

Factores y mecanismos relacionados con la dormancia en tubérculos de papa. Una revisión

Factors and mechanisms related to tuber dormancy in potato: an overview

Luis Ernesto Rodríguez^{1,2} y Liz Patricia Moreno¹

RESUMEN

Los tubérculos de la papa (*Solanum tuberosum* L.), al momento de la cosecha y por un tiempo determinado, se encuentran en estado dormante. La dormancia se induce con el inicio de la tuberización y se define como un período en el cual no ocurre ningún crecimiento visible de los brotes. Las hormonas vegetales están involucradas en todas las fases de progresión de la dormancia. Si bien el ácido abscísico (ABA) y el etileno son necesarios para su inducción, sólo el primero se requiere para su mantenimiento. Los niveles de ABA se incrementan durante la formación de los tubérculos, se mantienen constantes durante la dormancia y disminuyen con el crecimiento activo de los brotes. Un incremento en los niveles del ácido giberélico (AG) es necesario para inducir la formación del tubérculo, mientras que una sensibilidad mayor a las citoquininas es determinante para la pérdida de la dormancia. Cambios en los contenidos de ácido indol acético (AIA) y AG, están relacionados con la regulación del crecimiento del brote una vez se rompe la dormancia. Se ha comprobado que un factor importante, que contribuye tanto a la inducción de la tuberización como a la pérdida de la dormancia, es el flujo simplástico que controla la asignación de azúcares, el cual se inicia con un meristemo apical dormante aislado simplásticamente. La pérdida de dormancia se asocia con la conexión simplástica del meristemo del brote con la red de floema del tubérculo, y con una descarga simplástica en la región de la yema, todo lo cual favorece el crecimiento activo de los nuevos brotes.

Palabras clave: hormonas, poscosecha, dormancia, propagación.

ABSTRACT

At harvest, and for a definite period, potato tubers (*Solanum tuberosum* L.) remain dormant. Defined as a period in which there is no visible bud growth, this condition is induced at the beginning of tuberization. Plant hormones are involved in all phases of dormancy. Although Abscisic Acid (ABA) and ethylene are necessary for its induction, only the former is needed for its maintenance. The levels of this hormone increase during tuber formation, remain steady during dormancy, and go down with active bud growth. The first of these processes depends on high levels of Gibberellic Acid (GA), while the interruption of dormancy is determined by an enhanced sensitivity to cytokinins. Once dormancy has been stopped, bud growth regulation is related to changes in Indole Acetic Acid (IAA) and GA levels. Starting from a symplastically isolated, dormant apical meristem, the (symplastic) flow that controls sugar allocation has been observed to contribute to both tuber induction and dormancy breakdown. The latter is associated to the symplastic connection between the apical meristem and the tuber's floem, and to a symplastic unloading into the bud region, all of which favors the active growth of the new buds.

Key words: hormones, postharvest, tuber, dormancy, propagation.

Introducción

A diferencia de otros productos vegetales, la papa (*Solanum tuberosum* L.) se almacena completamente hidratada, característica que dificulta su transporte y la convierte en un producto altamente perecedero. Las pérdidas anuales de estos tubérculos en poscosecha fluctúan entre el 10 y 15%, siendo la brotación prematura uno de los factores más limitantes (Firman y Allen, 2007). En los países andinos, los problemas asociados con pérdidas durante el almace-

namiento son menores, debido a que la oferta del producto es permanente todo el año.

Según Lang *et al.* (1987), durante el ciclo de vida los tubérculos de la papa pueden presentar tres tipos de dormancia: endodormancia, paradormancia y ecodormancia. Inmediatamente después de la formación del tubérculo, y por un periodo de tiempo determinado después de la cosecha, los meristemos de las yemas presentan endodormancia y no brotan. Durante un almacenamiento prolongado, los

Fecha de recepción: 18 de febrero de 2010. Aceptado para publicación: 28 de julio de 2010

¹ Departamento de Agronomía, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá (Colombia).

² Autor de correspondencia. lerodriguezmo@unal.edu.co; lpmorenof@unal.edu.co

tubérculos pierden la endodormancia e inician la brotación. Por lo general, el brote apical se torna dominante e inhibe el crecimiento de los otros brotes, los cuales continúan en estado paradormante. Cuando los tubérculos son almacenados a temperaturas inferiores a 3°C no brotan, independientemente del grado de avance fisiológico de la dormancia, presentando un estado de ecodormancia (Suttle, 2007).

A pesar de los enormes progresos realizados en la última década, el conocimiento primario de los procesos que controlan la dormancia de este tubérculo es incipiente. Se ha generado conocimiento reciente acerca de los efectos del estado de dormancia del tubérculo sobre la expresión de genes, niveles de proteína, actividad enzimática y contenido hormonal. Sin embargo, los procesos fundamentales que controlan la transición entre la detención del ciclo celular (depresión metabólica) y la reanudación del crecimiento de los meristemos y su actividad metabólica continúan sin conocerse por completo (Suttle, 2007).

En Colombia, el nombre de papa criolla (*Solanum tuberosum* Grupo Phureja) corresponde a los morfotipos que presentan tubérculos con color de piel y carne amarillo (fenotipo yema de huevo) (Rodríguez *et al.*, 2009). Aunque ocupa un lugar privilegiado por su aceptación y características organolépticas, la ausencia de un periodo de dormancia limita su uso a nivel doméstico e industrial, debido a la alta perecibilidad que resulta de una rápida brotación. A su vez, esto determina que la comercialización y el procesamiento se deban realizar en el menor tiempo posible (Bonilla *et al.*, 2009).

