

Modelo de simulación del crecimiento y desarrollo de la papa criolla

Growth and development simulation model of potato

Ana María Soto Garcés^{a*}
José Miguel Cotes Torres^b
Daniel Rodríguez Caicedo^c

Fecha de Recepción: 06 - jul. - 2017

Fecha de Aceptación: 26 - nov. - 2017

Resumen

En aras de contribuir al desarrollo tecnológico del sistema productivo de la papa criolla, se desarrolló la presente investigación cuyo objetivo fue adaptar el paradigma fuente-demanda a los procesos de captura y asignación de nutrientes para simular el crecimiento y desarrollo de la planta de papa criolla. Se presenta el proceso de formulación, parametrización y evaluación de un modelo demográfico basado en la fisiología de la papa criolla *Solanum phureja* cv. Criolla Colombia; Se incluyeron dos variables climáticas, temperatura y radiación solar para simular los procesos de fotosíntesis, respiración, asignación selectiva y acumulación de biomasa. Se compararon los resultados de la simulación con datos de campo independientes a los que fueron empleados para parametrizar el modelo y se encontró un adecuado ajuste en cuanto al crecimiento de raíces, tallos, hojas, estolones y tubérculos.

Palabras claves: Crecimiento y desarrollo, modelo de la fuente demanda, papa criolla.

Abstract

In order to contribute to the technological development of the potato crop system, the present study was developed with the aim of adapt the supply - demand paradigm to the resource capture processes and allocation of nutrients to simulate the growth and development of the Criolla Colombia variety potato plant. In this paper the process of formulation, parameterization and evaluation of a physiology based demographic model of potato (*Solanum phureja*) is presented; Two climatic variables were included, the temperature as a thermal time and solar radiation to simulate the photosynthesis, respiration, selective allocation and biomass distribution. The results of the simulation were compared with the independent field data of those used to parameterize the model and found an adequate adjustment in the growth of roots, stems, leaves, stolons and tubers.

Keywords: growth and development, supply demand model, potato.

a Estudiante de Maestría en Bosques y Conservación Ambiental, Universidad Nacional de Colombia.

* Autor de correspondencia: amsotoga@unal.edu.co

b Ph.D. Docente del departamento de Ciencias Agronómicas, Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia. Sede Medellín - Colombia.

c Ph.D. Docente de la Universidad Militar Nueva Granada.

1. INTRODUCCIÓN

La papa criolla (*Solanum phureja*) es un cultivo tradicional cuyo sistema productivo enfrenta grandes retos en Colombia. Actualmente es cultivada desde los 2.600 hasta 3.500 metros sobre el nivel del mar, lo que equivale a un rango de temperatura promedio entre 10°C y 20°C [1], en consecuencia, los rendimientos del cultivo varía según la oferta ambiental, las prácticas de manejo, cultivares típicos en cada zona de vida y demás factores que afectan la ecofisiología de la planta; El Ministerio de agricultura y desarrollo rural reporta rendimientos entre los 9,84 y 21,48 Ton ha⁻¹ para los principales departamentos productores en Colombia que son Cundinamarca, Antioquia, Boyacá, Nariño y Norte de Santander [2] amplia brecha que repercute en el precio final al consumidor [1].

El área cultivada con papa criolla en Colombia presenta una tendencia al alza; según las estadísticas del Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural en el año 2007 se tenía un área sembrada de 3.840 ha, en el 2012 inició un crecimiento sustancial, desde 5.970 ha reportadas para ese año pasó a 9.954,91 ha en el 2014 [2]. Esta tendencia indica que el cultivo de papa criolla cada vez adquiere mayor importancia en la economía y la seguridad alimentaria del país, a nivel social es una de las actividades que genera mayor cantidad de empleos en el sector agrícola. El territorio colombiano y propiamente la región andina es un centro de diversidad genética de la papa criolla [3], característica que la convierte en una especie con alto potencial para optimizar los sistemas productivos y diversificar su uso final ya sea para consumo directo o procesado, como producto nacional o para exportación.

