

ÁREAS BÁSICAS

SUSTANCIAS CON ACTIVIDAD CITOQUINÍNICA ESTIMULAN LA BROTAÇÃO DE YEMAS EN TUBERCULOS DE PAPA (1)

MANUEL GARCÍA-FLÓREZ (2); ALEXANDER PORTELA-RAMÍREZ (3);
VÍCTOR JULIO FLÓREZ-RONCANCIO (4*)

RESUMEN

Antes de la formación de brotes el tubérculo de papa sufre un período de dormancia característico de cada genotipo. En condiciones favorables para la tuberización, se interrumpe el crecimiento longitudinal del estolón y se ensancha la región subapical entre los dos últimos nudos de cada estolón. Entre los factores participantes de este proceso es clara la acción coordinada de varios fitorreguladores. La presencia de citoquininas en *S. phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia y en *S. tuberosum* L. variedades ICA-Única y Tuquerreña fue determinada en diferentes estadios del desarrollo del tubérculo: 00 – tubérculo en estadio de dormancia; 03 – tubérculo en el final de la dormancia y con brotes entre 2 y 3 mm de longitud; y 40 – inicio de la tuberización, ensanchamiento de las extremidades de los estolones al doble de su diámetro inicial. Las citoquininas fueron extraídas por cromatografía de capa fina y su detección y cuantificación se realizó por medio del bioensayo de la masa cotiledonar de rábano (*Raphanus sativus*). En Criolla Colombia, la variedad precoz de *S. phureja*, la presencia de citoquininas fue significativa en los estadios 00 y 03. Por otro lado, en las variedades de *S. tuberosum* las citoquininas fueron significativas en el estadio 03 para 'ICA-Única' (variedad precoz); y su presencia no se detectó en la var. Tuquerreña (variedad tardía). Se demostró la relación directa entre la concentración de citoquininas y la precocidad de las variedades: en las precoces, las citoquininas fueron detectadas y en la tardía no se hicieron evidentes.

Palabras clave: Citoquininas, tuberización, *Solanum tuberosum* L., *Solanum phureja* Juz. et Buk.

RESUMO

SUBSTÂNCIAS COM ATIVIDADE CITOCINÍNICA ESTIMULAM A BROTAÇÃO DE GEMAS EM TUBÉRCULOS DE BATATA

Antes de iniciar a brotação, o tubérculo de batata passa por um período de dormência característico de cada genótipo. Quando as condições são favoráveis à tuberização, o crescimento longitudinal do estolão é interrompido e se inicia o espessamento da região subapical entre a penúltima e a última gema. Entre os fatores envolvidos nesse processo é evidente a ação coordenada de vários fitorreguladores. A presença de citocininas em *S. phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia e em *S. tuberosum* L. variedades ICA-Única e Tuquerreña foi determinada em diferentes estádios do desenvolvimento do tubérculo: 00 – tubérculo em estágio de dormência; 03 – tubérculo no final da dormência e brotos com 2 a 3 mm de comprimento; e 40 – início da tuberização, espessamento das extremidades dos estolões ao dobro do diâmetro inicial. As citocininas foram extraídas por cromatografia de camada delgada e sua detecção e

(1) Recibido para publicación el 25 de Septiembre, 2007 y aceptado el 24 de Abril, 2009.

(2) Facultad de Salud, Universidad Surcolombiana. Neiva, Colombia. E-mail: garcia@usco.edu.co

(3) Universidad Distrital Francisco José de Caldas, Bogotá, Colombia. E-mail: alexanderportel@gmail.com

(4) Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia. A. A. 14490. Bogotá, Colombia. E-mail: vjflorezr@unal.edu.co

(*) Autor correspondiente.

quantificação observadas por meio do bioensaio da massa cotiledonar de rabanete (*Raphanus sativus*). Na espécie precoce *S. phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia a presença de citocininas foi detectada em quantidades significativas nos estádios 00 e 03. Por outro lado, nas variedades de *S. tuberosum* L. as citocininas foram significativamente maiores no estádio 03 para 'ICA-Única' (variedade precoce), e a sua presença não foi detectada na var. Tuquerreña (variedade tardia). Demonstrou-se a relação direta entre a concentração de citocininas e a precocidade das variedades analisadas durante a tuberização: as citocininas estiveram presentes nas variedades precoces e ausentes na tardia.

