systems. In: Stark, J., Thornton, M., & Nolte, P. (Eds.). *Potato production systems* (1st ed., pp. 1-17)
- Meier, U., Bleiholder, H., Buhr, L., Feller, C., Hack, H., Heb, M., Lancashire, P., Schnock, U., Staub, R., Van der Boom, T., Weberand, E., & Zwerger, P. (2019). The BBCH system to coding the phenological growth stages of plants – history and publications. *Journal für Kulturpflanzen*, 61 (2), 41–52.
- Narváz-Cuenca, C., Peña, C., Restrepo-Sánchez, L., Kushalappa, A., & Mosquera, T. (2018). Macronutrient contents of potato genotype collections in the *Solanum tuberosum*,

- Group Phureja. *J. of Food Comp. and Analysis*, 66(1), 179-184. Doi: 10.1016/j.jfca.2017.12.019
- Navarre, R., & Pavek, M. (2014). *The potato botany, production and uses*. CABI.
- Ñústez, C. (2011). *Variedades colombianas de papa*, Universidad Nacional de Colombia, Facultad de Agronomía.
- Noguchi, N., Yulia, G., Brunner E., & Konierschke, F. (2012). nparLD: An R Software Package for the Nonparametric Analysis of Longitudinal Data in Factorial Experiments, *Journal of Statistical Software*, 50(12), 2-23. Doi: 10.18637/jss.v050.i12
- Ñústez, C. (2018). *Papas diploides: Un legado ancestral para la agricultura en Colombia*. Universidad Nacional de Colombia. <http://www.papaunc.com/blog/papas-diploides-un-legado-ancestral-para-la-agricultura-en-colombia>
- Ochoa, C. M. (1990). *The Potatoes of South America: Bolivia*, Cambridge University Press.
- Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO). (2009). *Año internacional de la papa 2008: Nueva Luz sobre un tesoro enterrado*. <http://www.fao.org/3/i0500s/i0500s00.htm>
- Peña, C., Restrepo-Sánchez, L.P., Kushalappa, A., Rodríguez-Molano, L.E., Mosquera, T., & Narvárez-Cuenca, C. (2015). Nutritional contents of advanced breeding clones of *Solanum tuberosum* Group Phureja. *LWT-Food Sci. Technol.* 62, 76–82. Doi: 10.1016/j.lwt.2015.01.038
- Reyes, L., Miller, J., & Cisneros-Zevallos, L. (2004). Environmental conditions influence the content and yield of anthocyanins and total phenolics in purple- and red-flesh potatoes during tuber development. *American Journal of Botany Research*, 81(1), 187–193.
- Rivera, J., Herrera, A., & Rodríguez, L. (2011). Assessment of the processing profile of six “creole potato” genotypes (*Solanum tuberosum*, Phureja Group). *Agronomía Colombiana*, 29(1), 73-81.
- Rodríguez, L., Ñústez, C., & Estrada, N. (2009). Criolla Latina, Criolla Paisa and Criolla Colombia, new cultivars of “diploid potato” for the province of Antioquia (Colombia), *Agronomía Colombiana*, 27(3), 289-303.
- Santos, M. (2010). *Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca (tesis de maestría)*. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, Colombia.
- Shallenberger, R.S., Smith O., & Treadway, R.H. (1959). Food Color Changes, Role of sugars in the browning reaction in potato chips. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 7(4), 274–277.
- Singh, J., & Kaur, L. (2016). *Advances in potato chemistry and technology* (2nd ed.). Elsevier.

- Spooner, D.M., McLean, M.K., Ramsay, G., Waugh R., & Bryan, G.J. (2005). A single domestication for potato based on multilocus amplified fragment length polymorphism genotyping. *PNAS*. 102(4), 14694-14699.
- Struik, P. C. (2007a). Responses of the potato plant to temperature. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.). *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 367-391).
- Struik, P. C. (2007b). Above-Ground and Below-Ground Plant Development. In D. Vreugdenhil, J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D. MacKerron, M. Taylor, & H. Ross (Eds.), *Potato biology and biotechnology: Advances and perspectives* (1st ed., pp. 219-233).
- Tinjacá, S., & Rodríguez, L. (2015). Catálogo de papas nativas de Nariño Colombia (1^{era} ed.). Universidad Nacional de Colombia.
- Unidad de Planeación Rural Agropecuaria (UPRA). (2016). *Cultivo Comercial de Papa - identificación de Zonas Aptas en Colombia, a escala 1:100.000*. Imprenta Nacional. <http://hdl.handle.net/11438/8630>
- Valbuena, R., Roveda, G., Bolaños, A., Zapata, J., Medina, C., Almanza, P., & Porras, P. (2009). Escalas fenológicas de las variedades de papa, parda pastusa, Diacol capiro y Criolla “yema de huevo” en las zonas productoras de Cundinamarca, Boyacá, Nariño y Antioquia. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Corpoica). <http://hdl.handle.net/20.500.12324/12893>
- Van Heemst, H.D. (1986). The distribution of dry matter during growth of a potato crop. *Potato Research* 29(1), 55–66.
- Willey, N. (2016). *Environmental plant physiology* (1st ed.). Taylor & Francis Group.

Tablas suplementarias

Tabla suplementaria 1. Descripción de características de las variedades de papa diploide empleadas en la investigación.

	Criolla Dorada	Criolla Ocarina	Paola	Violeta
Imagen de referencia planta				
Imagen de referencia tubérculo**				
Genealogía*	C. Guaneña X	C. Galeras X	Criolla Paisa X	<i>S. phureja</i> Col-66 X
N° registro*	C. Galeras PAP-15-54	C. Guaneña PAP-15-53	<i>S. phureja</i> (Col-3) PAP-15-55	LP-Cal-10 PAP-15-58
Departamento Liberación	Nariño	Nariño	Antioquia	Antioquia
Subregión natural*	Nudo de los pastos	Nudo de los pastos	Montaña antioqueña	Montaña antioqueña
Altitud (msnm)	2500-3200	2500-3200	2400-2800	2400-2800
Emergencia a cosecha (días)*	120 - 130	120 - 130	110 - 120	110 - 120
Relación frente a enfermedades*:	Resistencia moderada a "gota" (<i>Phytophthora infestans</i>).	Resistencia moderada a "gota" (<i>Phytophthora infestans</i>).	Resistencia alta a "gota" (<i>Phytophthora infestans</i>) y a "Sarna polvosa" (<i>Spongospora subterranea</i>) en raíz y tubérculos.	Resistencia alta a "gota" (<i>Phytophthora infestans</i>) y a "Sarna polvosa" (<i>Spongospora subterranea</i>) en raíz y tubérculos.
Experimental Registro ICA	37.1	32.8	24.7	8.8
Subachoque*	19.0 - 22.9	29.5 - 29.7	27.7 - 37.1	29.3 - 33.0
Mosquera*	21.1 - 22.9	25.5 - 31.0	34.1 - 38.6	23.6 - 29.5

*Grupo de investigación en papa, 2020. **Fotos: Carlos E. Núñez.

Tabla suplementaria 2. Resumen de reporte de análisis de suelos, para las tres localidades donde se realizó la evaluación de los cultivares de papa diploide.

PARAMETRO	Baja (2300 msnm)		Media (2720 msnm)		Alta (3200 msnm)	
	Valor	Calificación	Valor	Calificación	Valor	Calificación
pH	5.46	Bajo	5.34	Bajo	5	Bajo
CE (dS m-1)	0.32	Adecuado	0.56	Adecuado	0.16	Adecuado
Carbono orgánico (%)	8.79	Medio	7.58	Medio	14	Alto
Materia orgánica (%)	15.14	Medio	13.06	Medio	24.11	Alto
Potasio*	0.51	Medio	0.93	Alto	0.6	Medio
Calcio*	8.53	Alto	12	Alto	6.2	Alto
Magnesio*	1.12	Medio	3.18	Alto	0.84	Bajo
Sodio*	0.09	Medio	0.23	Medio	0.25	Medio
Acidez*	0.62	Exceso	0.54	Alto	1.93	Exceso
Da (g cm-3)	0.75	Baja	0.75	Baja	0.59	Baja
Textura	Franco-limoso		Franco-limoso		Franco-limoso	

Laboratorio de análisis AGRILAB; Da: Densidad aparente; * Miliequivalentes por 100 g de suelo

Tabla suplementaria 3. Grados día acumulados (GDA) en cada muestreo para cada localidad evaluada.