Las investigaciones que permitan comprender algunos de los factores relacionados con la ausencia de dormancia en los tubérculos de la papa criolla son de gran importancia para fitomejoradores y productores de papa para consumo en fresco, procesada y como semilla, en la medida en que constituyen herramientas para mejorar la competitividad y generar nuevas opciones para el desarrollo del sector agrícola de Colombia.

En este artículo se revisan algunos mecanismos relacionados con el periodo de dormancia de los tubérculos de la papa y los factores asociados que hasta ahora se han relacionado con su inducción o finalización. Entre estos factores se mencionan las hormonas, que desempeñan un papel esencial en la regulación de la dormancia, especialmente en las fases de inducción y progresión. Finalmente se revisa el papel del metabolismo de los azúcares, tanto en la inducción de la formación de los tubérculos, como en el progreso y la pérdida de la dormancia.

Características generales de la dormancia

En la papa, los procesos de tuberización y dormancia tienen una estrecha vinculación biológica (Claassens, 2002; Lulai, 2004; Vreugdenil, 2004). La inducción y el mantenimiento de la dormancia inician con la tuberización (Claassens, 2002; Nambara y Marion-Poll, 2005; Hancock *et al.*, 2008) y se pierden gradualmente después de la cosecha, durante el almacenamiento (Suttle, 2007; Campbell *et al.*, 2008; Suttle y Destefano-Beltrán, 2008). El periodo de dormancia está regulado por una red compleja de reacciones metabólicas que ocurren en el citosol y en los plastidios, con evidencias que sugieren que la regulación de la síntesis está determinada por el estado metabólico celular, factores genéticos y ambientales (Baguma *et al.*, 2003; Mukerjee y Robyt, 2005). Se considera que el fenómeno de dormancia o detención del metabolismo (desarrollo) es una estrategia que favorece la supervivencia del tubérculo en condiciones de estrés ambiental (Suttle, 2007).

La dormancia del tubérculo está definida como la ausencia de crecimiento visible de los brotes (Suttle, 2007). La dormancia total se induce con la tuberización y se prolonga hasta el inicio de la brotación, aunque, comúnmente y para fines prácticos, se utiliza el término dormancia en poscosecha, la cual empieza en el momento de la separación del tubérculo de la planta madre (Malagamba, 1997). En muchos estudios la duración del periodo de dormancia del tubérculo se ha medido utilizando la fecha de cosecha como punto de inicio. Sin embargo, en condiciones de campo, la fecha de cosecha puede variar de acuerdo con otros parámetros no relacionados, como fecha de siembra, clima y condiciones de campo (Suttle, 2007).

La tuberización se induce por señales ambientales como días cortos, bajas temperaturas y mayor contenido de humedad en el suelo (Lulai, 2004; Cenzano *et al.*, 2007). Las fluctuaciones en la longitud del día se perciben en las hojas y determinan la floración, y mediante señales a los estolones vía floema (Yu *et al.*, 2007), inducen la formación de los tubérculos (Rodríguez-Falcón *et al.*, 2007). La señal para la inducción de la tuberización se produce en las hojas a través del fitocromo. A raíz de esto, el ácido giberélico (AG) activa una señal transmisible a la región subapical del estolón, la cual cambia la orientación de la división celular, para producir expansión radial en lugar de crecimiento longitudinal (Hannapel *et al.*, 2004; Viola *et al.*, 2007; Cenzano *et al.*, 2007), mediante transporte apoplástico hacia el meristemo apical y la región subapical (Hancock *et al.*, 2008). Seguidamente se presenta una descarga de fotoasimilados en las células del parénquima lateral, que

causa un ensanchamiento de la región subapical por la acumulación de proteínas y carbohidratos que son transformados en almidones permitiendo el desarrollo de los tubérculos (Shewry, 2003; Cenzano *et al.*, 2007; Hancock *et al.*, 2008).

Viola *et al.* (2007) demostraron que la inducción de la tuberización y la elongación del estolón están asociadas con un cambio en la descarga del floema (de apoplástica a simplástica) en la región subapical anterior al meristemo. Así, la elongación del estolón se asocia con un meristemo apical activo que recibe un flujo simplástico continuo de metabolitos, y la tuberización con un meristemo apical dormante aislado simplásticamente hasta el inicio de la brotación (Hancock *et al.*, 2008).

Una vez se induce la formación del tubérculo no hay división celular en el meristemo apical, permaneciendo las yemas inactivas, aunque las condiciones de humedad, temperatura y oxígeno en el medio sean óptimas (Claassens, 2002; Prat, 2004; Suttle y Mornet, 2005; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006; Destefano Beltrán *et al.*, 2006a; Viola *et al.*, 2007; Campbell *et al.*, 2008). Luego de la separación del tubérculo de la planta, el floema del tubérculo acumula sacarosa vía apoplástica y hay transporte activo de asimilados por toda la red de floema (Hancock *et al.*, 2008), dando como resultado la pérdida gradual de la dormancia (Claassens, 2002; Law y Suttle, 2005; Suttle y Mornet 2005; Suttle *et al.*, 2005; Destefano-Beltrán *et al.*, 2005; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a). Así, el tubérculo cumple una doble función al desempeñarse como órgano de almacenamiento y de propagación (Agrawal *et al.*, 2008).

Una vez se interrumpe la dormancia, las señales de iniciación del crecimiento del brote inducen división celular y alargamiento, a semejanza de lo que ocurre en el estolón antes de la tuberización (Lulai, 2004). Como los solutos están disponibles nuevamente, la conexión simplástica del tubérculo se restablece (Hancock *et al.*, 2008), trayendo consigo un flujo simplástico de metabolitos y moléculas de señalización que se difunden libremente en la zona meristemática (Viola *et al.*, 2007; Hancock *et al.*, 2008). Teniendo en cuenta la regulación hormonal, la expresión de los genes y el metabolismo de los carbohidratos, Vreugdenil (2004) plantea que los mecanismos operativos que regulan la tuberización y el crecimiento de los brotes después de la dormancia son similares y no deben considerarse como procesos opuestos e individuales.