Palavras-chave: Citocininas, tuberização, *Solanum tuberosum* L., *Solanum phureja* Juz. et Buk.

ABSTRACT

CYTOKININ-LIKE SUBSTANCES ACTIVITY PROMOTES SHOOT SPROUTING IN POTATO TUBERS

Before sprouting, potato tubers pass through a period of dormancy which has an specific time for each variety. When the conditions are suitable for tuberset, stolon elongation stops and swelling starts between two last nodes of each stolon. Many factors are involved in this process, but an important and coordinated action between hormones is proposed. Cytokinins levels in both *S. tuberosum* L. varieties ICA-Única and Tuquerreña and *S. phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia were quantified during different stages of tuber development: 00 – potato tuber in stage of dormancy; 03 - tubers in break dormancy with buds between 2 to 3 mm of length; and 40 – initiation of tuber formation; swelling and duplicating initial diameter. Cytokinins were extracted by Thin Layer Chromatography, detection and quantification were carried out by cotyledon radish weight (*Raphanus sativus*) bioassay. In the species *S. tuberosum* L. var. Tuquerreña (late variety) the cytokinins were absent and, in the early variety ICA-Única were statistically higher in the stage 03, when initiate the filled of the tuber. Finally, in the early species *S. phureja* Juz. et Buk. variety Criolla Colombia, cytokinins were significant in the stage 00 and 03, with an evident increase in the last one. Our results indicate a strong relationship between cytokinins and tuber break dormancy: cytokinins were present in early varieties and absent in the late one.

Key words: Cytokinins, Tuberization, *Solanum tuberosum* L., *Solanum phureja* Juz. et Buk.

1. INTRODUCCIÓN

En condiciones apropiadas el tubérculo de papa rompe su estadio de dormancia con la formación de brotes y posteriormente de estolones. Una vez que estos alcanzan la fase de madurez fisiológica cesa su crecimiento para iniciar el proceso de tuberización (FERNIE y WILLMITZER, 2001). Este proceso es favorecido por los días cortos (DC), concentraciones bajas de nitrógeno, temperaturas bajas y altos contenidos de sacarosa (JACKSON, 1999). Las temperaturas diurnas y nocturnas deberán estar por debajo de 30°C y 20°C, respectivamente; y los efectos de la temperatura y el fotoperiodo dependen de la radiación: el efecto de días largos (DL) y alta temperatura se maximiza en baja radiación (EWING, 1995). Entretanto, el fotoperiodo crítico para la tuberización y la fuerza de la respuesta fotoperiodica varían entre los diferentes genotipos (SNYDER y EWING, 1989). También es determinante la acción coordinada de uno o más fitorreguladores del crecimiento, cuyos niveles fluctúan en las diferentes fases del proceso. Un ejemplo de esto es la producción de etileno, la cual es detectada durante el desarrollo del tubérculo y su inhibición, por medio de la acción de un antagonista, lleva a la formación prematura de brotes (SUTTLE, 1998a). Por otro lado, mientras que la

aplicación de giberelinas (GAs) regula negativamente la formación de tubérculos, la inhibición de su síntesis, incluso en condiciones desfavorables para la tuberización como el fotoperiodo de DL, la pueden estimular (CLAASSENS y VREUGDENHIL, 2000); además, la concentración de este fitorregulador disminuye en plantas transferidas de DL a DC (RAILTON y WAREING, 1973). El contenido de GA_{4/7} promueve la elongación del estolón (XU et al., 1998). Así mismo, la presencia de auxinas ha sido reportada durante los primeros estadios del desarrollo de los estolones, indicando su participación directa en el proceso de tuberización (OBATA-SASAMOTO y SUZUKI, 1979). Por su parte, el ácido indol-3-acético (AIA) inhibe la elongación de estolones estimulando la formación de tubérculos pequeños, mientras que, las concentraciones endógenas de ABA disminuyen durante la formación del estolón y el desarrollo del tubérculo (XU et al., 1998). Aunque tradicionalmente se considera a las citoquininas como inductoras del proceso de tuberización (PALMER y SMITH, 1969; MAUUK y LANGILLE, 1978; MELIS y VAN STADEN, 1984), algunos datos son controversiales y varios trabajos reportan un efecto inhibitorio en el desarrollo de los estolones, que sufren un retardo en la tuberización o son inducidos hacia la formación de brotes foliares y no de tubérculos (KUMAR y WAREING,