Punto muestral	Baja (2300 msnm)	Media (2700 msnm)	Alta (3200 msnm)	Promedio GDA	CV (%)
1	152	118	111	127	14,2
2	245	221	214	227	5,8
3	344	345	300	330	6,4
4	441	435	429	435	1,1
5	523	541	539	534	1,5
6	661	637	658	652	1,6
7	760	735	758	751	1,5
8	873	858	868	866	0,7
9	965	975	1002	980	1,6
10	1125	1109	1105	1113	0,8

CV: Coeficiente de variación de los GDA entre localidades para cada punto de evaluación.

Tabla suplementaria 4. Metodología para la determinación de los estadios fenológicos principales e intermedios en papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) usando la estructura propuesta por Hack *et al.* (1993) y tipo de muestreo realizado (TM).

Estado Principal (Ep)	TM	Descripción
Brotación (0)	N	Para este Ep, se tiene en cuenta dos Ei: El Ei 003, corresponde al fin del reposo del tubérculo y se caracteriza por la presencia de al menos un brote (> 2mm) Viola <i>et al.</i> , (2007). Punto a partir del cual se realiza siembra del tubérculo.
		El Ei 009, corresponde a la emergencia de la planta, es el momento en que los tallos sobresalen de la superficie del suelo. La emergencia del cultivo se consideró alcanzada cuando se tuvo emergencia en 80% de los SS.
Desarrollo de hojas (1)	D	Para la determinación de este Ep, se selecciona el tallo principal (que proviene del tubérculo semilla) más desarrollado y a partir de este, se realizan las evaluaciones. Los Ei 101 a 109, se determinan a partir del conteo de hojas desarrolladas (> 4 cm) en el tallo principal, hasta la primera inflorescencia. Siendo 101 para la primera hoja desplegada y 109 cuando hay nueve o más hojas. El conteo de hojas define el tercer dígito del código.
		Teniendo en cuenta la naturaleza simpódica de la planta, el conteo de hojas de segundo, tercer y cuarto nivel se realiza a partir de la inflorescencia que define el final del nivel anterior. El nivel de hojas determina el segundo dígito del código, siendo 121 a 129 para hojas de segundo nivel, 131 a 139 para el tercero y así sucesivamente.
		El código propuesto que describe el desarrollo de hojas provenientes de tallos axilares basales, sigue la metodología anterior en cuanto al segundo y tercer dígito. Debido a que estas hojas no se describen en la escala de Hack <i>et al.</i> (1993) se diferenciaron con el sufijo Ax al final de código.
Formación de tallos laterales (2)	D	Este Ep describe el desarrollo de tallos laterales, desarrollados a partir de yemas axilares del tallo principal. Los Ei se definen a partir del conteo de tallos laterales desarrollados (> 5 cm), siendo 201 cuando se tiene un tallo o 209 cuando se presentan nueve o más tallos laterales.
Crecimiento longitudinal (3)	D	Este Ep, define el grado de desarrollo longitudinal de la planta, los Ei se determinan como el porcentaje de suelo cubierto de la planta, siendo 301 cobertura de 10% o 309 cuando la cobertura supera el 90%. La cobertura del suelo se determina a partir de la medición del ancho del dosel de la planta en relación con la distancia entre surcos (90 cm).

Ep: Estadio principal; Ei: Estadio intermedio; TM: Tipo de muestreo realizado; D: Muestreo de tipo destructivo; N: Muestreo no destructivo; CDC: Ciclo de cultivo.

Tabla suplementaria 4. Continuación 2 de 3

Estado Principal (Ep)	TM	Descripción
Desarrollo de tubérculos (4)	D	La determinación de los Ei, se realiza de diferentes maneras:
		El inicio de la formación de estolones, descrito con el Ei 400 se determina a partir de la observación y conteo de plantas que presentan estolones (< 4 mm de diámetro en su extremo).
		El desarrollo de los tubérculos, se registra cuando se observan tubérculos diferenciados en la parte subapical de los estolones (> 4 mm de diámetro). Los Ei se determinan como el porcentaje de desarrollo del tubérculo en peso, siendo 401 cuando presentan el 10% del peso final del tubérculo o 408 cuando se alcanzó más del 80%. Los Ei se determinan como la proporción del peso fresco de los tubérculos de la planta extraída, respecto al peso promedio de tubérculos por planta al momento de cosecha.
Aparición de órgano floral (5)	D	El Ei 409, corresponde al punto de maduración de cosecha de los tubérculos, el cual se define el final del CDC. Se determina que una planta alcanza este estadio, cuando los tubérculos de una planta fijan su piel y esta no era fácilmente removible por rozamiento o fricción fuerte con el dedo.
		Es el grado de desarrollo de la flor, la evaluación se realiza a partir del tallo principal seleccionado en el Ep 1. Los Ei se determinan a partir del grado de desarrollo de la flor (tercer dígito) y el nivel donde se ubica la inflorescencia (segundo dígito).
		Tomando como ejemplo la inflorescencia de primer nivel, el Ei 501 se alcanza cuando la mayoría de los botones de la inflorescencia son observables (1 a 2 mm), el Ei 505 cuando los botones de la inflorescencia presentan más de 5 mm y el Ei 509 cuando en la inflorescencia se distingue el color y forma de los pétalos, lo cual describe el inicio de la apertura de la flor.
El segundo dígito del código define el nivel de la inflorescencia, siendo 521, 525 o 529 para hojas de segundo nivel, 531, 535 o 539 para el tercero y así sucesivamente.		
La caracterización de hojas provenientes de tallos axilares basales, sigue la metodología anterior en cuanto al segundo y tercer dígito y al igual que con las hojas, por no estar descritas por Hack <i>et al.</i> (1993), se diferencian con el sufijo Ax al final de código.		

Ep: Estadio principal; Ei: Estadio intermedio; TM: Tipo de muestreo realizado; D: Muestreo de tipo destructivo; N: Muestreo no destructivo; CDC: Ciclo de cultivo.

Tabla suplementaria 4. Continuación 3 de 3

Estado Principal (Ep)	TM	Descripción
Floración (6)	N	Los Ei definen el porcentaje de inflorescencias abiertas respecto al total de inflorescencias de la población de plantas. Esta caracterización define el tercer dígito del código. Pese a que la evaluación permite describir el grado de apertura por nivel, para este estudio se realiza para todas las flores de manera general. Se determina el Ei 601 cuando el 10% de inflorescencias presentan flores abiertas, hasta 608 cuando más del 90% de las inflorescencias existentes presentan flores abiertas. El estadio 609 indica el punto en que los pétalos de las flores mueren y describen el fin de la floración.
Formación del fruto (7)	D	Se realiza conteo de plantas que presentan bayas para determinar el inicio de fructificación. Para este Ep no se realiza determinación de Ei.
Maduración del fruto y de semillas (8)	D	Esta variable implica un seguimiento detallado a frutos y semillas. Teniendo en cuenta que estas estructuras no son comúnmente empleadas en la producción de papa, no se realiza caracterización de este estadio.
Senescencia (9)	D	Este EP, describe los estadios de senescencia y fin del CDC.
		El Ei 901 define el inicio del amarillamiento de las hojas y se determina a partir de la observación de la característica en la planta.
		Debido a que los cultivares diploides hasta el final del CDC mantienen tejidos verdes y no presentan senescencia total de tejidos, no es posible para cultivares diploides categorizar los Ei 903, 605 y 907 propuestos por Hack <i>et al.</i> , (1993).
		El Ei 903, indica el fin del CDC y para cultivares diploides se asocia al estado de maduración de tubérculos.

Ep: Estado principal; Ei: Estado intermedio; TM: Tipo de muestreo realizado; D: Muestreo de tipo destructivo; N: Muestreo no destructivo; CDC: Ciclo de cultivo.

Tabla suplementaria 5. Variación entre día (6:00 a 18:00) y la noche de la temperatura máxima, media y mínima (°C) en localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja).