Generalmente se considera que la dormancia se pierde cuando un tubérculo contiene uno o más brotes con una longitud mayor de dos milímetros (Viola *et al.*, 2007). Sin

embargo, no es evidente si el crecimiento está controlado dentro de los brotes (endodormancia) o por el resto del tubérculo (paradormancia) (Viola *et al.*, 2007).

La longitud del periodo de dormancia depende del genotipo, las condiciones ambientales pre y poscosecha, la madurez del tubérculo al momento de la cosecha y los daños mecánicos presentados durante el crecimiento y el almacenamiento (Malagamba, 1997; Sonnewald, 2001; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a). En precosecha, los principales factores asociados a la reducción del periodo de dormancia son de naturaleza edáfica y corresponden a: temperaturas altas, bajo contenido de humedad y baja fertilidad. En poscosecha dichos factores son: temperatura de almacenamiento (mayor a 10°C), cantidad y tipo de luz, sanidad y manejo de los tubérculos (Destefano-Beltrán *et al.*, 2006). La regulación de estos procesos es importante para mantener tubérculos de buena calidad y brotes vigorosos en los tubérculos-semilla (Lulai, 2004), debido a que los productores de papa para semilla requieren métodos seguros y eficaces para terminar la dormancia del tubérculo y estimular prematuramente el establecimiento de nuevos cultivos (Suttle, 2004a; Alexopoulos *et al.*, 2007).

La pérdida de la dormancia y el inicio del crecimiento del brote están acompañados por numerosos cambios bioquímicos, muchos de los cuales son perjudiciales para la calidad nutricional y el procesamiento de la papa (Claassens, 2002; Suttle, 2004b; Suttle y Mornet, 2005) y generan pérdidas económicas considerables para productores y procesadores (Destefano-Beltrán *et al.*, 2006; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a; Campbell *et al.*, 2008; Suttle, 2009).

Control hormonal de la dormancia

En estos tubérculos, las hormonas endógenas desempeñan un papel esencial en la regulación de la dormancia, especialmente en las fases de inducción y progresión (Suttle, 2004b; Suttle y Destefano-Beltrán, 2008; Suttle y Destefano-Beltrán, 2009; Sorce *et al.*, 2009). El periodo de dormancia del tubérculo está regulado por las concentraciones relativas de inhibidores y promotores de crecimiento, lo cual hace compleja la interpretación de la interacción hormonal. A esto se suma el hecho de que los tejidos de los tubérculos presentan sensibilidad diferencial a las hormonas, la cual además cambia según la edad fisiológica y el tiempo transcurrido después de la cosecha (Viola *et al.*, 2007; Suttle, 2007). Auxinas, giberelinas (GA), citoquininas, ácido abscísico (ABA), etileno y jasmonato han sido relacionados con el ciclo de vida del tubérculo (Hannapel *et al.*, 2004).

El ABA y el etileno se consideran inhibidores del crecimiento, mientras las giberelinas y las citoquininas actúan como promotoras del desarrollo de los brotes (Sonnewald, 2001). El ABA es necesario para la iniciación y el mantenimiento de la dormancia, mientras que las citoquininas están implicadas en el cese de la misma (Suttle, 2003; Suttle, 2004b; Destefano-Beltrán y Suttle, 2004; Suttle y Destefano-Beltrán, 2008).

Ácido abscísico

El ABA es la hormona que regula el desarrollo y la supervivencia de las plantas en condiciones de estrés (Lee *et al.*, 2006) y se considera el principal regulador del inicio y mantenimiento de la dormancia en tubérculos de papa (Destefano-Beltrán *et al.*, 2006; Suttle y Destefano-Beltrán, 2009). Sin embargo, los mecanismos que regulan el contenido de ABA durante la dormancia, así como los lugares de síntesis y catabolismo aún son desconocidos (Suttle *et al.*, 2005; Destefano-Beltrán *et al.*, 2005; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a; Suttle y Destefano-Beltrán, 2009).

El ABA se mueve vía apoplasto, por el xilema, desde la raíz hasta las hojas, donde su movimiento se da únicamente por vía simplástica (Hartung *et al.*, 2002). Para el mantenimiento de la dormancia se requiere la presencia continua de ABA, la cual resulta de un equilibrio dinámico entre su biosíntesis y degradación. La intensificación de esta última favorece progresivamente la pérdida de la dormancia (Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a). El ABA es un sesquiterpeno que determina una serie de eventos fisiológicos durante la formación de los tubérculos-semilla, como la acumulación de compuestos de reserva, la prevención de la brotación precoz, la tolerancia a la deshidratación y la inducción y el desarrollo de la dormancia (Kermode, 2005; Jiménez *et al.*, 2006). Ortiz y Flórez (2008) encontraron que en variedades del Grupo Andígena, el ABA participa en el proceso de tuberización, inhibiendo el crecimiento de las yemas y retardando la formación de estolones. Aunque en el tubérculo, el contenido de ABA disminuye progresivamente durante el almacenamiento, no se conoce una concentración mínima que induzca la pérdida de la dormancia, lo que sugiere que otros reguladores de crecimiento están involucrados en su control (Alexopoulos *et al.*, 2007).