Se han orientado investigaciones que buscan conocer la respuesta del cultivo en términos de productividad frente a diferentes factores como la disponibilidad de agua, nutrientes [4], temperatura [5], fotoperíodo [6], densidad de siembra [7], [8], [9], prácticas agronómicas [10], variedades [11], [12] incidencia de plagas y enfermedades [13] [14], esta información se encuentra dispersa y su potencial no ha sido explotado en su totalidad.

Entre los esfuerzos científicos por proporcionar herramientas para disminuir

la incertidumbre frente a los cambiantes rendimientos de los cultivos, se encuentran los modelos de crecimiento y desarrollo, propuestos para predecir la productividad del cultivo bajo diversos escenarios climáticos. Gran cantidad de investigaciones se han desarrollado en torno a la formulación y evaluación de modelos de crecimiento y desarrollo aplicados a la papa [15], [16], [17] [18], [19], [4], [20], [21], aunque ninguno se ha especializado en la papa criolla, todos han generado importantes aportes que han permitido ampliar el conocimiento de la ecofisiología del cultivo, valorar el efecto de las prácticas agrícolas y las condiciones ambientales en los rendimientos, generar herramientas de soporte a las decisiones en cuanto a la planificación y han brindado conocimiento del potencial de las variedades comerciales.

Dos de los factores esenciales en el rendimiento agrícola son la tasa fotosintética y el índice de cosecha de los cultivos, siendo este último el factor con mayor impacto en los rendimientos y, particularmente, la forma como ocurre la partición de asimilados en las plantas [22]. Este concepto es aplicado por A.P. Gutiérrez en el modelo de la reserva metabólica [23] y constituye el pilar fundamental para la formulación de los modelos de crecimiento basados en el paradigma fuente – demanda, cuyo potencial como herramienta de simulación ha sido demostrado en investigaciones desarrolladas en el campo de la biología, la ecología y la agronomía [14], [24], [25], [26], [27].

Hasta el momento, ningún modelo de simulación propuesto para la papa ha tenido en cuenta el paradigma de la fuente - demanda como el factor gobernante de los procesos de adquisición de recursos y asignación selectiva de los mismos a cada órgano. La presente investigación se desarrolló con el objetivo de aplicar el modelo propuesto por A.P. Gutiérrez [23] para simular el crecimiento y desarrollo de la papa criolla *S. phureja* cv. Criolla Colombia. A continuación, se presenta el proceso de parametrización, ajuste y evaluación del modelo de crecimiento y desarrollo de la papa criolla basado en el paradigma fuente – demanda bajo las condiciones de dos agroecosistemas paperos de Colombia en los departamentos de Cundinamarca y Antioquia.

2. METODOLOGÍA

El modelo opera en unidades de tiempo fisiológico y simula el crecimiento de raíces, tallos, hojas, tubérculos y estolones por medio de un modelo demográfico con distribución de

tiempos de maduración con retardo. La dinámica del comportamiento de la captura de recursos en relación con la demanda potencial de cada órgano a lo largo del ciclo de vida, representa el motor de crecimiento y gobierna todos los procesos de distribución de la biomasa hacia todos los órganos o subunidades (Figura 1).

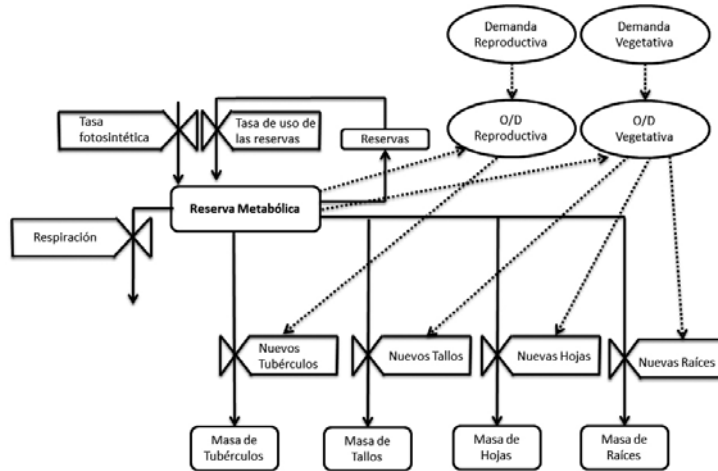


Figura 1 Dinámica del modelo de la reserva metabólica (Adaptación de Gutiérrez, 1996).
--- Flujo de información. Flujo de materia.

