

# Comparación cuantitativa de ácido abscísico y citoquininas en la tuberización de *Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz. et Buk.

Comparative quantification of abscisic acid and cytokinins on tuberization process in *Solanum tuberosum* L. and *Solanum phureja* Juz. et Buk.

Luz Yineth Ortiz<sup>1</sup> y Víctor Julio Flórez<sup>2</sup>

## RESUMEN

De las 30 variedades de papa cultivadas en Colombia tan solo 10 poseen importancia comercial. Entre otros factores, este número es limitado por la acción de hormonas endógenas que aceleran diferentes fases del proceso de tuberización, especialmente en las especies más precoces. En este trabajo fueron recolectadas muestras de tubérculos de diferentes especies de papa (*Solanum tuberosum* L. var. ICA-Única y Tuquerreña, y *Solanum phureja* Juz. et Buk. var. Yema de Huevo), en los estadios fenológicos de desarrollo 03, 10 y 40. Posteriormente, las concentraciones de ácido abscísico (ABA) presentes en la fracción ácida y de citoquininas presentes en la fracción orgánica de los extractos fueron determinadas a través de Cromatografía Líquida de Alta Eficiencia. Los resultados en las variedades estudiadas relacionan la precocidad de la tuberización con la ausencia de ABA y los periodos de mayor latencia con su presencia; por otro lado, las concentraciones de citoquininas fueron evidentes en las variedades con mayor precocidad. Es decir, en *S. phureja* Juz. et Buk. var. Yema de Huevo se encontraron concentraciones bajas de ABA y altas de citoquininas; mientras que en ICA-Única y, en especial, en Tuquerreña, variedades con periodos de latencia mayor, las concentraciones de ABA fueron altas y las de citoquininas menos significativas.

**Palabras clave:** fitorreguladores, papa, Clae.

## ABSTRACT

Of all 30 potato varieties cultivated in Colombia only 10 possess a commercial importance. Among other factors, this number is limited by the action of endogenous hormones that accelerate different phases of tuberization process, especially in the earliest species. In this work, the samples of tubers from different potato species *Solanum tuberosum* L. vars. ICA-Unica, Tuquerreña and *Solanum phureja* Juz. et Buk. var. Yema de Huevo were collected at the phenological stages of development 03, 10 and 40. Later, the concentrations of abscisic acid in the acid fraction and ones of cytokinins in the organic fraction of the extracts were determined by high performance liquid chromatography. The results in studied varieties show a relationship between the early tuberization and ABA absence, while the periods of deep latency were related with ABA presence; otherwise, the cytokinin levels were high in the varieties with early tuberization. That is to say, it was found in *S. phureja* Juz. et Buk. var. Yema de Huevo, characterized by early tuberization, low ABA concentrations and considerable levels of cytokinins, whereas, in varieties with periods of prolonged latency, such as ICA-Unica and, especially, Tuquerreña, ABA concentrations were considerable, but those of cytokinin not.

**Key words:** phyto regulators, potato, HPLC.

## Introducción

Entre las etapas de desarrollo del ciclo de la papa se encuentra el proceso de tuberización. Este es regulado por las características propias de la variedad, la edad de la semilla, la temperatura del suelo, la humedad, la nutrición, la intensidad y duración de la luz (favorecido en días cortos), la acción de fitorreguladores y por la incidencia de plagas y enfermedades. Todos estos factores, además de afectar el cultivo, influyen directamente en su rentabilidad.

Ghassan *et al.* (2000) consideran el inicio de la tuberización a partir del ensanchamiento de los estolones. Este proceso ocurre, dependiendo de la precocidad de la variedad, entre 5 y 7 semanas después de la siembra. Durante esta etapa, los asimilados producidos por el follaje son utilizados para el crecimiento del estolón e iniciación de la tuberización. Inicialmente una planta puede formar entre 20 y 30 tubérculos, de los cuales, entre 5 y 15 estarán maduros al momento de la cosecha.

Fecha de recepción: diciembre 22 de 2007. Aceptado para publicación: abril 9 de 2008

<sup>1</sup> Programa de Maestría en Ciencias Agrarias, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. luzyinethortiz@yahoo.com.es

<sup>2</sup> Profesor asociado, Facultad de Agronomía, Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. vjflorezr@unal.edu.co

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

El proceso de la tuberización puede controlarse modificando el aporte de nitrógeno a la planta. Se sabe que este nutriente no afecta la inducción de la tuberización, pero sí inhibe la formación del tubérculo después de que la inducción se ha producido. Se desconocen los mecanismos de esta inhibición, sin embargo, no se descarta la participación de las relaciones entre giberelinas (GAs/ABA) y entre nitrógeno/carbohidratos. De esta última, se señala que niveles altos de carbohidratos con relación al contenido de nitrógeno promoverían el proceso. Otro factor determinante para la tuberización es la temperatura: condiciones entre los 15 y los 18 °C favorecen el proceso, mientras que en condiciones con valores mayores se presenta un alto grado de inhibición, aun más en fotoperiodos largos. El efecto negativo de la temperatura sobre la tuberización es diferente de acuerdo al lugar de recepción del estímulo; así, cuando el dosel se somete al aumento de temperatura, la tuberización se afecta severamente, fenómeno quizás asociado con el aumento de las concentraciones de GAs en las zonas meristemáticas. Por otro lado, si el estímulo se aplica en el sustrato, no se previene la acción de la señal inductora de tuberización, pero sí se atrasa la formación del tubérculo (Jackson, 1999).