1974; WOOLLEY y WAREING, 1972; McGRADY et al., 1986). Estos efectos contradictorios pueden ser explicados en parte, por interacciones de las citoquininas con otros fitorreguladores, estimulando los estolones para la formación de tubérculos siempre que las concentraciones de GAs y de etileno sean bajas, o caso contrario, los estolones son inducidos hacia la formación de brotes foliares (VREUGDENHIL y STRUIK 1989). Por lo anterior, una mejor comprensión de la acción y regulación de las citoquininas en el proceso de tuberización es de relevancia para entender el desarrollo normal del tubérculo. En este trabajo se determinaron las concentraciones de sustancias con actividad citoquinínica (SAC) en tubérculos de papa de especies con precocidad opuesta, precoz y tardía, en estadios fenológicos clave durante el proceso de la tuberización. Los resultados demuestran una relación estrecha entre citoquininas y precocidad y soportan su función esencial al modular vías de señalización inductoras relacionadas con la ruptura de la fase de dormancia.

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Plantas

En el presente estudio se emplearon plantas de papa de la especie *S. phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia, de alta precocidad, y de la especie *S. tuberosum* L., variedades ICA-Única y Tuquerreña, precoz y tardía respectivamente.

Los tubérculos de las tres variedades descritas fueron sembrados en bolsas de polietileno negro calibre cuatro, con capacidad de 10 kg, conteniendo suelo orgánico. Al momento de la siembra se aplicaron en forma de corona 1200 kg ha⁻¹ de una formulación comercial 10:30:10.

Las plantas se cultivaron en condiciones de invernadero en la sabana de Bogotá, ubicada a 2600 m de altitud, con promedios anuales de 13,5 °C y 80% de temperatura y humedad relativa, respectivamente (IDEAM, 2009). En estas condiciones, en promedio los ciclos de cultivo para las variedades Criolla Colombia, ICA-Única y Tuquerreña son de 3,5; 5,5 y 6,5 meses respectivamente.

Las muestras del material vegetal fueron tomadas en tres estadios fenológicos de la planta, conforme HACK et al. (1993): 00 - tubérculo en estadio de dormancia y sin brotes; 03 tubérculo en estadio de dormancia y presentando brotes de 2-3 mm de longitud; y 40 - inicio de la tuberización, caracterizada por hinchamiento de las puntas de los primeros estolones al doble del diámetro inicial.

Extracción de Citoquininas

El protocolo de extracción se llevo a cabo de acuerdo con FELIPPE et al. (1985) y LETHAM (1971). Se colectaron muestras de tubérculos en los estadios predeterminados para luego macerarlas con una solución acuosa de MeOH 80% más ácido acético (1%) más BTH (40 mg mL⁻¹), guardando la relación (1 g: 10 mL). Después de 24 h fue realizado un primer filtrado cuyo residuo fue colocado en la misma solución para un segundo filtrado 24 h más tarde; el extracto total fue el producto de los dos filtrados. La muestra fue concentrada y retomada en 10mL de tampón fosfato pH 8,0 y posteriormente lavada con una solución conteniendo acetato de plomo 4% y ácido acético 0,5%. Al extracto filtrado se le adicionó polivinilpirrolidona (PVP) (50 mg mL⁻¹) y se filtró nuevamente. El pH fue ajustado a 3,0 con HCl 3 N y posteriormente lavado con acetato de etilo (3x). La fracción acuosa fue recolectada y ajustada con bicarbonato de sodio (pH 7,0) y lavada 3x con n-butanol. Finalmente, la fracción orgánica fue recolectada, secada y resuspendida en n-butanol (2 mL).