Localidad	Momento	Máxima	Promedio	Mínima
Alta (3200 msnm)	Día	22.7	12.2	6.8
	Noche	11.7	8.1	5.0
	Delta	11.0	4.0	1.8
Media (2700 msnm)	Día	19.4	15.2	5.3
	Noche	15.0	11.0	4.7
	Delta	4.4	4.2	0.6
Baja (2300 msnm)	Día	21.4	16.6	11.7
	Noche	18.0	14.4	11.5
	Delta	3.4	2.2	0.2

Tabla suplementaria 6. Promedio de todos los puntos de evaluación, del índice de eficiencia térmica en papa diploide (ET-pd) para la interacción Localidad-cultivar (LxC).

	Baja	Media	Alta	Total por cultivar	CV (%)
Criolla Colombia	0,455 ± 0,077	0,482 ± 0,103	0,466 ± 0,080	0,468 ± 0,088	20.0
Criolla Dorada	0,438 ± 0,076	0,474 ± 0,093	0,449 ± 0,078	0,454 ± 0,084	18.6
Criolla Ocarina	0,439 ± 0,078	0,472 ± 0,093	0,475 ± 0,100	0,462 ± 0,092	19.0
Paola	0,450 ± 0,079	0,495 ± 0,104	0,465 ± 0,085	0,470 ± 0,092	19.7
Violeta	0,449 ± 0,076	0,497 ± 0,113	0,473 ± 0,094	0,473 ± 0,097	20.6
Total por localidad	0,446 ± 0,077	0,484 ± 0,102	0,466 ± 0,088	0,465 ± 0,091	
CV (%)	17.4	21.1	19.0		19.7

Promedio +/- desviación estándar. CV: Coeficiente de variación. N = 900.

Tabla suplementaria 7. Promedio de todos los puntos de evaluación, del porcentaje de biomasa de tubérculos (%BTu) en cultivares de papa diploide en la interacción localidad-cultivar (LxC).

	Baja	Media	Alta	Total por cultivar	CV (%)
Criolla Colombia	0,256 ± 0,249	0,311 ± 0,252	0,295 ± 0,288	0,287 ± 0,264	87.1
Criolla Dorada	0,294 ± 0,268	0,295 ± 0,246	0,309 ± 0,305	0,299 ± 0,274	91.7
Criolla Ocarina	0,318 ± 0,276	0,297 ± 0,236	0,342 ± 0,314	0,319 ± 0,278	92.0
Paola	0,324 ± 0,294	0,333 ± 0,273	0,320 ± 0,316	0,326 ± 0,295	90.5
Violeta	0,231 ± 0,271	0,263 ± 0,257	0,293 ± 0,299	0,262 ± 0,277	105.7
Total por localidad	0,285 ± 0,274	0,300 ± 0,254	0,312 ± 0,305	0,299 ± 0,279	
CV (%)	96.8	84.8	97.9		93.3

Promedio +/- desviación estándar. CV: Coeficiente de variación. N = 900.

Figuras suplementarias



Figura suplementaria 1. Ubicación espacial de las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). Fuente: Google Earth.

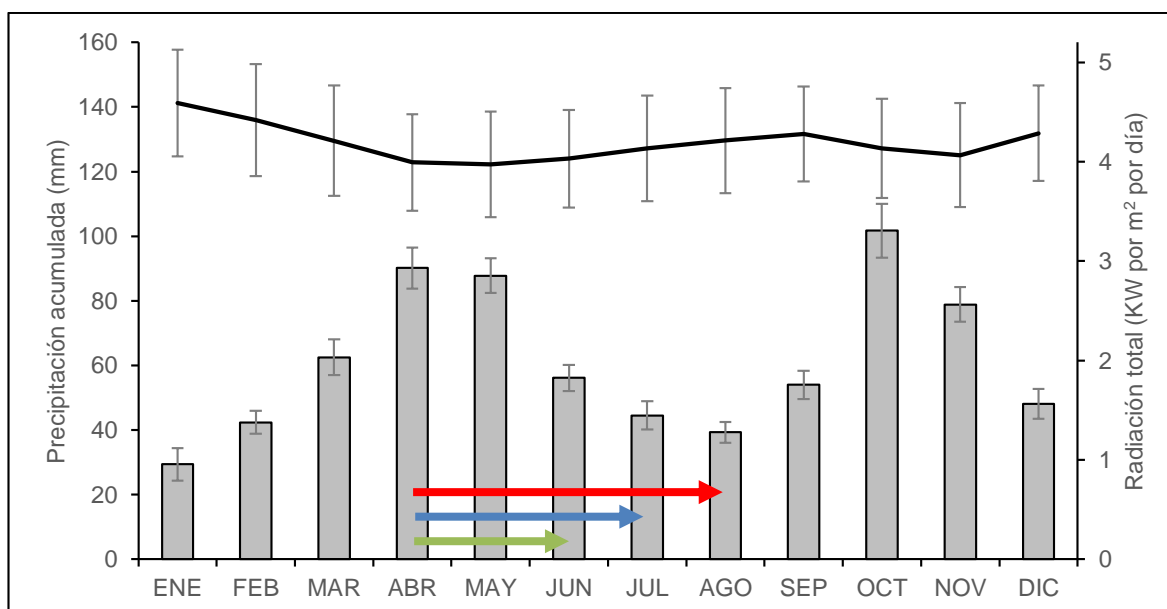


Figura suplementaria 2. Precipitación mensual acumulada (Barras grises) y radiación total promedio para la región de estudio (Línea negra). Flechas horizontales representan meses abarcados por el ciclo de cultivo en las localidades alta (roja), media (azul) y baja (verde). Información calculada a partir de datos históricos entre 1981 y 2010 de las estaciones Paraiso perdido, San Miguel, El Peñon, Preventorio Infantil, La Union, Sibaté apostolica y Granja San Jorge del IDEAM (2020). Información de radiación IDEAM (2018). Barras verticales indican error estándar.

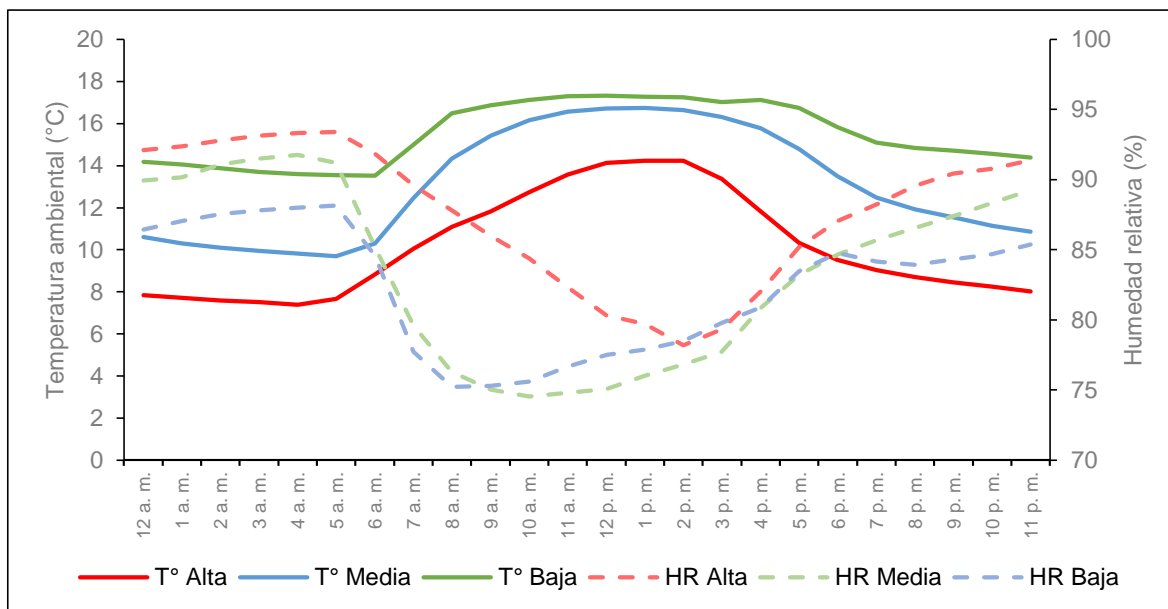


Figura suplementaria 3. Variación diaria de la temperatura ambiental y la humedad relativa en las localidades (Alta, media y baja) donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). N=6972.