Con relación a los fitorreguladores, se sabe que el contenido de GA<sub>4/7</sub> promueve la elongación del estolón e inhibe la formación del tubérculo; contrariamente, el ABA exógeno reduce la longitud del estolón. Por su parte, el ácido indol-3-acético (AIA) inhibe la elongación de los 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. Finalmente, las citoquininas exógenas parecen no afectar ni la elongación ni la formación del tubérculo (Xu *et al.*, 1998); sin embargo, la rapidez del proceso de tuberización en especies precoces estaría relacionada con sus concentraciones endógenas (García-Flórez *et al.*, 2007).

Con base en estudios locales previos (Flórez-Roncancio *et al.*, 2000a y Flórez-Roncancio *et al.*, 2000b) y de otras

latitudes (Ewing, 1995; Xu *et al.*, 1998; Suttle y Hulstrand, 1994; Coleman y King, 1984; Suttle, 1996; Suttle, 2001; Suttle y Banowez, 2000, y Kannangara *et al.*, 1978) se puede aseverar que uno o más fitorreguladores están involucrados en el proceso de tuberización. Se ha determinado la posible presencia de auxinas, giberelinas, citoquininas y ácido abscísico por bioensayos utilizando la técnica de cromatografía de capa fina. Sin embargo, en nuestras condiciones y en las variedades objeto del presente estudio no se tienen reportes precisos de las concentraciones de estos compuestos. La cuantificación de dichos fitorreguladores por cromatografía líquida de alta eficiencia (Clae) en especies precoces y tardías permitirá confirmar la información previa obtenida por bioensayos y conocer de forma más precisa la participación de ABA y de citoquininas en la formación del tubérculo.

El objetivo de este trabajo fue cuantificar las concentraciones de ABA y de citoquininas por Clae en estadios predeterminados, durante el proceso de la tuberización en especies de papa con precocidad opuesta *Solanum phureja* Juz. *et* Buk. variedad Yema de Huevo y *Solanum tuberosum* L. variedades ICA-Única y Tuquerreña.

## Material y métodos

El trabajo de campo se realizó en condiciones de invernadero de casa de mallas del Centro de Investigaciones Tibaitatá de Corpoica, ubicado en el municipio de Mosquera (Cundinamarca), a 2.550 msnm, con temperatura promedio anual de 14 °C, 675 mm anuales de precipitación y una humedad relativa del 80%. Su ubicación geográfica es de 4° 42' latitud norte y 72° 12' longitud oeste. La parte analítica se desarrolló en el Laboratorio de Nutrición Animal de Corpoica.

Se utilizaron plantas de *S. phureja* Juz. *et* Buk. var. Yema de Huevo y de *S. tuberosum* L. vars. ICA-Única y Tuquerreña, en los siguientes estadios, según Hack *et al.* (1993): 03 - tubérculos en final de latencia y con brotes 2 a 3 mm de longitud; 10 - expansión foliar de las primeras hojas; y 40 - inicio de la tuberización: hinchamiento de las puntas de los primeros estolones al doble del diámetro inicial.

## Extracción de fitohormonas

Para la extracción y fraccionamiento del extracto se utilizó la metodología previamente establecida por Flórez-Roncancio *et al.* (2000a). Se colectaron 2,5 g de masa fresca vegetal para luego macerarlas con una solución acuosa de MeOH 80% acidificado + BTH (hidroxitolueno butilado). Después de 24 horas en la oscuridad a 4 °C y con agitación

continua, se procedió a la remoción del metanol en evaporador rotativo a temperatura de 40 °C; posteriormente, se retomó el filtrado en volumen conocido de tampón fosfato pH 8,0 para luego ser lavado con una solución de acetato de plomo 4% más ácido acético 0,5%. Después de cada lavado se filtró la solución, recolectándose la fracción orgánica de esta y se lavó tres veces con igual volumen de carbonato de sodio 5%. Al filtrado obtenido se le adicionó polivinilpirrolidona (PVP) 50 mg·L<sup>-1</sup> de volumen original de la muestra y se filtró nuevamente. La solución obtenida fue ajustada a pH de 2,5 a 3,0 con ácido clorhídrico y se procedió a lavar la muestra tres veces con acetato de etilo. Por último se recolectaron las fracciones orgánica y acuosa.

Para la detección del ácido abscísico, contenido dentro de la fracción orgánica, se procedió a lavar esta fracción tres veces con bicarbonato de sodio 5% y se recolectó la fracción acuosa (Flórez *et al.*, 2000b). Esta fracción fue acidificada a pH 3 y posteriormente lavada tres veces con acetato de etilo; se concentró hasta sequedad en un rotavapor y se retomó en volumen conocido de 2 mL de metanol grado Clae.

Para la detección de citoquininas, la fracción acuosa se llevó a pH 7 con bicarbonato de sodio 5% y se lavó tres veces con n-butanol, y se concentró en un rotavapor retomando a volumen conocido de 2 mL en metanol grado Clae (Flórez *et al.*, 2000a).