Cromatografía de capa fina

Para la separación del extracto se usó cromatografía de capa fina, para la cual se prepararon placas utilizando un extendedor de placa manual y 10 g de sílica gel por placa (1 g de sílica gel: 2mL de agua). Antes de su uso, las placas fueron activadas a 105 °C durante 30 minutos. La aplicación de la muestra (1mL) fue realizada con ayuda de un capilar y en forma de banda sobre la base de la placa, manteniendo márgenes inferiores y superiores de 2 cm. Una vez seca la muestra, se desarrolló el cromatograma con la fase móvil: isopropanol: amonio: agua (6:2:12 v/v). El cromatograma obtenido fue dividido en partes iguales: diez horizontalmente y cuatro verticalmente para un total de 40 fracciones, además de la fracción control compuesta de sílica gel, en la cual se corrió únicamente el juego de solventes.

Detección de Citoquininas

Para detección de SAC se empleó el bioensayo de aumento de masa cotiledonar descrito por LETHAM (1971). Fueron utilizadas semillas de rábano (*Raphanus sativus*) var. Rojo Redondo, germinadas en oscuridad a 25 °C durante 72 h; después de este periodo, se retiró el cotiledón interno de cada plántula. De estos, los más uniformes fueron transferidos a cubetas (26,5 x 10,5 cm, con 16 divisiones), colocando los haces cotiledonares en contacto con la solución producto de cada una de las fracciones de los cromatogramas, disueltas en agua destilada.

Cuatro cotiledones fueron colocados por división para un total de 64 por cubeta. Las cubetas fueron cubiertas con polipropileno transparente y mantenidas en cámara de crecimiento a 25 °C con luz fluorescente continua durante 72 h, la cual se obtuvo con lámparas de 34 vatios. Enseguida, los cotiledones fueron nuevamente pesados en balanza analítica.

Para la interpolación de los resultados, considerando tres repeticiones, se elaboró una curva patrón a base de quinetina en concentraciones de 0 mg a 100 mg, a intervalos de 20 mg.

Análisis Estadístico

En los extractos de los estadios fenológicos de las tres variedades los tratamientos corresponden a los diez Rfs - tasa de flujo (0,1 – 1,0), al testigo y al patrón (kinetina 10^{-3} M). Se utilizó el diseño estadístico completamente al azar, con los doce tratamientos ya descritos y cuatro repeticiones, para un total de 48 unidades experimentales para cada uno de los tres estadios en cada variedad. La variable de respuesta fue la masa cotiledonar después de 72 h de incubación. Los resultados de los bioensayos fueron sometidos a análisis de varianza y a la prueba de Tukey para comparación de medias entre tratamientos, con 5% de significancia, utilizando el programa SAS (Statistical Analysis System). Por último, los

promedios obtenidos se expresaron como porcentaje del testigo (100%), indicando así la presencia de sustancias con actividad citoquinínica.

3. RESULTADOS

Aumento de la masa cotiledonar de rábano

El extracto del macroestadio 00 correspondiente a la especie *Solanum phureja* Juz. et Buk. var. Criolla Colombia muestra un pico de promoción significativa de SAC en el Rf 0,7 (Tabla 1). En cuanto que los extractos de las variedades ICA-Única y Tuquerreña no influenciaron significativamente el aumento de la masa cotiledonar de rábano, en relación con el tratamiento testigo (Tablas 2 y 3).

Una característica de la var. Criolla Colombia fue la pronta emisión de brotes, los cuales aparecieron entre cinco y siete días después de la cosecha, mientras que, en las variedades ICA-Única y Tuquerreña este proceso tardó entre seis y siete semanas. El extracto del macroestadio 03 de la var. Criolla Colombia presentó picos de promoción significativa de SAC entre los Rfs 0,7 y 0,9 (Tabla 1). De manera similar, el extracto de la var. ICA-Única mostró un pico de promoción significativa de SAC en el Rf 0,7 (Tabla 2), sin embargo, de menor magnitud.