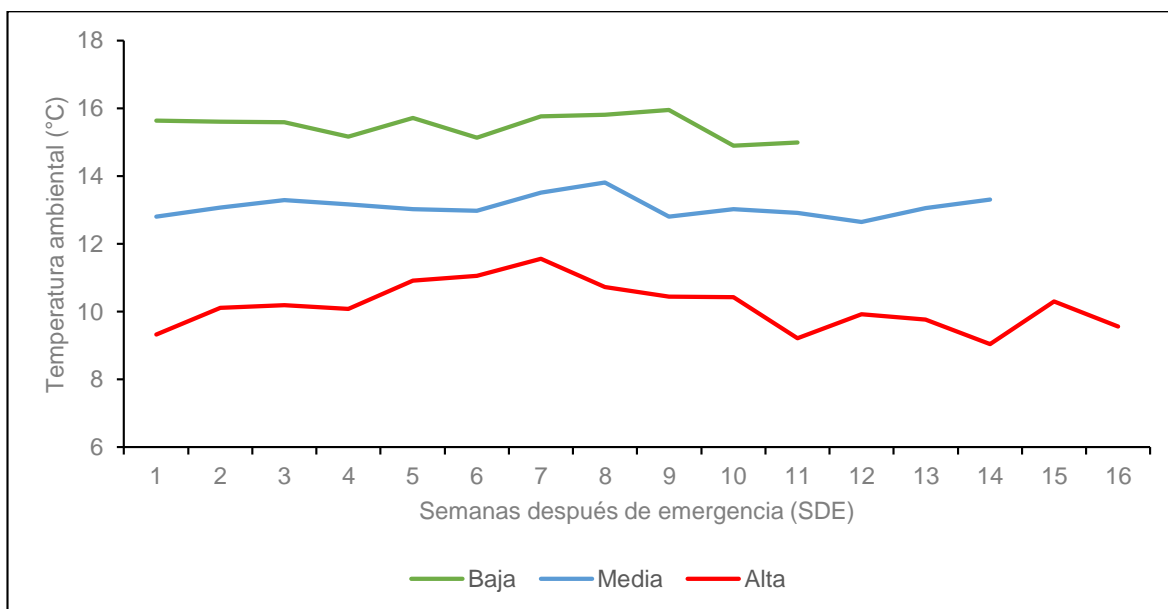


Figura suplementaria 4. Variación diaria de la temperatura ambiental promedio las localidades (Alta, media y baja) donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). N=6972.

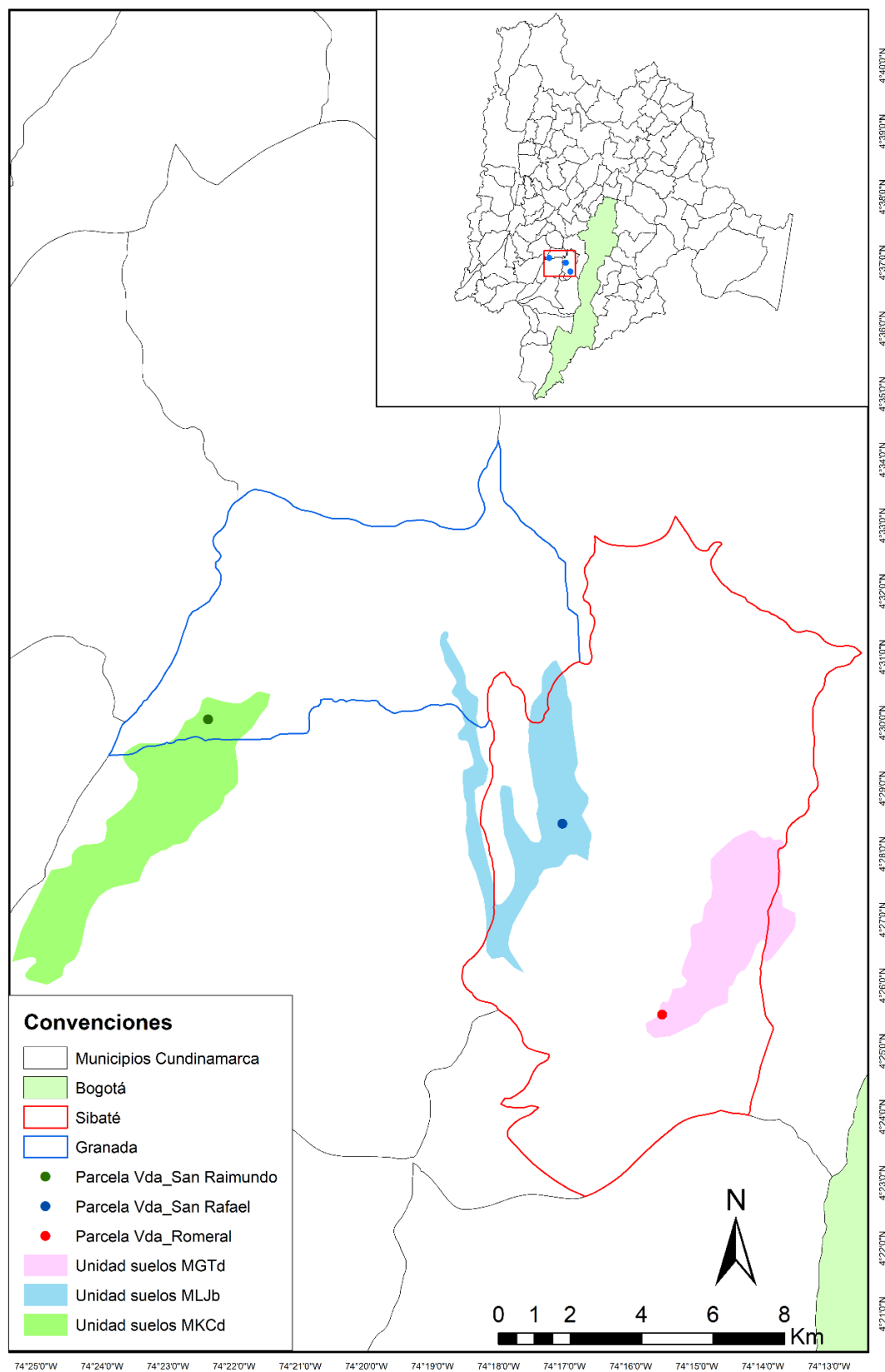


Figura suplementaria 5. Unidades de suelos a las que pertenece las localidades donde se realizó evaluación del crecimiento, desarrollo, componentes de rendimiento y calidad de cinco cultivares de papa diploide (Grupo Phureja). MLJ: Asociación Tepic Melanudands – Pachic Melanudands; MGT: Asociación Typic Hapludands - Pachic Melanudands - Humic LithicDystrudepts; Grupo indiferenciado Andic Dystrudepts y Tepic Hapludands (INGEOMINAS, 2004). Elaboró: I. A. Leonardo Leguizamon.

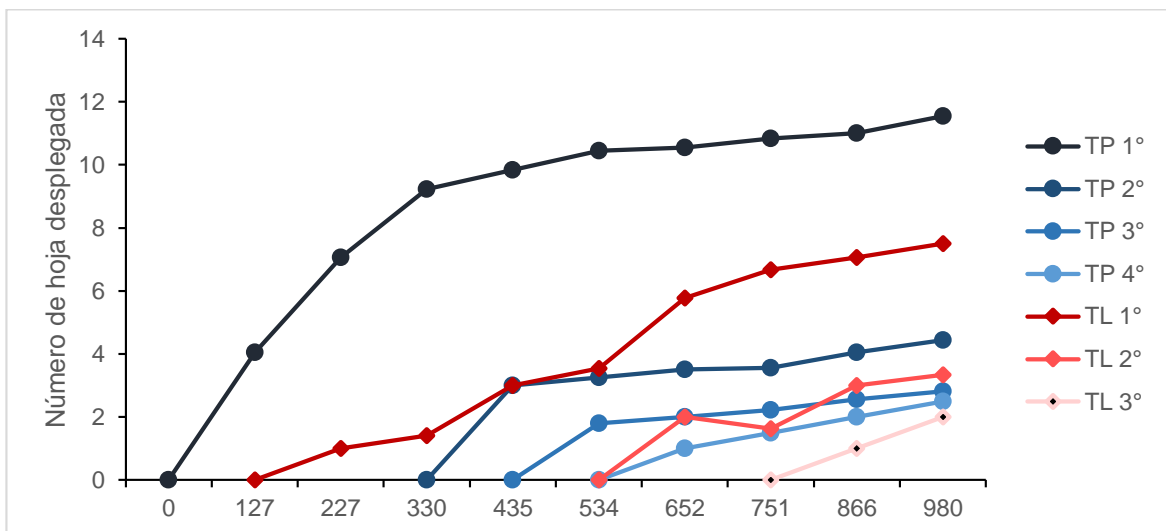


Figura suplementaria 6. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal (TP) y tallo lateral (TL) en plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), cultivar Criolla Colombia. Eje horizontal representa el promedio en grados día de tres localidades evaluadas.