### Cromatografía líquida de alta eficiencia (Clae)

Para la cuantificación de *trans* zeatina ribósido (ZR), *trans* zeatina (Z), 6-dimetil aminopurina ribósido (iPA), 6-dimetilaminopurina (iP), kinetina (K), 6-benzilaminopurina (6BAP) y de ABA por Clae en las variedades de papa en estudio se adaptó un protocolo producto de metodologías descritas por Rodríguez *et al.* (1997), Flórez-Roncancio y Pereira (2008), Andersen y Kemp, (1998), Sweetser y Vatvars (1975) y Guinn *et al.* (1986). La separación se logró con una columna RP C-18, fase móvil de metanol-agua (40:60, v/v) acidulada (ácido acético 5%) y velocidad de flujo de 0,8 mL·min<sup>-1</sup>. La fase móvil se desgasificó y se filtró (0,22 µm) antes de su uso. El volumen de inyección fue de 20 µL con detección en λ = 280 nm y λ = 254 nm para citoquininas y ácido abscísico, respectivamente. Se utilizó un cromatógrafo para Clae marca Hittachi con controlador L5000LC, integrador 833A y detector UV, y una columna C<sub>18</sub> 250 mm x 4 mm (5 µm).

Se realizaron las curvas de calibración de 20 µM a 100 µM detectando los picos con sus respectivos tiempos y áreas en cada concentración para las fitohormonas antes mencionadas. Los extractos obtenidos se pasaron por microfiltros de

0,40 µm, 0,2 µm y a través de un Sep-Pak C<sub>18</sub> (3 µm para 3 mL), para su posterior inyección en el cromatógrafo.

Los datos obtenidos fueron analizados estadísticamente con la prueba t, a una significancia de 5%.

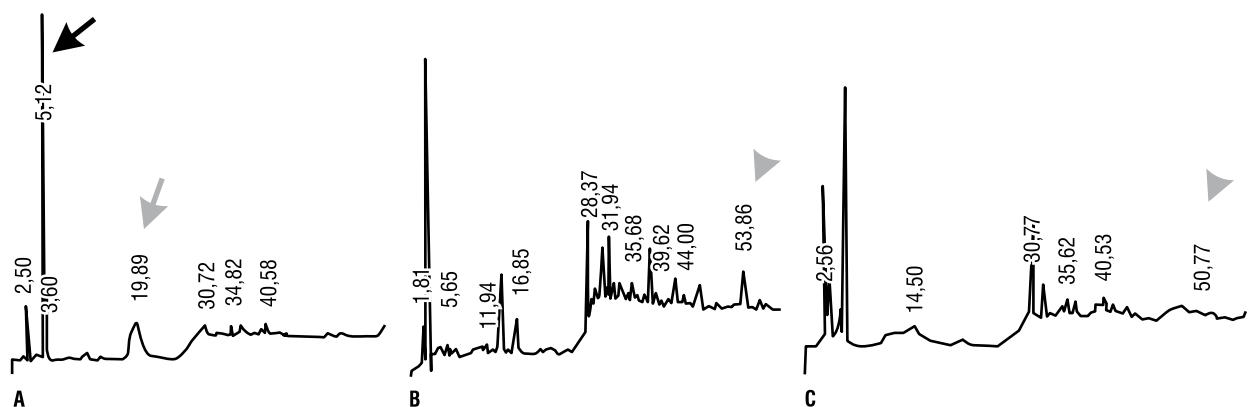
## Resultados y discusión

### Macroestadio 03

De las tres variedades analizadas, Yema de Huevo presentó una mayor concentración de citoquininas en el macroestadio 03 (tabla 1); los extractos de esta variedad mostraron la presencia de ZR e iPA (figura 1a). Las variedades ICA-Única y Tuquerreña presentaron un cromatograma con un pico para iP (figura 1b y figura 1c). Es decir, se observa la posible presencia de mayor concentración de citoquininas en *S. phureja* Juz. *et* Buk. var. Yema de Huevo, lo cual está de acuerdo con los estudios realizados por Flórez *et al.* (2000a). En este macroestadio, la iniciación de la brotación del tubérculo está relacionada con la presencia de zeatina. En estudios realizados por Suttle (2001), mediante bioensayos, se correlacionó el desarrollo de los brotes con el incremento de zeatina, concordando con los indicios del presente estudio en cuanto a la precocidad de la var. Yema de Huevo. La presencia de citoquininas en las tres variedades podría atribuirse a un desarrollo rápido, en función de tasas altas de división celular; justificando así el aumento total de citoquininas, el cual ocurre antes de cualquier cambio demostrable en el estadio quiescente del tubérculo (Suttle, 1998). Las clases hormonales como las

**TABLA 1.** Concentración de citoquininas en extractos de *Solanum phureja* Juz. *et* Buk. variedad Yema de Huevo y de *Solanum tuberosum* L. variedades ICA-Única y Tuquerreña.

Estadios	Concentración de citoquininas (µM)					
	ZR	Z	iPA	K	6-BAP	iP
Yema de Huevo						
03	20,30	-	21,72	-	-	-
10	87,08	-	43,40	-	-	-
40	58,64	63,37	46,25	-	-	45,35
ICA-Única						
03	-	-	-	-	-	trazas
10	18,55	-	trazas	-	-	-
40	17,65	-	-	-	-	19,92
Tuquerreña						
03	-	-	-	-	-	trazas
10	22,66	-	11,80	-	-	-
40	trazas	trazas	17,18	-	-	-



**FIGURA 1.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 03 en papa para la determinación de citoquininas. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de ácido acético, flujo 0,8  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ , columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 280 nm.