Tabla 1. Detección de sustancias con actividad citoquinínica por el bioensayo de la masa cotiledonar de rábano, en la fracción básica de extractos de 5g de masa fresca de papa en los estadios fenológicos 00, 03 y 40 de la variedad Criolla Colombia (*S. phureja* Juz. et Buk.). La masa cotiledonar (MC) se obtuvo del bioensayo, los valores en porcentaje son la expresión de la MC en función del testigo (100%) y la concentración estimada (CE) se obtuvo por medio de la ecuación $y = Bx + A$ ($A = 149,4$ y $B = 3,72$)

Rf	Estadio Fenológico								
	00			03			40		
	PC	%	CE μM	PC	%	CE μM	PC	%	CE μM
0,1	84,42 c*	102,58	-17,36	90,30 e	49,72	-15,77	180,35 c	76,92	8,42
0,2	73,85 c	89,73	-20,20	89,37 e	49,21	-16,02	195,15 bc	83,24	12,40
0,3	75,80 c	92,10	-19,67	89,85 e	49,48	-15,90	205,10 bac	87,48	15,08
0,4	75,65 c	91,92	-19,71	85,78 e	47,24	-16,99	198,18 bc	84,53	13,22
0,5	111,32 bac	135,26	-10,12	149,15 de	82,13	0,04	260,95 bac	111,30	30,09
0,6	83,92 c	101,97	-17,49	222,18 c	122,35	19,67	289,70 bac	123,57	37,82
0,7	137,43 a	166,99	-3,11	356,35 a	196,23	55,73	260,80 bac	111,24	30,05
0,8	92,80 bc	112,76	-15,10	290,15 b	159,77	37,94	317,87 a	135,58	45,39
0,9	82,05 c	99,70	-17,99	295,75 ba	162,86	39,44	294,65 bac	125,68	39,15
1,0	88,72 c	107,80	-16,20	211,47 dc	116,45	16,79	300,78 ba	128,29	40,80
Testigo	82,30 c	100,00	-17,93	181,60 dc	100,00	8,76	234,45 bac	100,00	22,97
Patrón	128,20 ba	155,77	-5,59	352,73 ba	194,23	54,76	304,10 ba	129,71	41,69

Rf = tasa de flujo.

* Promedios seguidos de la misma letra no difieren estadísticamente por la prueba de Tukey al 5% de probabilidad.

Tabla 2. Detección de sustancias con actividad citoquinínica por el bioensayo de la masa cotiledonar de rábano, en la fracción básica de extractos de 5g de masa fresca de papa en los estadios fenológicos 00, 03 y 40 de la variedad ICA-Unica (*S. tuberosum* L.). La masa cotiledonar (MC) se obtuvo del bioensayo, los valores en porcentaje son la expresión de la MC en función del testigo (100%) y la concentración estimada (CE) se obtuvo por medio de la ecuación $y = Bx + A$ ($A = 149,4$ y $B = 3,72$)

Rf	Estadio Fenológico								
	00			03			40		
	MC	%	CE	MC	%	CE	MC	%	CE
		μM			μM				μM
0,1	175,62 c*	72,87	7,15	50,85 d	69,59	-26,38	106,17 cbd	69,99	-11,51
0,2	157,77 c	65,46	2,35	44,97 d	61,54	-27,96	99,70 cd	65,72	-13,25
0,3	167,60 c	69,54	5,00	45,75 d	62,61	-27,75	109,45 cbd	72,15	-10,63
0,4	203,93 bc	84,61	14,76	58,30 d	79,79	-24,38	134,40 cb	88,60	-3,92
0,5	314,73 a	130,58	44,55	63,00 dc	86,22	-23,11	85,33 d	56,25	-17,11
0,6	299,02 ba	124,06	40,32	94,60 ba	129,46	-14,62	131,65 cbd	86,78	-4,66
0,7	307,60 a	127,62	42,63	116,22 a	159,05	-8,81	127,17 cbd	83,83	-5,86
0,8	229,28 bac	95,13	21,58	92,45 bac	126,52	-15,20	136,40 cb	89,91	-3,38
0,9	228,47 bac	94,79	21,36	100,22 ba	137,16	-13,11	147,55 b	97,26	-0,38
1,0	164,85 c	68,40	4,26	53,10 d	72,67	-25,77	122,65 cbd	80,85	-7,08
Testigo	241,02 bac	100,00	24,73	73,07 bdc	100,00	-20,41	151,70 b	100,00	0,72
Patrón	305,23 a	126,64	41,99	114,05 a	156,08	-9,39	211,80 a	139,62	16,88

Rf = tasa de flujo

* Promedios seguidos de la misma letra no difieren estadísticamente por la prueba de Tukey al 5% de probabilidad.