Sonnewald (2001) y Suttle *et al.* (2005) encontraron que el ABA se metaboliza activamente en los tejidos del tubérculo, alcanza su nivel máximo después de cosecha, y disminuye progresivamente durante el almacenamiento hasta la pérdida de la dormancia (Biemelt *et al.*, 2002; Destefano-Beltrán *et al.*, 2005). Lulai y Suttle (2005) y Destefano-Beltrán *et*

al. (2006a) hallaron que en tubérculos almacenados las concentraciones de ABA aumentan después de la cosecha, y se mantienen durante el almacenamiento. Estas concentraciones basales de ABA pueden ser importantes en la regulación de procesos fisiológicos como la dormancia y la suberización de heridas en tubérculos de papa (Suttle *et al.*, 2006; Destefano-Beltrán *et al.*, 2006a; Lulai *et al.*, 2008). Estos resultados sugieren que el contenido de ABA durante la dormancia del tubérculo está controlado por un equilibrio entre su síntesis y degradación.

La identificación de genes que regulan el metabolismo del ABA ha mostrado que estos, a su vez, están regulados tanto a nivel transcripcional como pos-transcripcional.

Citoquininas

Evidencias recientes sugieren que un incremento en el contenido de citoquininas está asociado a la finalización de la dormancia, mientras que un incremento en el contenido de giberelinas es importante para la iniciación del crecimiento de los brotes (Suttle, 2003). Las citoquininas son conocidas por su capacidad para estimular la división celular, y se ha observado que su concentración disminuye en tejidos vegetales que están saliendo de la fase G-1 del ciclo celular (Francis y Sorrell, 2001). La inhibición del crecimiento de los meristemas en tubérculos dormantes se asocia a la detención del proceso de división de las células meristemáticas del brote en la fase G-1 del ciclo celular (Campbell *et al.*, 2005). Los niveles endógenos de citoquininas son relativamente bajos en tubérculos altamente dormantes, los cuales además no responden a su aplicación exógena (Suttle, 2004b). El aumento en el contenido y la sensibilidad a las citoquininas puede ser el factor principal que conduce a la pérdida de la dormancia, mientras que cambios en el contenido de ácido indolacético (AIA) y AG pueden influir directamente en la regulación del crecimiento del brote (Suttle, 2004b).

Las citoquininas endógenas son agentes naturales de rompimiento de la dormancia en tubérculos de papa (Suttle, 2004b). Están presentes en todo el tubérculo y se distribuyen uniformemente entre el tejido apical, lateral e internodal en estado de dormancia. La pérdida de la dormancia coincide con un aumento leve en los niveles basales libres de citoquininas en los brotes apicales y el tejido adyacente. Además de un incremento en el contenido de citoquinina, la progresión de la dormancia se caracteriza por una sensibilidad creciente del tubérculo dormante a las citoquininas. Inmediatamente después de la cosecha, y durante el almacenamiento temprano en poscosecha, los tubérculos son insensibles a las citoquininas exógenas

(Turnbull y Hanke, 1985; Suttle, 2002). Ortiz y Flórez (2008) encontraron en *S. tuberosum* - Grupo Andígena - cultivar Criolla Colombia, que concentraciones bajas de ABA y altas de citoquinina pueden favorecer la ausencia del periodo de dormancia en este cultivar diploide.

El crecimiento de los brotes está acompañado por incrementos endógenos tanto de AIA como de GA. Así, aunque la progresión de la dormancia del tubérculo y el crecimiento del brote requieren la síntesis y la acción concertada de muchas hormonas, el ABA y las citoquininas parecen ser las principales en la regulación de la dormancia (Suttle, 2004b).

Auxinas

Las auxinas naturales y sintéticas, como es el caso del AIA y su derivado sintético, inhiben el crecimiento de los brotes en tubérculos dormantes (Suttle, 2004a), aunque la evidencia sobre su papel es controvertida. Sorce *et al.* (2009) encontraron que en yemas dormantes de tubérculos recién cosechados, el AIA libre se acumula principalmente en el meristemo apical, hojas y primordios de yemas laterales, al igual que en los tejidos vasculares que rodean el meristemo apical, mientras que al final del periodo de almacenamiento, únicamente el primordio de las yemas axilares en crecimiento presentó niveles apreciables de auxinas. Esto indica que el AIA no es directamente responsable de la inhibición de la brotación, aunque las auxinas podrían acortar el periodo de dormancia.

Los datos reportados no apoyan el efecto del AIA y de otras auxinas endógenas en el control de la dormancia del tubérculo, pero sugieren su papel en el crecimiento del brote. Esto es consistente con la hipótesis de que las auxinas son reguladores esenciales de la progresión del ciclo celular en todos los tejidos de la planta (Francis y Sorrell, 2001). Como tal, se requeriría un umbral de concentración de AIA para el crecimiento del brote, pero no para la iniciación del crecimiento (Suttle, 2004b). El AIA está relacionado con la inducción de los brotes, pues su concentración aumenta en las yemas de los tubérculos durante la pérdida de la dormancia, contrastando con lo observado para ABA (Sorce *et al.*, 2005). De acuerdo con evidencias recientes, hormonas como el AIA, que induce la brotación, tienen un papel decisivo en el control de la dormancia del tubérculo, a pesar de que las hipótesis clásicas atribuyen mayor importancia al equilibrio entre reguladores que promueven la dormancia y promotores que regulan la brotación (Sorce *et al.*, 2009).

Giberelinas

El papel de las GA endógenas en la regulación de la dormancia en tubérculos de papa está relacionado con cambios

en los niveles endógenos durante la progresión natural de la dormancia (Suttle, 2004a). El incremento en el contenido endógeno de GA solo es evidente una vez se inicia el crecimiento de los brotes (Coleman *et al.*, 2001; Suttle, 2004b). Las giberelinas parecen tener poca importancia en la pérdida de la dormancia, pero desempeñan un papel fundamental sobre el control del crecimiento del brote (Viola *et al.*, 2007). La pérdida de la dormancia se puede acelerar mediante la aplicación de GA durante el crecimiento de los tubérculos en la planta madre; sin embargo, la eficacia depende del grado de desarrollo de la planta y de la madurez de los tubérculos en el momento de la aplicación (Alexopoulos *et al.*, 2006).