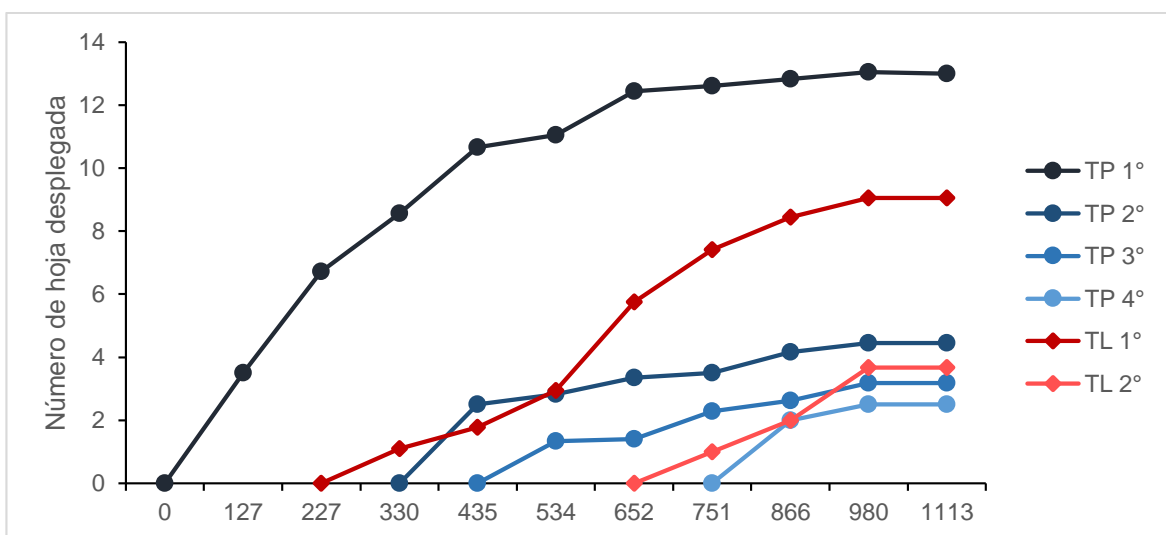


Figura suplementaria 7. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal (TP) y tallo lateral (TL) en plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), cultivar Criolla Dorada. Eje horizontal representa el promedio en grados día de tres localidades evaluadas.

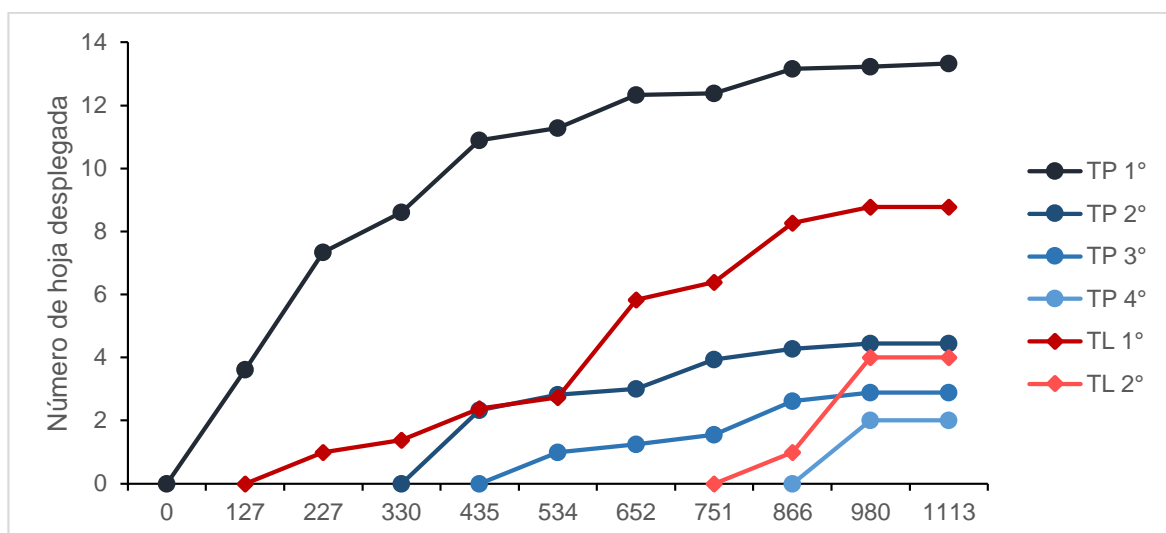


Figura suplementaria 8. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal (TP) y tallo lateral (TL) en plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), cultivar Criolla Ocarina. Eje horizontal representa el promedio en grados día de tres localidades evaluadas.

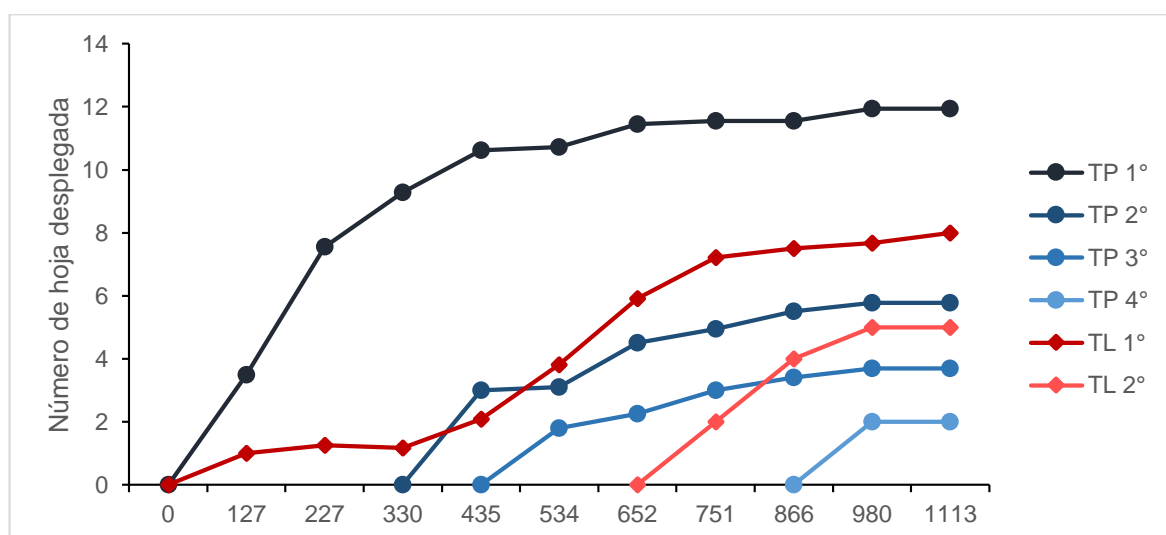


Figura suplementaria 9. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal (TP) y tallo lateral (TL) en plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), cultivar Paola. Eje horizontal representa el promedio en grados día de tres localidades evaluadas.