Tabla 3. Detección de sustancias con actividad citoquinínica por el bioensayo de la masa cotiledonar de rábano, en la fracción básica de extractos de 5g de masa fresca de papa en los estadios fenológicos 00, 03 y 40 de la variedad Tuquerreña (*S. tuberosum* L.). El masa cotiledonar (MC) se obtuvo del bioensayo, los valores en porcentaje son la expresión del PC en función del testigo (100%) y la concentración estimada (CE) se obtuvo por medio de la ecuación $y = Bx + A$ ($A = 149,4$ y $B = 3,72$)

Rf	Estadio Fenológico								
	00			03			40		
	MC	%	CE	MC	%	CE	MC	%	CE
		μM			μM				μM
0,1	163,40 a*	80,68	3,87	62,67 bc	78,96	-23,20	140,18 b	91,90	-2,37
0,2	131,22 a	64,79	-4,77	58,40 bc	73,58	-24,35	137,52 b	90,16	-3,08
0,3	162,15 a	80,07	3,53	58,42 bc	73,60	-24,34	126,47 b	82,91	-6,05
0,4	138,40 a	68,34	-2,84	50,10 c	63,12	-26,58	140,90 b	92,38	-2,17
0,5	193,35 a	95,47	11,92	52,05 c	65,58	-26,06	157,85 b	103,49	2,37
0,6	209,15 a	103,27	16,16	132,93 a	167,48	-4,31	159,68 ba	104,69	2,87
0,7	256,43 a	126,62	28,87	126,60 a	159,51	-6,02	174,80 ba	114,60	6,93
0,8	205,35 a	101,40	15,14	89,47 bac	112,73	-16,00	133,05 b	87,23	-4,28
0,9	221,35 a	109,30	19,44	118,62 ba	149,45	-8,16	170,30 ba	111,65	5,72
1,0	166,23 a	82,08	4,63	62,47 bc	78,71	-23,26	170,35 ba	111,68	5,73
Testigo	202,52 a	100,00	14,38	79,37 bac	100,00	-18,71	152,53 b	100,00	0,94
Patrón	264,93 a	130,82	31,16	129,40 a	163,03	-5,26	224,10 a	146,92	20,18

Rf = tasa de flujo

*Promedios seguidos de la misma letra no difieren estadísticamente por la prueba de Tukey al 5% de probabilidad.

Para el extracto de la var. Tuquerreña no se constataron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 3).

Al iniciarse el llenado del tubérculo, durante el estadio 40, no fueron detectadas diferencias significativas en la masa de los cotiledones de rábano expuestos a los extractos de las diferentes variedades estudiadas (Tablas 1 a 3). Apenas, en comparación con el tratamiento testigo, se destacan los picos de inhibición significativa

presentes en los Rfs 0,2 y 0,5 de la var. ICA-Única (Tabla 2).

Curva patrón y concentración de citoquininas

La tabla 4 presenta los valores de la curva patrón de calibración, teniendo en cuenta el aumento de masa de los cotiledones del rábano cv. Rojo Redondo, en función de incrementos en la concentración de quinetina. El ajuste de esta curva presentó un r^2 de 0,96.

Tabla 4. Determinación de la concentración de sustancias con actividad citoquinínica en función de la masa cotiledonar de rábano. Los valores estimados (\hat{y}) se obtuvieron por medio de la ecuación $y = Bx + A$ ($A = 149,4$ y $B = 3,72$), con $r^2 = 0,96$.

Concentración de quinetina μM	Masa cotiledonar mg	\hat{y}
0	183,25	149,40
20	209,75	223,80
40	252,75	298,20
60	377,75	372,60
80	459,75	447,00
100	529,00	521,40

4. DISCUSIÓN

La fase final de crecimiento y desarrollo del tubérculo puede ser considerada como el punto inicial del periodo de dormancia (CLAASSENS y VREUGDENHIL, 2000). La duración de este periodo es influenciada además de los factores ambientales, que son percibidos por las partes aéreas de la planta, por las características de precocidad propias de cada especie, específicamente de la naturaleza del meristemo latente (МОК, 1994). La longitud de este periodo de dormancia en última instancia determina la utilización de los tubérculos de papa, para su procesamiento industrial o para el consumo doméstico.