Etileno

Los tubérculos de la papa, al igual que otros órganos de almacenamiento, producen cantidades limitadas de etileno (Suttle, 2003). La producción de etileno se incrementa inmediatamente después de la cosecha y posteriormente baja (Cvikrova *et al.*, 1994). No es evidente si esta elevación transitoria en la producción de etileno está relacionada con la dormancia de los tubérculos o con el estrés causado por la cosecha (Suttle, 2004b). El efecto del etileno en la brotación de los tubérculos de papa se ha estudiado extensivamente. Ryłski *et al.* (1974) y Suttle (2004b) demostraron que un tratamiento breve con etileno puede determinar la finalización prematura del periodo de dormancia del tubérculo, mientras que un tratamiento continuo causa la inhibición del crecimiento del brote, con la acumulación indeseable de los azúcares reductores (Prange *et al.*, 1998). Sin embargo, el efecto del etileno sobre la dormancia depende del momento y la duración de la aplicación (Alexopoulos *et al.*, 2007). El etileno y el ABA son conocidos por su acción sinérgica y antagónica en numerosos procesos de desarrollo. En tubérculos de papa aún no se han caracterizado la naturaleza ni el grado de interacción entre estas dos hormonas que promueven la dormancia (De Bruxelles y Roberts, 2001).

La producción de etileno aumenta cuando los tubérculos salen de la dormancia e inician la brotación. El significado fisiológico de este aumento no es claro, aunque se atribuye a un incremento en la respiración. En ciertas condiciones se ha encontrado que el etileno acelera la salida de la dormancia. Su aumento puede estar relacionado con el papel del etileno endógeno en la terminación de la dormancia, o con otros acontecimientos asociados al crecimiento temprano de los brotes (Suttle, 2003; Suttle, 2004b).

Jasmonatos y brasinosteroides

El desarrollo del tubérculo es un proceso complejo que requiere la interacción de factores ambientales, bioquímicos

y genéticos. La evidencia de la acción de los jasmonatos en el desarrollo del tubérculo tiene que ver con incrementos en las concentraciones internas, observados durante la formación de los estolones (Cenzano *et al.*, 2007). Los jasmonatos están asociados con el inicio de la tuberización (Suttle, 2004b). La aplicación de ácido jasmónico (JA) incrementa el grosor del meristemo y reduce la longitud del primordio de la hoja en el ápice del estolón, cuando está en forma de gancho. En estolones hinchados, el tratamiento con JA causa una diferenciación temprana del tejido vascular, especialmente de los elementos del xilema, y un alargamiento de los meristemos. El contenido endógeno de ácido jasmónico se ha medido en tubérculos en desarrollo y en brotes elongados (Abdala *et al.*, 2000), sin embargo, su papel en la dormancia aún no ha sido determinado (Suttle, 2004b).

Los brasinosteroides (BS) son hormonas asociadas al crecimiento de las plantas, con un amplio espectro de actividad biológica, incluyendo la promoción e inhibición del crecimiento (Clouse y Sasse, 1998). Recientemente se ha demostrado que actúan sinérgicamente con las auxinas (Prat, 2004). No obstante, aunque el tratamiento con brassinolide suprime la brotación de los tubérculos, tanto el efecto de las concentraciones internas de BS sobre la dormancia de los tubérculos, como su posible efecto sobre el control de la misma son todavía desconocidos (Suttle, 2007).

Otros compuestos

Los compuestos fenólicos son una clase diversa de productos naturales, muchos de los cuales tienen una actividad que inhibe el crecimiento. El peridermo de la papa es una fuente rica de fenoles. Estudios recientes han demostrado que la pérdida de dormancia del tubérculo está acompañada por una reducción en el contenido de ácido fenólico y un incremento en los niveles de fenoles conjugados (Cvikrová *et al.*, 1994). Aunque estos resultados sugieren que los compuestos fenólicos cumplen un papel en la regulación de la dormancia del tubérculo, no prueban su participación en este proceso (Suttle, 2004b).

Dormancia y metabolismo de azúcares

El almidón es el principal carbohidrato de reserva de la papa. Se sintetiza durante la formación del tubérculo y se degrada para proveer los carbohidratos necesarios para el crecimiento de los brotes (Claassens, 2002). Durante el ciclo de vida, el tubérculo experimenta una transición funcional de vertedero acumulador de asimilados a fuente de asimilados para el desarrollo de los brotes (Viola *et al.*,

2007). En el desarrollo del tubérculo, el parénquima de almacenamiento convierte activamente asimilados solubles (sacarosa y aminoácidos) en reservas poliméricas (almidón y proteína) (Ferne y Willmitzer, 2001). La tuberización se caracteriza por la inducción de descarga simplástica en la región hinchada del estolón, mientras que el brote apical constituye un dominio discreto de células aisladas simplásticamente del resto del tubérculo. El cese del aislamiento simplástico del brote apical trae como consecuencia el inicio del crecimiento del mismo. Este cambio fisiológico está relacionado con la acumulación de carbohidratos y el posterior crecimiento del brote (Viola *et al.*, 2007). En la madurez, más del 70% de los carbohidratos de reserva del tubérculo son almacenados como almidón, convirtiéndose en solutos compatibles que son transportados para el sostenimiento de los brotes (Viola *et al.*, 2007).