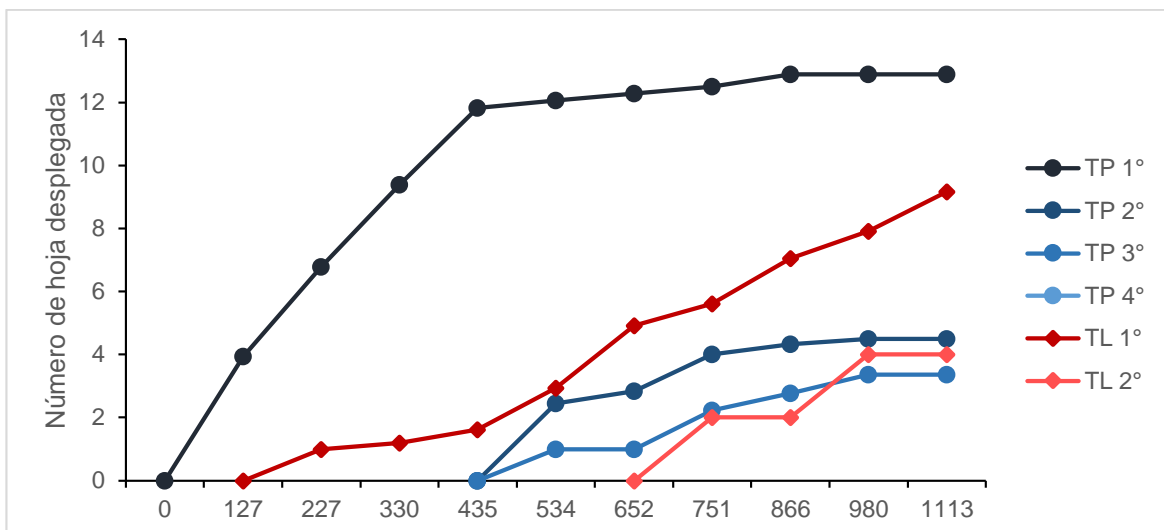


Figura suplementaria 10. Número de hoja desplegada de cada uno de los niveles, desarrolladas a partir del tallo principal (TP) y tallo lateral (TL) en plantas de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), cultivar Violeta. Eje horizontal representa el promedio en grados día de tres localidades evaluadas.

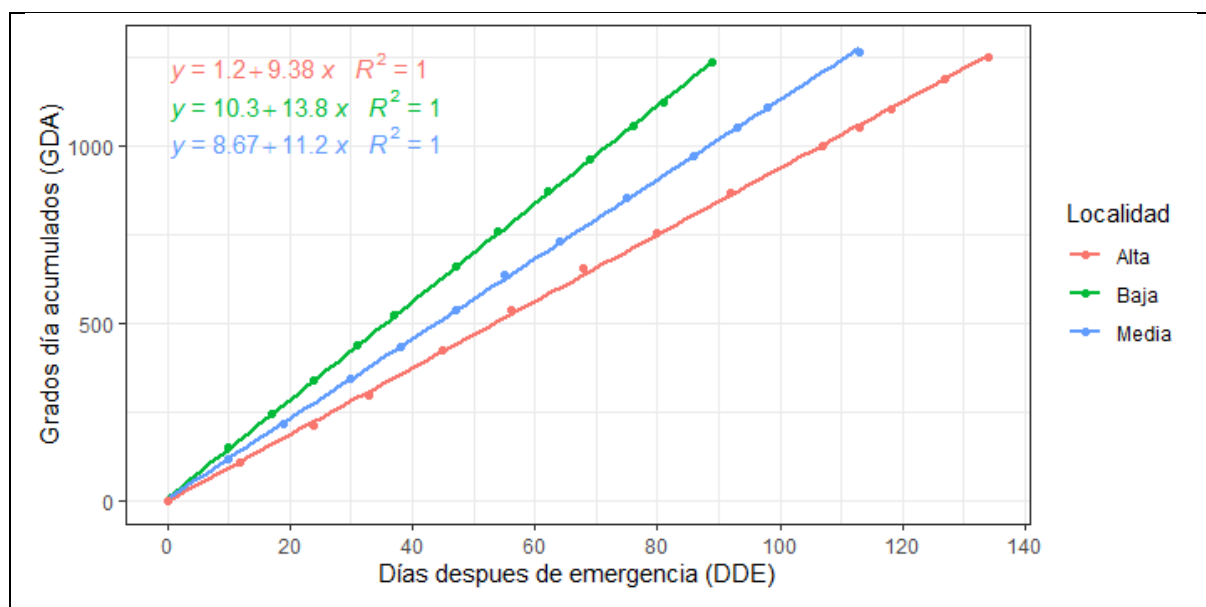


Figura suplementaria 11. Comparación entre las medidas de tiempo cronológico en días después de emergencia y grados día acumulados por localidad. Los puntos comprenden las evaluaciones de crecimiento y las tres cosechas (Cultivares tardíos, medios y el precoz).

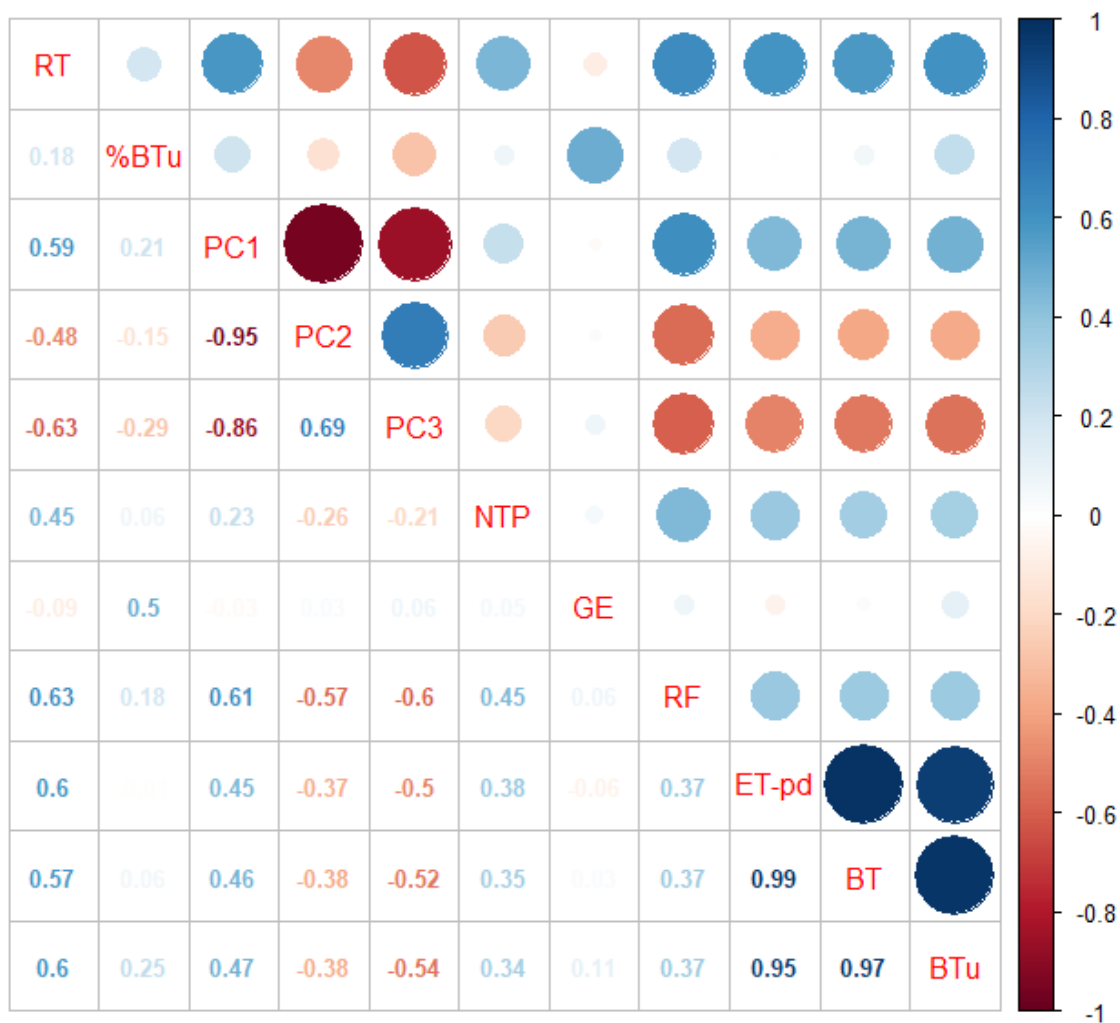











Figura suplementaria 12. Correlaciones de Spearman para variables de crecimiento, rendimiento y calidad evaluadas en la investigación. RT: Rendimiento total; %BT: Porcentaje de biomasa en tuberculos al final del CDC; PC1°: Porcentaje del rendimiento en categoría primera; PC2°: Porcentaje del rendimiento en categoría segunda; NTP: Número de tubérculos por planta; GE: Gravedad específica; RF: Respuesta de fritura; ET-pd: Índice de eficiencia térmica en papa diploide; BTo: Biomasa total acumulada, BTu: Biomasa de tuberculos.