De las variedades estudiadas, debido a su precocidad alta, 'Criolla Colombia' presentó valores significativos de SAC en el periodo de dormancia, sugiriendo el aumento y la participación activa de esta fitohormona en tejidos de tubérculos de papa durante el almacenamiento poscosecha (SUTTLE et al., 1998b).

Se detectaron SAC cuando se presentaron los primeros brotes en las variedades precoces (Criolla Colombia e ICA-Única), lo que indica la acción inductora de la clase hormonal, la cual estimula división celular en tejidos (VREUGDENHIL y STRUIK, 1989). No obstante en la variedad tardía (Tuquerreña), a pesar de la presencia de brotes, las concentraciones de SAC no son estadísticamente diferentes a las del

tratamiento testigo. Los primeros brotes del tubérculo de papa son estimulados por factores externos, periodo también de gran actividad hormonal, donde las citoquininas actúan de forma promotora.

La aplicación de citoquininas en tubérculos de papa estimula el crecimiento de los brotes (HEMBERG, 1970). De esta forma, en las variedades precoces en discusión se presentaría un aumento sustancial de citoquininas desde su estadio de dormancia hasta la formación de los brotes. CLAASSENS y VREUGDENHIL (2000) reportan que los contenidos de citoquininas se incrementan rápidamente durante la quiebra de la dormancia y, posteriormente, disminuyen conforme se da el desarrollo de los brotes.

En el fenómeno de la tuberización, las citoquininas también desempeñan un papel importante, promoviendo la inducción de los tubérculos o convirtiendo el estolón en un brote foliar. La tuberización implica una serie de pasos donde actúa simultáneamente un conjunto de fitorreguladores y factores que coordinan el desarrollo del proceso (VREUGDENHIL y STRUIK, 1989). Su iniciación es acompañada de cambios bioquímicos relevantes: el acúmulo de azúcares y la producción de proteínas de reserva (VISSER et al., 1994).

Las citoquininas aumentan la capacidad de los tejidos jóvenes de funcionar como demandas

metabólicas (TAIZ y ZEIGER, 1998). De esta forma, pueden actuar movilizando metabolitos a los sitios de formación de tubérculos creando vertederos metabólicos. También estarían involucradas en el control de actividades enzimáticas que regulan el metabolismo de carbohidratos (CLAASSENS y VREUGDENHIL, 2000).

Sin embargo, no se detectaron SAC de forma significativa en el inicio de la tuberización (estadio 40), en ninguna de las tres variedades estudiadas.

Con los resultados anteriores se observa en los estadios estudiados una mayor presencia de SAC en la var. Criolla Colombia, a diferencia de la var. ICA-Única que sólo evidenció SAC en el estadio 03 y de la var. Tuquerreña que en ningún estadio mostró la presencia de SAC. Así, se demuestra la relación directa entre precocidad y citoquininas: donde las SAC aumentan antes y durante la formación de brotes. De esta forma, el periodo de dormancia prolongado en la variedad tardía estaría asociado con bajas concentraciones de citoquininas, en comparación con las dos variedades precoces.

Este estudio suministra resultados nuevos sobre la presencia de sustancias con actividad citoquinínica en el proceso de tuberización en tres variedades de papa, que presentan periodos de dormancia diferentes. Es un insumo adicional para análisis comparativos con otros reguladores de crecimiento durante las diferentes etapas de formación del tubérculo, para entender el fenómeno de la tuberización como un todo.