2.1 Desarrollo del modelo

Parámetros de crecimiento

Las tasas de crecimiento, tiempos de desarrollo y peso seco inicial de cada órgano (Ver Tabla 1), fueron determinados con base en los resultados de la investigación de [28] en la cual evaluó el

crecimiento y desarrollo de *S. phureja* variedad Criolla Colombia en la vereda Cerezos Grandes del municipio de Chipaque departamento de Cundinamarca ubicada a 2.859 msnm, dado que la autora no realizó mediciones a nivel de raíces, la información ingresada al modelo fue determinada a partir de constantes alométricas provenientes de la investigación de saldaña y cotes[29].

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de *Solanum phureja* (Juz. et Buk.) Cv. Colombia. Basado en [28].

Órgano	Parámetro	Unidad	Valor
Raíz	Tasa de crecimiento potencial	$g\ g^{-1}\ dd^{-1}$	0,0037
	Tiempo de formación	dda	0-450
	Peso seco Inicial	g	0,6
	DEL	dda	450
	K	NA	50
Tallo	Tasa de crecimiento potencial	$g\ g^{-1}\ dd^{-1}$	0,008
	Tiempo de formación	dda	0-260
	Peso seco Inicial	g	0,3
	DEL	dda	260
	K	NA	100

Órgano	Parámetro	Unidad	Valor
Hoja	Tasa de crecimiento potencial	g g ⁻¹ dd ⁻¹	0,0051
	Tiempo de formación	dda	0-507
	Peso seco Inicial	g	0,08
	DEL	dda	507
	K	NA	50
	Área foliar específica	cm ² g ⁻¹	359,16
Estolón	Tasa de crecimiento potencial	g g ⁻¹ dd ⁻¹	0,0036
	Tiempo de formación	dda	0-530
	Peso seco Inicial	g	0,55
	DEL	dda	530
	K	NA	50
	Área foliar específica	cm ² g ⁻¹	359,16
Tubérculo	Tasa de crecimiento potencial	g g ⁻¹ dd ⁻¹	0,0064
	Tiempo de formación	dda	100-550
	Peso seco Inicial	g	0,55
	DEL	dda	550
	K	NA	50
	Área foliar específica	cm ² g ⁻¹	359,16
Reserva (semilla)	Peso seco inicial	g	4

2.2 Tiempo fisiológico

El tiempo termal expresado en grados día (GD) o unidades calóricas acumuladas durante un día (i) se calculó utilizando el modelo logístico simple propuesto por [30] y, el total de grados día acumulados (GDA), en cada tiempo (t) del ciclo se expresa como $GDA = \sum_{i=1}^t GD_i$. Los umbrales de temperatura mínimo (T_{\min}) y máximo (T_{\max}) representan las temperaturas máxima y mínima entre las cuales la planta de papa acumula unidades calóricas y se produce el crecimiento, no obstante, si la temperatura del día excede el umbral superior o es inferior al mínimo, los procesos de crecimiento se detienen (ver Tabla 2).