**Flecha negra:** zeatina ribósido; **flecha gris:** 6-diaminopurinaribósido (iPA); **cabeza de flecha:** 6-diaminopurina (iP).

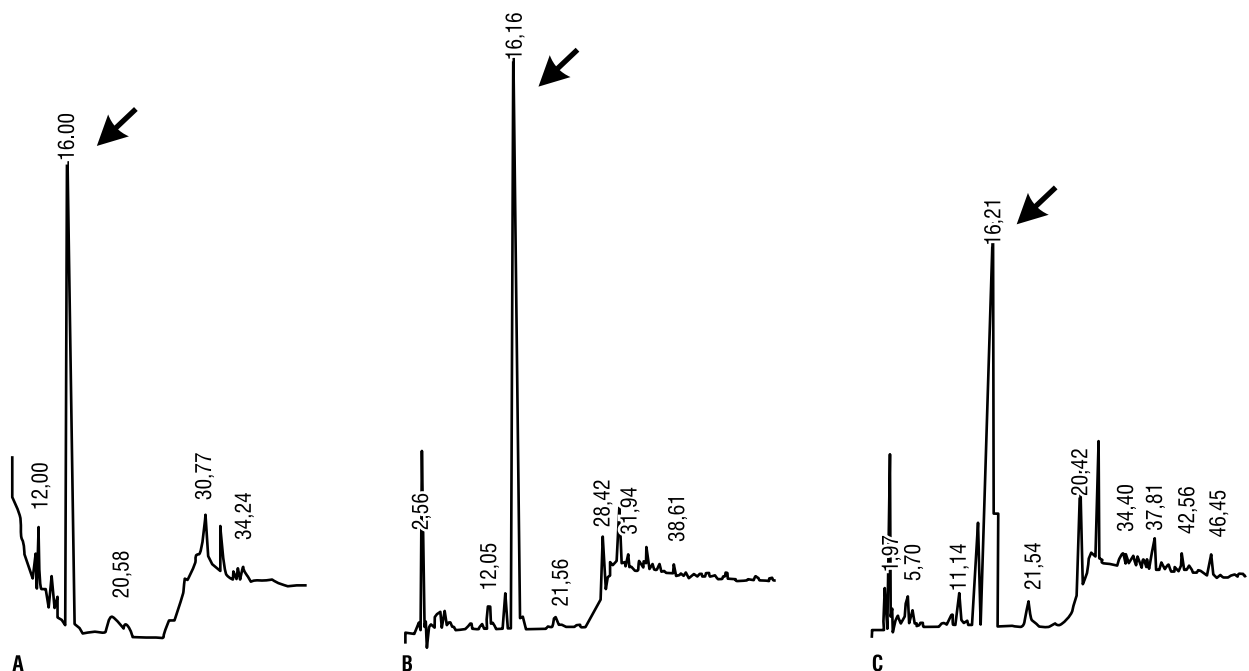
**A** = Yema de Huevo; **B** = ICA-Única; **C** = Tuquerreña

auxinas, las giberelinas y las citoquininas participan en la quiebra de la latencia y en el posterior desarrollo de la yema, por lo que es previsible la presencia de citoquininas en este estadio. En la variedad Yema de Huevo es evidente el aumento de las citoquininas Z e iPA, posibles responsables de su precocidad; por el contrario, en la variedad Tuquerreña se pudo constatar una menor presencia de citoquininas, específicamente iP, lo cual estaría asociado

a su condición de variedad tardía. Por otro lado, las tres variedades revelaron la presencia de ABA (figura 2); notándose mayor concentración en los extractos provenientes de la var. Tuquerreña (figura 2 y tabla 2).

### Macroestadio 10

En el macroestadio 10, caracterizado por la expansión de las primeras hojas, se observan en el cromatograma co-



**FIGURA 2.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 03 en papa, para la determinación de ácido abscísico. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de ácido acético, flujo 0,8  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ , columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 254 nm.

**Flecha:** ácido abscísico.

**A** = Yema de Huevo; **B** = ICA-Única; **C** = Tuquerreña

respondiente al extracto de la var. Yema de Huevo picos que corresponden a las citoquininas ZR e iPA (figura 3a). De forma similar, se observan los picos de ZR e iPA en las variedades ICA-Única y Tuquerreña (figura 3). Con respecto al estadio 03, se constató un aumento en las concentraciones de ZR e iPA en *S. phureja* Juz. et Buk. y en *S. tuberosum* L.; presentándose en orden decreciente en las variedades Yema de Huevo, ICA-Única y Tuquerreña (tabla 1).

Por otro lado, la mayor concentración de ABA fue detectada en los extractos de Tuquerreña (figura 4); y, en menor concentración, en la var. ICA-Única (figura 4). Por el contrario, Yema de Huevo (figura 4) no presentó picos que indiquen la presencia de este fitorregulador. La tabla 2 muestra las concentraciones de ABA en las diferentes variedades.