La movilización y el transporte de carbohidratos y otros nutrientes, desde el parénquima de almacenamiento hacia los brotes en crecimiento, es indispensable para la transición vertedero-fuente sufrida por el tubérculo (Viola *et al.*, 2007), la cual puede estar antecedida de la activación del vertedero (crecimiento del brote). Sin embargo, la pérdida total de la dormancia se puede definir como el establecimiento de la relación fuente-vertedero entre el brote (vertedero) y el parénquima del almacenamiento (fuente).

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

Al evaluar el metabolismo de los carbohidratos durante el periodo de dormancia y brotación, Claassens (2002) encontró que durante la iniciación de la primera hay síntesis de almidón, mientras que al final de la misma predomina el desdoblamiento de esta molécula hacia sus monómeros constituyentes, en este caso la sacarosa (Suttle, 2007). Se asume que este cambio funcional permite la difusión de sacarosa en el apoplasto de tubérculos fuente, haciendo que quede disponible para la absorción en el floema y el transporte hacia los brotes (Viola *et al.*, 2007). Se puede concluir que los brotes de los tubérculos dormantes son metabólicamente activos, aunque su crecimiento se ve limitado por el sustrato debido al aislamiento simplástico en que se encuentran, y por tanto favorecido por la reconexión simplástica. Esta reconexión se da por cambios en la descarga del floema, de la vía apoplástica a la simplástica, durante el desarrollo del tubérculo. De allí la importancia

del flujo plasmodesmatal en el ciclo de vida del tubérculo de la papa.

Perspectivas futuras

Es necesario profundizar en el conocimiento de los factores asociados a la inducción de la tuberización, el desarrollo de los tubérculos, el periodo de dormancia y la brotación, el metabolismo de los azúcares y el almidón, teniendo en cuenta su interacción compleja con las condiciones ambientales y la diversidad de mecanismos hormonales, enzimáticos y moleculares que regulan este sistema en la zona ecuatorial.

En papa criolla es importante identificar los procesos bioquímicos que regulan la biosíntesis y la actividad de las hormonas durante la inducción y el desarrollo de los tubérculos, para conocer los mecanismos responsables de esta actividad y poder explicar la razón de la ausencia del periodo de dormancia.

Es posible que en tubérculos de papa criolla esta característica esté relacionada con un desbalance en el equilibrio ABA-citoquininas, debido a que en la fase final del desarrollo del follaje se sintetizan en mayor cantidad los inductores de la dormancia y la cosecha se realiza con el follaje verde antes de alcanzar su senescencia.

Adicionalmente, la ausencia de dormancia en los tubérculos de la papa criolla podría estar asociada a la ausencia de aislamiento simplástico en el brote apical, lo que permite una rápida conversión de carbohidratos almacenados en azúcares disponibles para el inicio de la brotación, incluso antes de la senescencia del follaje, y esto trae como consecuencia la conectividad del floema, facilitando una rápida brotación. En la papa criolla aún no se ha determinado si existe conectividad funcional entre floema y transporte simplástico durante el desarrollo de los brotes; tampoco se han establecido los mecanismos implicados en la regulación de la descarga del floema. Este conocimiento permitiría comprender los mecanismos asociados con el desarrollo y la madurez fisiológica de los tubérculos en una planta con follaje fotosintéticamente activo.

El desafío en el futuro es determinar cuáles factores ambientales, genéticos y hormonales controlan la tuberización y la progresión de la dormancia en los tubérculos de la papa criolla, por ser un cultivo de interés estratégico para Colombia que, por efecto del termo-fotoperiodo, solo tuberiza en las condiciones de las montañas alto-andinas.

Literatura citada

- Abdala, G., G. Castro, O. Miersch y D. Pearce. 2000. Changes in jasmonate and gibberellins levels during development of potato plants (*Solanum tuberosum*). *Plant Growth Regul.* 36, 121-126.
- Agrawal, L., S. Chakraborty, D.K. Jaiswal, S. Gupta, A. Datta y N. Chakraborty. 2008. Comparative proteomics of tuber induction, development and maturation reveal the complexity of tuberization process in potato (*Solanum tuberosum* L.). *J. Proteome Res.* 7(9), 3803-3817.
- Alexopoulos, A.A., K.A. Akoumianakis y H.C. Passam. 2006. Effect of plant growth regulators on the tuberisation and physiological age of potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers grown from true potato seed. *Can. J. Plant Sci.* 86, 1217-1225.
- Alexopoulos, A.A., K.A. Akoumianakis, S.N. Vemmos y H.C. Passam. 2007. The effect of postharvest application of gibberellic acid and benzyl adenine on the duration of dormancy of potatoes produced by plants grown from TPS. *Postharv. Biol. Technol.* 46(1), 54-62.
- Baguma, Y., C. Sun, S. Ahlandsberg, J. Mutisya, S. Palmqvist, P. Rubaihayo, M. Magambo, T. Egwang, H. Larsson y C. Jansson. 2003. Expression patterns of the gene encoding starch branching enzyme II in the storage roots of cassava (*Manihot esculenta* Crantz). *Plant Sci.* 164, 833-839.
- Biemelt, S., M. Hajirezaei, E. Hentschel y U. Sonnewal. 2002. Comparative analysis of abscisic acid content and starch degradation during storage of tubers harvested from different potato varieties. *Biomed. Life Sci.* 43, 371-382.
- Bonilla, M.E., F. Cardozo y A. Morales. 2009. Agenda prospectiva de investigación y desarrollo tecnológico para la cadena productiva de la papa en Colombia con énfasis en papa criolla. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Bogotá.
- Campbell, M.A., L.A. Beers, L.L. Huckle y J.C. Suttle. 2005. Chemically forced and natural dormancy progression in potato tubers induces similar patterns of gene expression. *American Society of Plant Biologists*, Rockville, MD.
- Campbell, M.A., E. Segear, L. Beers, D.C. Knauber y J.C. Suttle. 2008. Dormancy in potato tuber meristems: chemically induced cessation in dormancy matches the natural process based on transcript profiles. *Funct. Integr. Genom.* 8, 317-328.
- Claassens, M.M.J. 2002. Carbohydrate metabolism during potato tuber dormancy and sprouting. Tesis de doctorado. Wageningen University, Wageningen, The Netherlands.
- Cenzano, A., G. Abdala y B. Hause. 2007. Cytochemical immunolocalization of allene oxide cyclase, a jasmonic acid biosynthetic enzyme, in developing potato stolons. *J. Plant Physiol.* 164(11), 1449-1456.
- Coleman, W.K., D.J. Donnelly y S.E. Coleman. 2001. Potato microtubers as research tools: a review. *Amer. J. Potato Res.* 78, 47-55.
- Clouse, S.D. y J.M. Sasse. 1998. Brassinosteroids: essential regulators of plant growth and development. *Annu. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol.* 49, 427-451.
- Cvikrová, D., L.S. Sukhova, J. Eder y N.P. Korableva. 1994. Possible involvement of abscisic acid, ethylene and phenolic acids in potato tuber dormancy. *Plant Physiol. Biochem.* 32, 685-691.