				Repetición		
Cultivar	1	2	3			
Col						
Dor						
Oca						

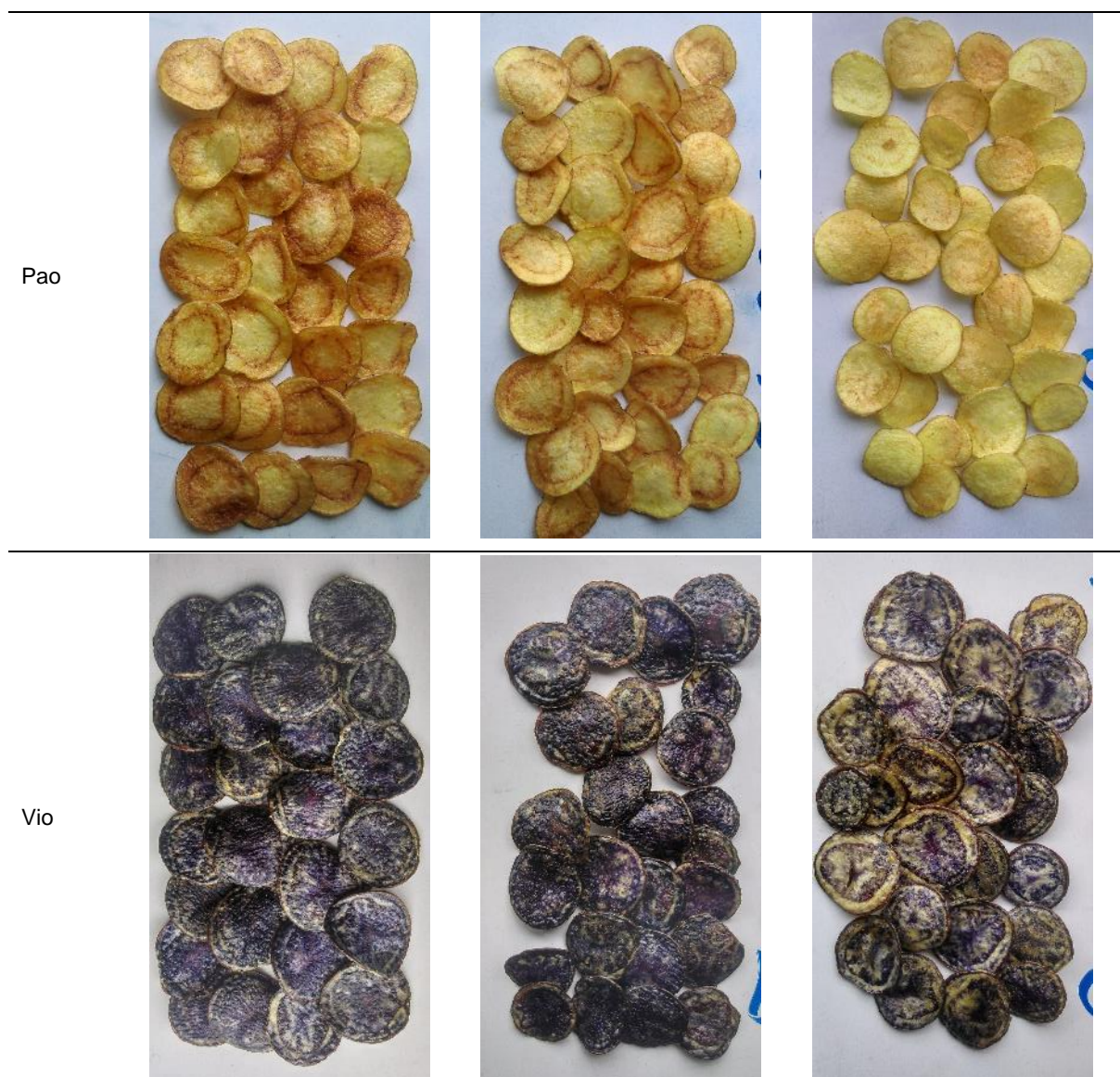











Figura suplementaria 13. Respuesta de fritura (RF) de los cultivares de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) Criolla Colombia (Col), Criolla Ocarina (Oca), Criolla Dorada (Dor), Paola (Pao) y Violeta (Vio) cosechados a 3200 msnm (Localidad alta).

Cultivar	Bloque		
	1	2	3
Col			
Dor			
Oca			

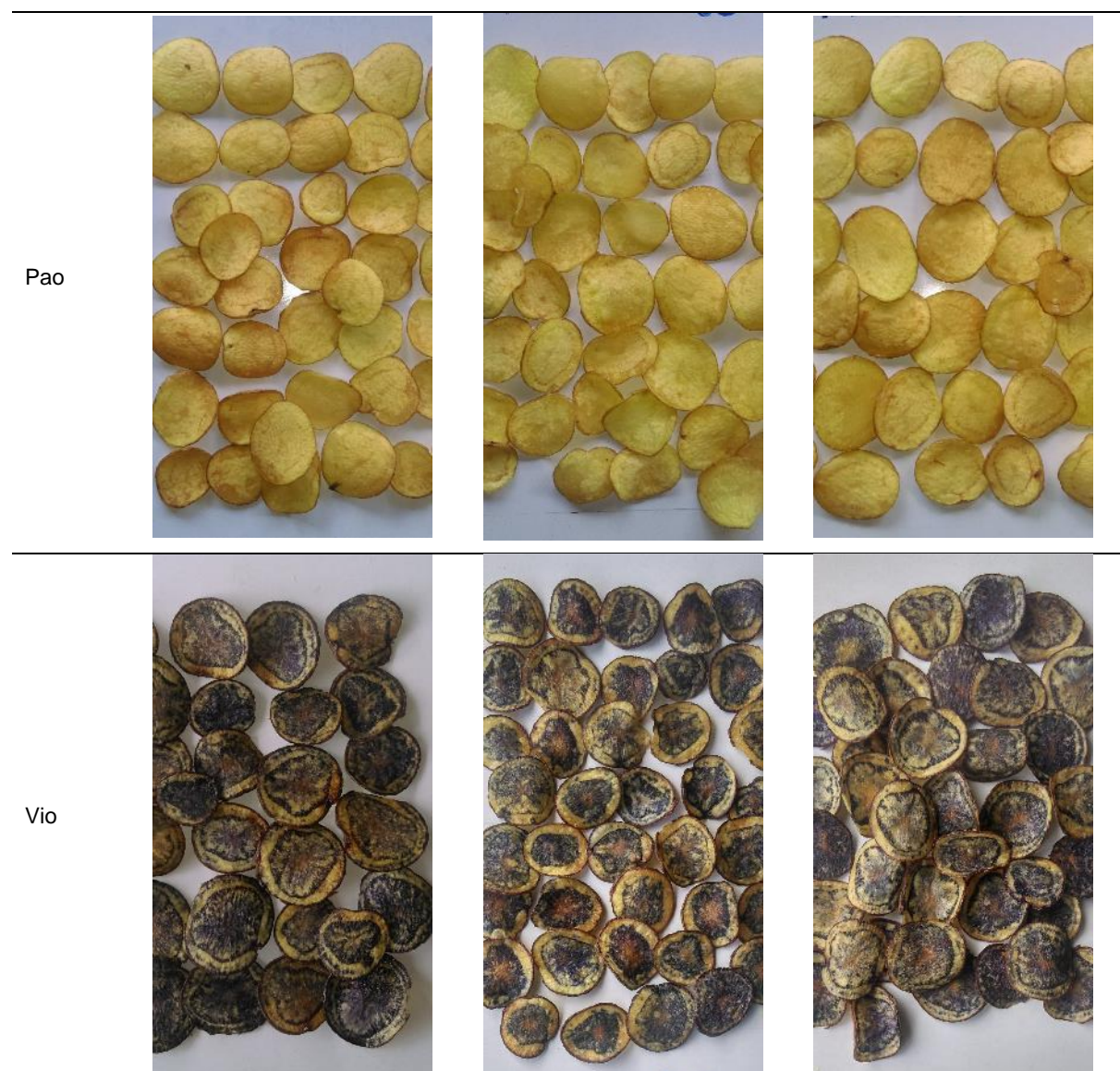











Figura suplementaria 14. Respuesta de fritura (RF) de los cultivares de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) Criolla Colombia (Col), Criolla Ocarina (Oca), Criolla Dorada (Dor), Paola (Pao) y Violeta (Vio) cosechados a 2700 msnm (Localidad media).