### Macroestadio 40

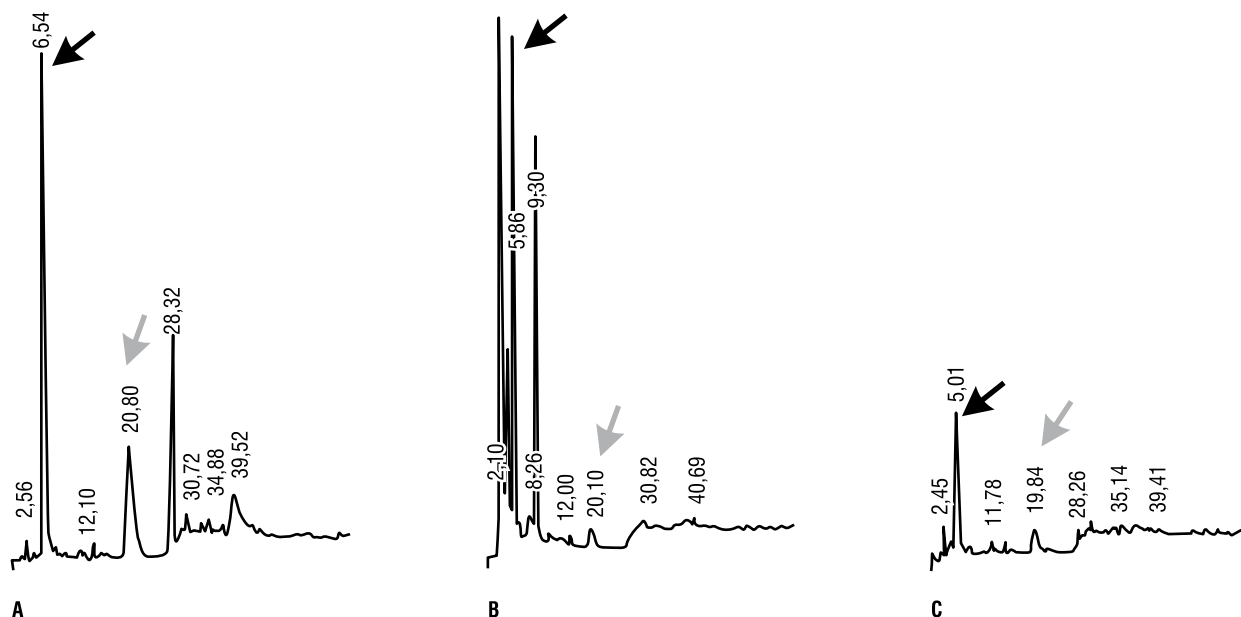
En el macroestadio 40, cuando se inicia el llenado de los tubérculos, la concentración de citoquininas (ZR, Z, iP e iPA) aumenta en Yema de Huevo (figura 5 y tabla 1). En ICA-Única también aumenta esta clase hormonal, evidenciándose Z e iP (figura 5). Así mismo, Tuquerreña presenta un cromatograma con picos de ZR, Z e iPA (figura 5).

Las concentraciones de ABA fueron representativas en la variedad Tuquerreña (figura 6), mientras que en las otras variedades esta fitohormona no fue detectada (figura 6 y tabla 2).

El ABA se encuentra presente en el estadio de latencia, definida por Jackson (1999) como la ausencia de germinación en condiciones ambientales que la promueven. En plantas de papa, al iniciarse la formación de brotes los niveles de ABA disminuyen; sin embargo, en la variedad Tuquerreña todavía se presentan concentraciones altas de ABA, posiblemente por tratarse de una variedad tardía. Esta variedad presenta un lento desarrollo de las primeras

**TABLA 2.** Concentración de ácido abscísico en extractos de *Solanum phureja* Juz. et Buk. variedad Yema de Huevo y de *Solanum tuberosum* L. variedades ICA-Única y Tuquerreña.

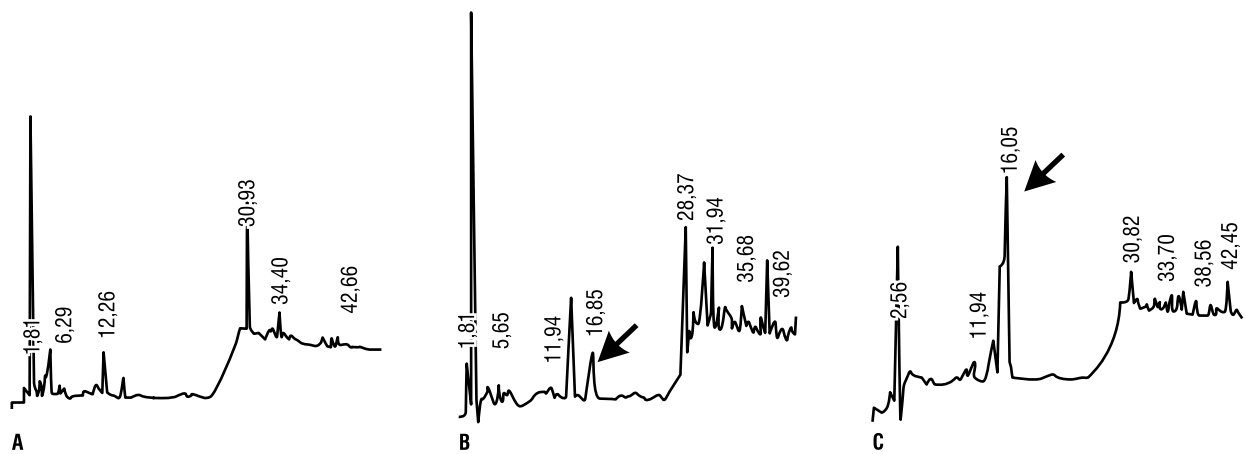
Estadios	Concentración de ABA ( $\mu\text{M}$ )		
	Yema de Huevo	ICA-Única	Tuquerreña
03	trazas	20,12	35,26
10	-	trazas	Trazas
40	-	-	62,25



**FIGURA 3.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 10 en papa, para la determinación de citoquininas. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de ácido acético, flujo 0,8 mL·min<sup>-1</sup>, columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 280 nm.