- De Bruxelles, G.L. y M.R. Roberts. 2001. Signals regulating multiple responses to wounding and herbivores. *Crit. Rev. Plant Sci.* 20, 487-521.
- Destefano-Beltrán, L.J. y J.C. Suttle. 2004. Regulation of ABA biosynthesis during potato tuber dormancy: molecular characterization of a putative potato ABA2 gene. p. 123. En: Annual Meeting of the American Society of Plant Biologists (Plant Biology 2004). Lake Buena Vista, FL.
- Destefano-Beltrán, L.J., D.C. Knauber, L.L. Huckle y J.C. Suttle. 2005. Changes in ABA biosynthesis and metabolism-related gene expression during meristem dormancy in potato tubers. p. 34. En: Abstract Book Plant Sciences Institute "Meristems 2005". Ames, IA.
- Destefano-Beltrán, L.J., D.C. Knauber, L.L. Huckle y J.C. Suttle. 2006. Chemically forced dormancy termination mimics natural dormancy progression in potato tuber meristemos by reducing ABA content and modifying expression of genes involved in regulating ABA synthesis and metabolism. *J. Expt. Bot.* 57(11), 2879-2886.
- Destefano-Beltrán, L.J., D.C. Knauber, L.L. Huckle y J.C. Suttle. 2006a. Effects of postharvest storage and dormancy status on ABA content, metabolism, and expression of genes involved in ABA biosynthesis and metabolism in potato tuber tissues. *Plant Mol. Biol.* 61(4-5), 687-697.
- Fernie, A.R. y L. Willmitzer. 2001. Molecular and biochemical triggers of potato tuber development. *Plant Physiol.* 127, 1459-1465.
- Firman D.M. y E.J. Allen. 2007. Agronomic practices. pp. 719-738. En: Vreugdenhil, D., J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D.K.L. MacKerron y H.A. Ross (eds.). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam.
- Francis, D. y D.A. Sorrell. 2001. The interface between the cell cycle and plant growth regulators: a mini review. *Plant Growth Regul.* 33, 1-12.
- Hancock, R.D., A.G. Roberts y R. Viola. 2008. A role for symplastic gating in the control of the potato tuber life cycle. *Plant Signal Behav.* 3(1), 27-29.
- Hannapel, D.J., H. Chen, F.M. Rosin, K. Banerjee y P.J. Davies. 2004. Molecular controls of tuberization. *Amer. J. Potato Res.* 81, 5-16.
- Hartung, W., A. Sauter y E. Hose. 2002. Abscisic acid in the xylem: where does it come from, where does it go to. *J. Exp. Bot.* 53, 27-32.
- Jiménez, J.A., D. Rodríguez, O. Lorenzo, G. Nicolás y C. Nicolás. 2006. Characterization of a protein kinase (FsPK₄) with an acidic domain regulated by abscisic acid and specifically located in *Fagus sylvatica* L. seeds. *J. Plant Physiol.* 163, 761-769.
- Kermode, A.R. 2005. Role of abscisic acid in seed dormancy. *J. Plant Growth Regul.* 24, 319-344.
- Lang, G.A., G.C. Martin y R.L. Darnell. 1987. Ende-, para- and ecodormancy: physiological terminology and classification for dormancy research. *HortScience* 22, 371-377.
- Law, R.D. y J.C. Suttle. 2005. Chromatin remodeling in plant cell culture: patterns of DNA methylation and histone H3 and H4 acetylation vary during growth of asynchronous potato cell suspensions. *Plant Physiol. Biochem.* 43, 527-534.
- Lee, K.H., H.Y. Kim, H.L. Piao, S.M. Choi, F. Jiang, W. Hartung, I. Hwang, J.M. Kwak, I.J. Lee e I. Hwang. 2006. Activation of glucosylase via stress-induced polymerization rapidly increases active pools of abscisic acid. *Cell* 126(6), 1109-1120.
- Lulai, E.C. 2004. Proceedings from the symposium: recent advances in the physiology of tuberization and dormancy. *Amer. J. Potato Res.* 81, 251-252.
- Lulai, E.C. y J.C. Suttle. 2005. Potato tuber abscisic acid: concentration dynamics and involvement in wound response. pp. 775-777. En: 16th Triennial Conference of the European Association for Potato Research, Bilbao, España.
- Lulai, E.C., J.C. Suttle y S.M. Pederson. 2008. Regulatory involvement of abscisic acid in potato tuber wound-healing. *J. Exp. Bot.* 59(6), 1175-1186.
- Malagamba, P. 1997. Producción de tubérculos-semillas de papa. Fisiología y manejo de tubérculos-semillas de papa. Fasc. 2.2-97. Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima.
- Mukerjea, R. y J.F. Robyt. 2005. Starch biosynthesis: further evidence against the primer nonreducing-end mechanism and evidence for the reducing-end two-site insertion mechanism. *Carbohydr. Res.* 340(13), 2206-2211.
- Nambara, E. y A. Marion-Poll. 2005. Abscisic acid biosynthesis and catabolism. *Annu. Rev. Plant Biol.* 56, 165-185.
- Ortiz, L.Y. y V.J. Flórez. 2008. Comparación cuantitativa de ácido abscísico y citoquininas en la tuberización de *Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz et Buk. *Agron. Colomb.* 26(1), 32-39.
- Prat, S. 2004. Hormonal and day length control of potato tuberization. pp. 574-596. En: Davies, P.J. (ed.). *Plant hormones: biosynthesis, signal transduction, action*. Kluwer Academic Publ., Dordrecht, The Netherlands.
- Prange, R.K., W. Kalt, B.J. Daniels-Lake, C.L. Liew, J. Walsh, P. Dean, R. Coffin y R.T. Page. 1998. Alternatives to currently used potato sprout suppressants. *Postharvest News and Information* 8, 37-41.
- Rodríguez-Falcón, M., J. Bou y S. Prat. 2007. Seasonal control of tuberization in potato: conserved elements with the flowering response. *Annu. Rev. Plant Biol.* 57, 151-180.
- Rodríguez, L.E., C.E. Núñez y N. Estrada. 2009. Criolla Latina, Criolla Paisa y Criolla Colombia, cultivares de papa criolla para el departamento de Antioquia (Colombia). *Agron. Colomb.* 27(3), 289-303.
- Rylski, I., L. Rappaport e Y.K. Prat. 1974. Dual effects of ethylene on potato dormancy and sprout growth. *Plant Physiol.* 53, 658-662.
- Shewry, P.R. 2003. Tuber storage proteins. *Ann. Bot.* 91, 755-769.
- Sorce, C., R. Lorenzi, B. Parisi y P. Ranalli. 2005. Physiological mechanisms involved in potato (*Solanum tuberosum*) tuber dormancy and the control of sprouting by chemical suppressants. *Acta Hort.* 684, 177-186.
- Sorce, C., L. Lombardi, L. Giorgetti, B. Parisi, P. Ranalli y R. Lorenzi. 2009. Indoleacetic acid concentration and metabolism changes during bud development in tubers of two potato (*Solanum tuberosum*) cultivars. *J. Plant Physiol.* 166(10), 1023-1033.
- Sonnenwald, U. 2001. Control of potato tuber sprouting. *Trends Plant Sci.* 6(8), 333-335.