Cultivar	Bloque		
	1	2	3
Col			
Dor			
Oca			

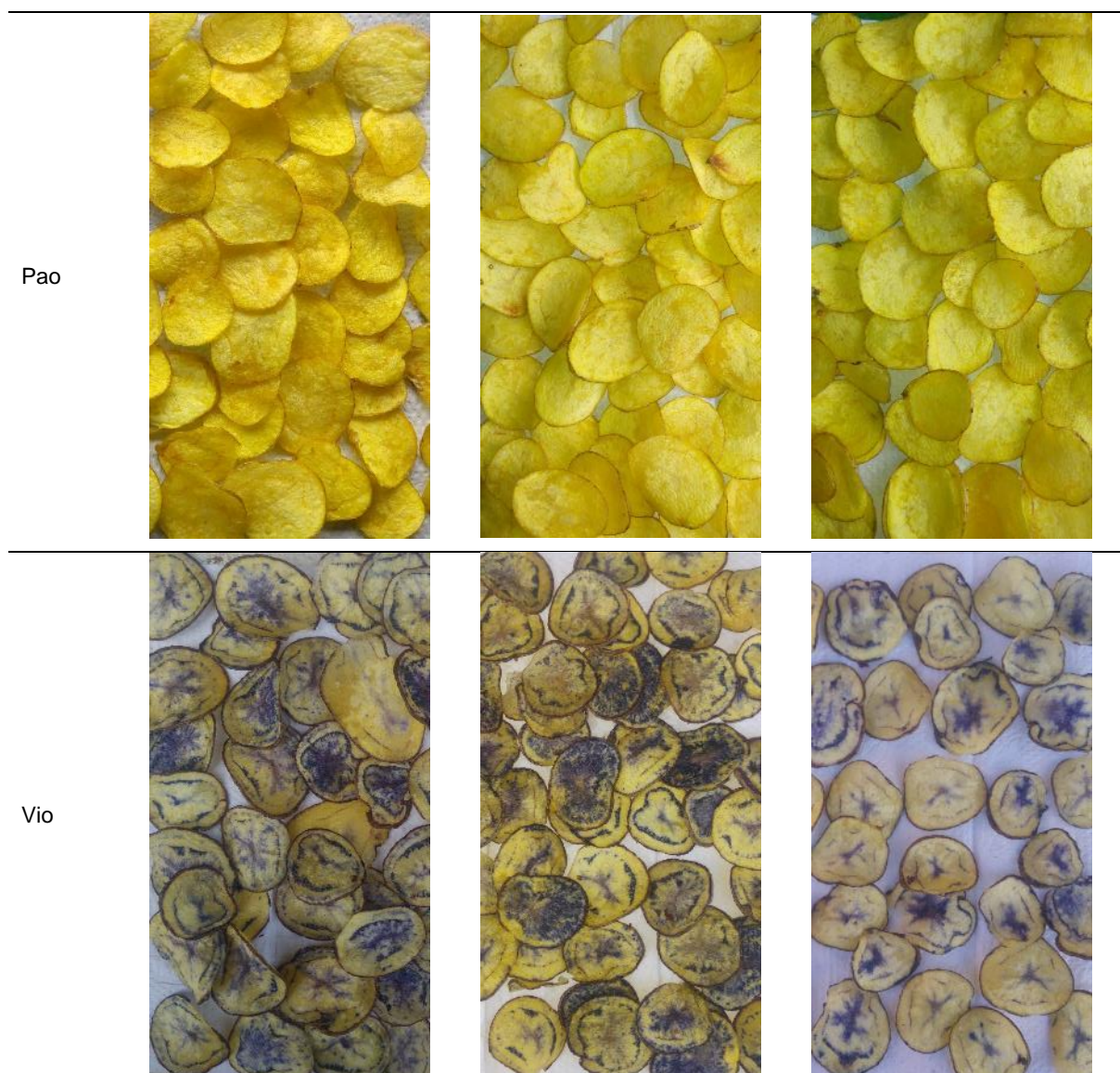


Figura suplementaria 15. Respuesta de fritura (RF) de los cultivares de papa diploide (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja) Criolla Colombia (Col), Criolla Ocarina (Oca), Criolla Dorada (Dor), Paola (Pao) y Violeta (Vio) cosechados a 2300 msnm (Localidad baja).

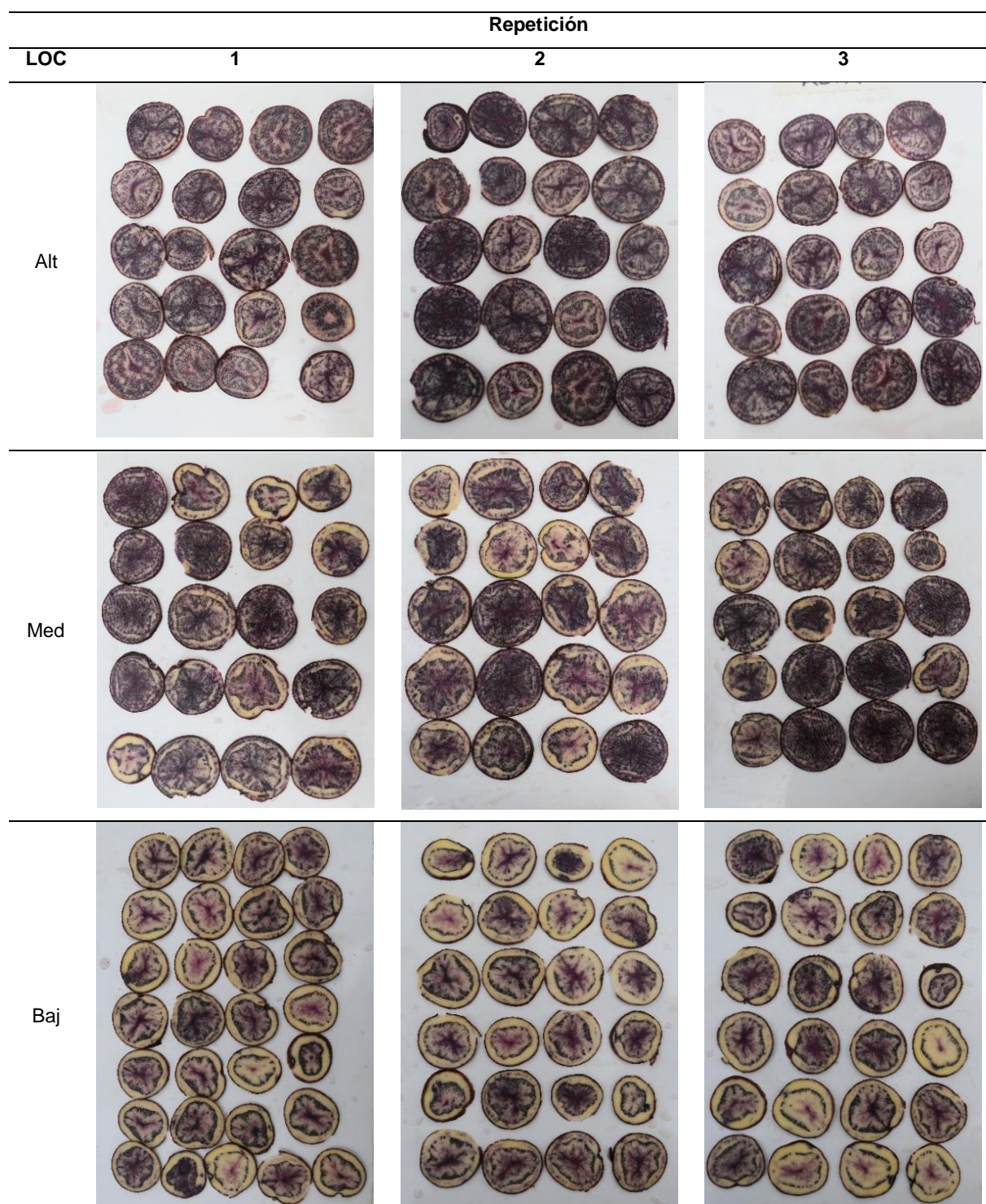


Figura suplementaria 16. Pigmentación en la carne en tubérculos del cultivar Violeta (*Solanum tuberosum*, Grupo Phureja), producidas en en localidades con altitudes contrastantes- Alt: Localidad alta; Med: Localidad media; Baj: Localidad baja. Fotos: Felipe Mon.