REFERENCIAS

- CLAASSENS, M.M.J.; VREUGDENHIL, D. Is dormancy breaking of potato tubers the reverse of tuber initiation? *Potato Research*, v.43, p.347-369, 2000.
- EWING, E.E. The role of hormones in potato (*Solanum tuberosum* L.) tuberization. In: Davies, P.J. (Ed.). *Plant Hormones Physiology, Biochemistry and Molecular Biology*, Dordrecht, 1995. p.698-724.
- FELIPPE, G.M.; VALIO, I.F.M.; PEREIRA, M.F.A.; SHARIF, R. R.; VIEIRA, S.R.. *Fisiologia do Desenvolvimento Vegetal*. 2.ed. Campinas: Editora da Unicamp, 1985, 66p.
- FERNIE, A.R.; WILLMITZER, L. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiology*, v.127, p.1459-1465, 2001.
- HACK, V. H.; GALL, H. KLEMKE, TH.; KLOSE, R.; MEIER, U.; STAUB, R.; WITZENBERGER, A. Phänologische Entwicklungsstadien der kartoffel (*Solanum Tuberosum* L.). *Nachrichtenbl. Dent. Pflanzenschutz*, v.45, p.11-19, 1993.
- HEMBERG, T. The action of some cytokinins on the rest-period and the content of acid growth-inhibiting substances in potato. *Physiologia Plantarum*, v.23, p.850-58, 1970.
- IDEAM. Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales (Ideam), En: <http://www.ideam.gov.co>. Consultado en enero de 2009.
- JACKSON, S.D. Multiple signaling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiology*, v.119, p.1- 8, 1999.
- KUMAR, D.; WAREING, P.F. Studies on tuberization of *Solanum andigena*. II. Growth hormones and tuberization. *New Phytologist*, v.73, p.833-840, 1974.
- LETHAM, D.S. Regulators of cell division in plant tissues XII. A cytokinin bioassay using excised radish cotyledons. *Physiologia Plantarum*, v.25, p.391-96, 1971.
- MAUUK, C.S.; LANGILLE, A.R. Physiology of tuberization in *Solanum tuberosum* L. *Plant Physiology*, v.62, p.438-42, 1978.
- McGRADY, J.J.; STRUIK, P.C.; EWING E.E. Effects of exogenous applications of cytokinins on the development of potato (*Solanum Tuberosum* L.) cuttings. *Potato Research*, v.29, p.191-205, 1986.
- MELIS, R.J.M.; VAN STADEN J. Tuberization and hormones. *Zeitschrift Fuer Pflanzenphysiologie*, v.113, p.271-283, 1984.
- MOK, M.C. Cytokinins and plant development: an overview. In: *Cytokinins Chemistry, Activity and Function*. Boca Raton: CRC Press, 1994. p.155-166.
- OBATA-SASAMOTO, H.; SUZUKI H. Activities of enzymes relating to starch synthesis and endogenous levels of growth regulators in potato stolon tips during tuberization. *Physiologia Plantarum*, v.45, p.320-324, 1979.
- PALMER, C.E.; SMITH O.E. Cytokinins and tuber initiation in the potato *Solanum tuberosum* L. *Nature*, v.221, p.279-280, 1969.
- RAILTON, I.D.; WAREING, P.F. Effects of daylength on endogenous gibberellins in leaves of *Solanum andigena*. *Physiologia Plantarum*, v.28, p.88-94, 1973.
- SNYDER, R.G.; EWING, EE. Interactive effects of temperature, photoperiod and cultivar on tuberization of potato cuttings. *HortScience*, v.24, p.336-338, 1989.
- SUTTLE, J.C. Involvement of ethylene in potato microtuber dormancy. *Plant Physiology*, v.118, p.843-848, 1998a.
- SUTTLE, J.C. Post harvest changes in endogenous cytokinins and cytokinin efficacy potato tubers in relation to bud endodormancy. *Physiologia Plantarum*, v.103, p.59-69, 1998b.
- TAIZ, L.; ZEIGER, E. *Plant physiology*. 2.nd edition. Sunderland: Sinauer Associates 1998. 792 p.
- VISSER, R.G.F.; VREUGDENHIL, D.; HENDRIKS, T.; JACOBSEN, E. Gene expression and carbohydrate content during stolon to tuber transition in potatoes (*Solanum tuberosum*). *Physiologia Plantarum*, Edinburgh, v. 90, p. 285-292. 1994.

VREUGDENHIL, D.; STRUIK, S. The synthesis, transport and metabolism of endogenous cytokinins. **Plant Cell and Environment**, v. 2, p. 93-106, 1989.

WOOLLEY, D.J.; WAREING, P.F. The interaction between growth promoters in apical dominance. Hormonal interaction, movement and metabolism of a cytokinin in rootless cuttings. **New Phytologist**, v.71, p.781-793, 1972.

XU, X.; VAN LAMMEREN, A.; VERMEER E.; VREUGDENHIL, D. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. **Plant Physiology**, v.117, p.575-584. 1998.