**Flecha negra:** zeatina ribósido; **flecha gris:** 6-diaminopurinaribósido (iPA).

**A** = Yema de Huevo; **B** = ICA-Única; **C** = Tuquerreña



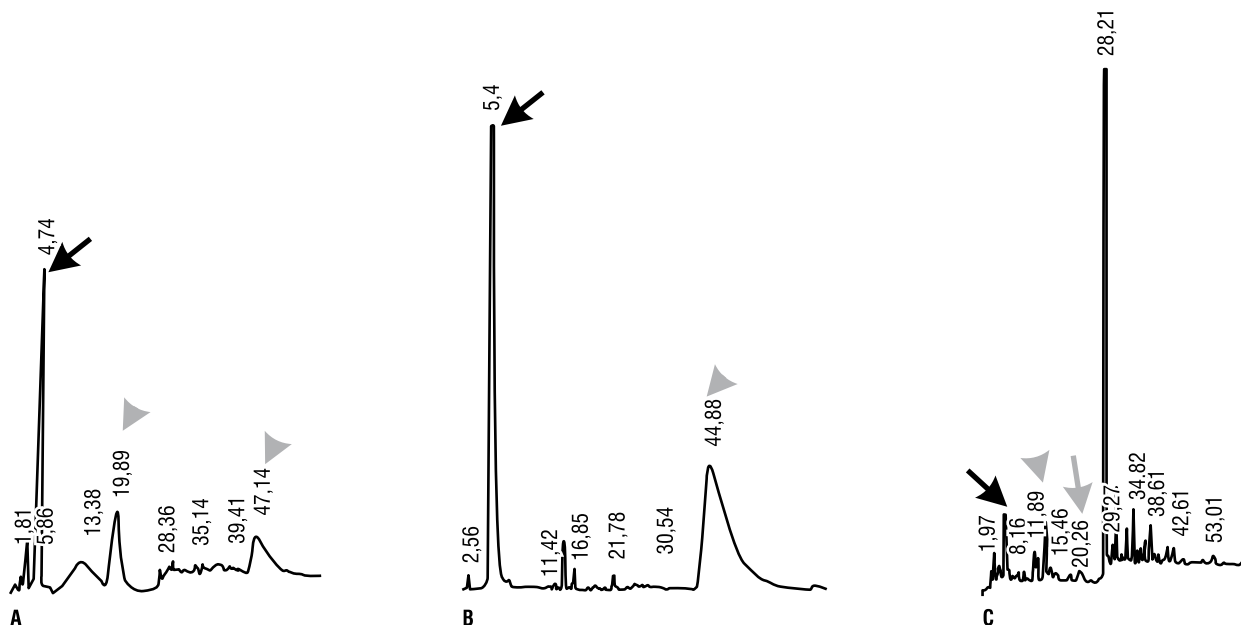
**FIGURA 4.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 10 en papa, para la determinación de ácido abscísico. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de ácido acético, flujo 0,8  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ , columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 254 nm.

**Flecha:** ácido abscísico.

**A =** Yema de Huevo; **B =** ICA-Única; **C =** Tuquerreña

hojas, en contraste con lo que ocurre en la var. Yema de Huevo. Dentro de los factores más influyentes que afectan la tuberización se encuentra: el nivel de nitrógeno, la acción de fitorreguladores, la temperatura y la radiación fotosintéticamente activa. A pesar de que estos factores muestran consistencia en sus efectos, es importante considerar también que la variación en la respuesta a dichos estímulos depende del genotipo, edad y estadio fisiológico de la planta (Jackson, 1999).