- Suttle, J.C. 2002. Dormancy-related changes in cytokinin efficacy and metabolism in potato tubers during post harvest storage. *Plant Growth Regul.* 35, 199-206.
- Suttle, J.C. 2003. Auxins-induced sprout growth inhibition: role of endogenous ethylene. *Amer. J. Potato Res.* 80, 303-309.
- Suttle, J.C. 2004a. Involvement of endogenous gibberellins in potato tuber dormancy and early sprout growth: a critical evaluation. *J. Plant Physiol.* 161, 157-164.
- Suttle, J.C. 2004b. Physiological regulation of tuber dormancy. *Amer. J. Potato Res.* 81, 253-262.
- Suttle, J.C. 2007. Dormancy and sprouting. pp. 287-309. En: Vreugdenhil, D., J. Bradshaw, C. Gebhardt, F. Govers, D.K.L. MacKerron y H.A. Ross (eds.). *Potato biology and biotechnology advances and perspectives*. Elsevier, Amsterdam.
- Suttle, J.C., L.J. Destefano-Beltran, D.C. Knauber y L.L. Huckle. 2005. Changes in ABA content, metabolism and expression of genes involved in ABA biosynthesis and degradation in potato (*Solanum tuberosum* L.) tuber meristems during chemically forced dormancy termination. pp. 994-996. En: 16th Triennial Conference of the European Association for Potato Research. Bilbao, España.
- Suttle, J.C. y L. Destefano-Beltrán. 2008. Hormone metabolism during potato tuber dormancy. p. 23. En: *Plant and Animal Genome XVI*. San Diego, CA.
- Suttle, J.C. y L. Destefano-Beltrán. 2009. Role of metabolism in ABA homeostasis during potato tuber dormancy. *Amer. J. Potato Res.* 86(2), 159.
- Suttle, J.C., E.C. Lulai y L.J. Destefano-Beltrán. 2006. Effects of wounding on tuber ABA content and expression of genes involved in ABA biosynthesis and metabolism. p. 209. En: *Potato Association of America/Solanaceae 2006*. Madison, WI.
- Suttle, J.C. y R. Mornet. 2005. Mechanism-based irreversible inhibitors of cytokinin dehydrogenase. *J. Plant Physiol.* 162(11), 1189-1196.
- Viola, R., J. Pelloux, A. van der Ploeg, T. Gillespie, N. Marquis, A.G. Roberts y R.D. Hancock. 2007. Symplastic connection is required for bud outgrowth following dormancy in potato (*Solanum tuberosum* L.) tubers. *Plant Cell Environ.* 30, 973-983.
- Vreugdenil, D. 2004. Comparing potato tuberization and sprouting: opposite phenomena? *Amer. J. Potato Res.* 81, 275-281.
- Yu, Y.Y., C.C. Lashbrook y D.J. Hannapel. 2007. Tissue integrity and RNA quality of laser microdissected phloem of potato. *Planta* 226(3), 797-803.