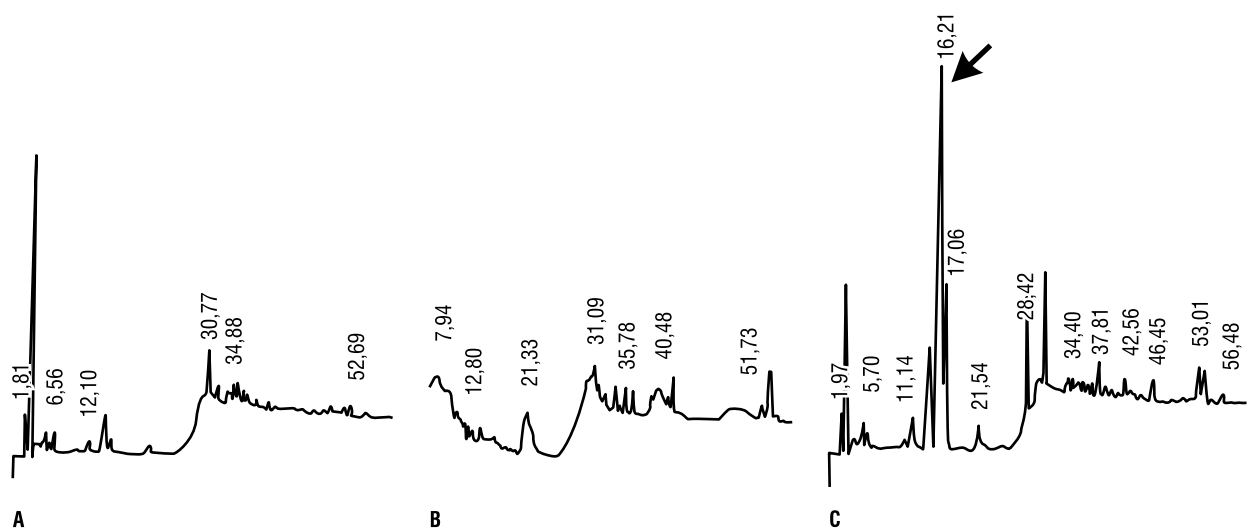
El estudio del control hormonal del proceso de tuberización ha demostrado la participación de las GAs en el crecimiento y desarrollo morfológico del tubérculo. Se estableció claramente la relación entre inducción de la tuberización y disminución de actividad de GAs, al retardar el inicio de la tuberización después de la aplicación de ácido giberélico a brotes, estolones y tubérculos de papa (Xu *et al.*, 1998). Por otro lado, las citoquininas también participan en el



**FIGURA 5.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 40 en papa, para la determinación de citoquininas. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de citoquininas, flujo 0,8  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ , columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 280 nm.

**Flecha negra:** zeatina ribósido; **flecha gris:** 6-diaminopurinaribósido (iPA); **cabeza de flecha gris:** 6-diaminopurina (iP); **cabeza de flecha negra:** zeatina.

**A =** Yema de Huevo; **B =** ICA-Única; **C =** Tuquerreña



**FIGURA 6.** Cromatogramas obtenidos de la aplicación de 20  $\mu\text{L}$  de extracto de la fracción ácida, provenientes de 2,5 g de masa fresca de brotes en el macroestadio 40 en papa, para la determinación de ácido abscísico. Gradiente metanol:agua acidificada con 0,5% de ácido acético, flujo 0,8  $\text{mL}\cdot\text{min}^{-1}$ , columna fase reversa C-18 y longitud de onda de 254 nm.

**Flecha:** ácido abscísico

**A** = Yema de Huevo; **B** = ICA-Única; **C** = Tuquerreña

proceso y se conoce que la razón entre las concentraciones de citoquininas:auxinas es importante para promover la tuberización (Guivarc *et al.*, 2002; Rosin *et al.*, 2003; Sergeeva *et al.*, 2000), que se ve claramente favorecida con el aumento de la concentración de citoquininas en especies precoces (García-Flórez *et al.*, 2007).

La acción del ABA por lo general está relacionada con procesos inhibitorios; no obstante, recientemente se evidenció su presencia en tejidos en desarrollo, donde tendría una acción promotora (Peng *et al.*, 2006). En el proceso de tuberización participa en la latencia de yemas o inhibe la formación de estolones.

El estudio realizado permite visualizar que el ABA participa en el proceso de tuberización inhibiendo el crecimiento de yemas y retardando la formación de estolones dependiendo de la variedad de *S. tuberosum*.

La presencia de ABA en la variedad Yema de Huevo se constató sólo en el estadio 03 y en la var. ICA-Única en los estadios 03 y 10. La variedad Tuquerreña, además de presentar ABA en los tres estadios analizados, mostró las concentraciones más altas (tabla 1). Este orden de concentraciones decrecientes de ABA entre las tres variedades ratifican la hipótesis hormonal citoquininas:ABA en relación con la dormancia en las yemas del tubérculo de papa. Así, las concentraciones altas de ABA serían las responsables de que las variedades ICA-Única y Tuquerreña sean de precocidad medianamente tardía y tardía, respectivamente.

En el presente estudio, las concentraciones de ABA en el proceso de tuberización de papa relacionan la inhibición o la no formación temprana de brotes y estolones con las características tardías y precoces de las respectivas variedades.

Este trabajo proporciona nuevos indicios de la relación citoquininas:ABA con la tuberización. Se sugiere que además de la participación de las citoquininas en el inicio del proceso, donde el crecimiento longitudinal de los estolones continúa con el desarrollo de la planta, el ABA puede controlar la longitud de los estolones impidiendo un desarrollo rápido. Así, la duración de este proceso inicial de desarrollo es dependiente de las características de precocidad de cada variedad.

## Literatura citada

- Andersen, R.A. y T.R. Kemp. 1998. Reversed-phase high performance liquid chromatography of several plant cell division factors (cytokinins) and their *cis* and *trans* isomers. *J. Chromatogr.* 172, 509-512.
- Coleman, W.K. y R.R. King. 1984. Changes in endogenous abscisic acid soluble sugar and proline levels during tuber dormancy in *Solanum tuberosum* L. *Amer. Potato J.* 61, 437-449.
- Ewing, E.E. 1995. The role of hormones in potato (*Solanum tuberosum* L.) tuberization. pp. 698-720. En: Davies, P.J. (ed.). *Plant hormones, physiology, biochemistry and molecular biology*. Second edition, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Flórez-Roncancio, V.J. y M.F. Aleixo Pereira. 2008. Concentraciones opuestas de AIA-ABA aceleran el desarrollo floral de *Solidago x luteus*. *Agron. Colomb.* 26(2) (en imprenta).

- Flórez-Roncancio, V.J., L.Y. Ortiz-Rojas, M. García-Flórez y A. Pórtela-Ramírez. 2000a. Análisis de citoquininas en la tuberización de dos especies de papa (*Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz. et Buk.). Memorias XXX Congreso Anual Comalí, Ibagué. 71 p.
- Flórez-Roncancio, V.J., L.Y. Ortiz-Rojas, J.A. Machett's P. y M.H. Casas-Aldana. 2000b. Cuantificación de ácido abscísico (ABA) en el proceso de tuberización en dos especies de papa (*Solanum tuberosum* L. y *Solanum phureja* Juz. et Buk.). Memorias XXX Congreso Anual Comalí, Ibagué. 71p.
- García-Flórez, M., A. Portela-Ramírez y V.J. Flórez-Roncancio. 2007. Sustancias con actividad citoquinínica estimulan la brotación de yemas en tubérculos de papa. (sometido para publicación en *Bragantia*).
- Ghassan, A.I.S., R. Sully y H. Hopkins. 2000. Ways to increase tuber number. Australian Potato Research. Development and Technology Transfer Conference. Adelaide.
- Guinn, G., D.L. Brummett y R.C. Beier. 1986. Purification and measurement of abscisic acid and indoleacetic acid by high performance liquid chromatography. *Plant Physiol.* 81, 997-1002.
- Guivarc, H.A., J. Rembur, M. Goetz, T. Roitsch, M. Noin, T. Scnmulling y D. Chriqui. 2002. Local expression of the ipt gene in transgenic tobacco (*Nicotiana tabacum* L. cv. SR1) axillary buds establishes a role for cytokinins in tuberization and sink formation. *J. Exp. Bot.* 53, 621-629.
- Hack, V.H., H. Gall, T.H. Klemke, R. Klose, U. Meier, R. Staub y A. Witzemberger. 1993. Phänologische Entwicklungsstadien der Kartoffel (*Solanum tuberosum* L.). *Nachrichtenblatt Deutscher Pflanzenschutzdienst (Stuttgart)* 45, 11-19.
- Jackson, S.D. 1999. Multiple signalling pathways control tuber induction in potato. *Plant Physiol.* 119, 1-8.
- Kannangara, T., R.C. Durley y G.M. Simpson. 1978. High performance liquid chromatographic analysis of cytokinins in *Sorghum bicolor* leaves. *Physiol. Plant.* 44 (3), 295-299.
- Peng Y.B., C. Zou, D.H. Wang, H.Q. Gong, Z.H. Xu y S.N. Bai. 2006. Preferential localization of abscisic acid in primordial and nursing cells of reproductive organs of *Arabidopsis* and cucumber. *New Phytol.* 170, 459-66.
- Rodríguez, R., J. Sánchez y O. González. 1997. Empleo de reguladores del crecimiento en la adaptación de vitroplantas y estacas de *Ixora coccinea* cv. Guillermina. *Agrícola Verge* 190, 555-558.
- Rosin, F.M., J.K. Hart, H. Van Onckelen y D.J. Hannapel. 2003. Suppression of a vegetative MADS box gene of potato activates axillary meristem development. *Plant Physiol.* 131, 1613-1622.
- Schwartz S.H y J.A.D. Zevevaart. 2004. Abscisic acid biosynthesis and metabolism. pp. 137-155. En: Davies P.J. (ed.). *Plant hormones biosynthesis, signal transduction, action!* Kluwer Academic Publ., Dordrecht.
- Sergeeva L.I., S.M. de Bruyn, K. Eam-Gronsveld, O. Navratil, y D. Vreugdenhil. 2000. Tuber morphology and starch accumulation are independent phenomena: Evidence from ipi-transgenic potato lines. *Physiol. Plant.* 108, 435-443.
- Suttle J.C. 1996. Dormancy in tuberous organs: problems and perspectives. pp. 133-143. En: G.A. Lang (ed.). *Plant dormancy: physiology, biochemistry and molecular biology*, CAB International, Wallingford.
- Suttle, J.C. 1998. Postharvest changes in endogenous cytokinins and cytokinin efficacy in potato tubers in relation to bud endodormancy. *Physiol. Plant.* 103, 59-69.
- Suttle, J.C. 2001. Dormancy related changes in cytokinin efficacy and metabolism in potato tubers during postharvest storage. *J. Plant Growth Regul.* 35, 199-206.
- Suttle, J.C. y G.M. Banowez. 2000. Changes in *cis*-zeatin and *cis*-zeatin riboside levels and biological activity during potato tuber dormancy. *Physiol. Plant.* 109, 68-74.
- Suttle, J.C. y J.F. Hulstrand. 1994. Role the endogenous abscisic acid in potato microtuber dormancy. *Plant Physiol.* 105, 891-896.
- Sweetser, P.B. y A. Vatvars. 1975. High-performance liquid chromatographic analysis of abscisic acid in plant extracts. *Ann. Biochem.* 71, 68-78.
- Xu, X., A. Van Lammeren, E. Vermeer y D. Vreugdenhil. 1998. The role of gibberellin, abscisic acid, and sucrose in the regulation of potato tuber formation in vitro. *Plant Physiol.* 117, 575-584.