2.3 Modelo de distribución de tiempos de maduración con retardo

La acumulación de biomasa fue simulada según el modelo propuesto por [31], donde, una planta fue considerada como una población en la cual sus individuos son las subunidades u órganos, raíces, tallos, hojas, estolones y tubérculos; los nacimientos o tasas de producción de órganos son variables durante el ciclo (paradigma fuente demanda). Cada órgano ingresa al sistema con un peso seco inicial (Ver Tabla 1) en un tiempo (t) y atraviesa de una serie de subestados o

compartimientos a una tasa $a(r_{(t_{k-1})})$ que representan los estados de desarrollo, esta masa atraviesa unas subetapas (k) las cuales presentan una distribución *Erlang* a lo largo del tiempo medio de vida de cada órgano (DEL). EL *output* del sistema de ecuaciones $\mathcal{Y}^{(t)} = r_{(t_k)}$ representa los procesos de senescencia.

$$\frac{dr_k}{dt} = \frac{k}{DEL_{(t)}}(r_{(t_{k-1})} - r_{(t_k)}) \quad (1)$$

La cantidad de biomasa Q de cada órgano en un estado de desarrollo i está dada por:

$$Q_{(t_i)} = \frac{DEL}{k} r_{(t_i)} \quad (2)$$

Y la biomasa total Q que se encuentra en el sistema en un momento t es:

$$Q_{(t_i)} = \frac{DEL}{k} \sum_{i=1}^k r_{(t_i)} \quad (3)$$

Una vez construido el modelo, el parámetro k fue calibrado para cada órgano buscando el mejor ajuste.

2.3.1 Paradigma fuente demanda

En todos los niveles del modelo de simulación se aplicó el paradigma de la fuente-demanda planteado por A.P. Gutiérrez [32], según la cual todos los procesos de adquisición de recursos, tasas de crecimiento y distribución de asimilados son afectados directamente por la proporción entre el recurso adquirido $S_{(.)}$ y la demanda potencial (D) de cada órgano en cada fase del desarrollo. Generalmente $S_{(.)}$ es menor que D , por lo tanto, la relación fuente-demanda sería $0 < \frac{S}{D} < 1$, de esta manera el crecimiento de cada órgano se encuentra restringido por la relación fuente demanda.

2.3.2 Modelo de adquisición o respuesta funcional

Bajo el supuesto de que la fotosíntesis es un proceso de búsqueda aleatoria dependiente de la demanda fisiológica del recurso, se utilizó el modelo de respuesta funcional de Gutiérrez – Baumgärtner para el cálculo de la tasa de producción de fotoasimilados (Ec. 4).

$$S_{(.)} = \left[1 - e^{-\frac{-\alpha(IAF) \cdot C \cdot I_0}{D}} \right] \times D$$

Se asumió que de la radiación solar total recibida, solo el 50% corresponde a la radiación fotosintéticamente activa (I_0) [33] y la proporción de que I_0 efectivamente puede ser capturada por la planta, está dada por $0 \leq \alpha(IAF) = 1 - e^{-K IAF} < 1$ siendo K el coeficiente de extinción de luz del cultivo y IAF el Índice de Área Foliar. La proporción de carbohidratos producidos (C) a partir de I_0 es equivalente al índice de uso eficiente de la radiación solar.

Asumiendo que ningún recurso se encuentra en condiciones limitantes, la demanda diaria de cada órgano (D) fue cuantificada en función de su máxima tasa de crecimiento o TCR , el peso seco diario de cada órgano PS y la temperatura acumulada durante el día GD (Ec.5).

$$D = PS \times (1 - e^{(-TCR \times GD)}) \quad (5)$$

La demanda fue ajustada según los gastos energéticos de los procesos metabólicos: el costo de conversión de la energía (λ), la respiración (Según el Q_{10}) y los procesos de fotorrespiración.

Tabla 2. Parámetros usados en el modelo.

Parámetro	Unidad	Valor	Fuente	
Factor foto respiración	Temperatura $\geq 25^\circ\text{C}$ Temperatura $< 25^\circ\text{C}$	NA	0,054 0,066	[5]
Costo de conversión de carbohidratos (λ)	NA	0.273	[26]	
Coefficiente de Extinción de Luz (K)	NA	0,42	[9]	
Constante C - Uso Eficiente de La Radiación Solar	g Cal ⁻¹ m ⁻²	0,1675	[16]	
Tasa de respiración base	NA	0,01	[26]	
Cosecha	dda	1335	[29]	
Mínimo Umbral de temperatura	°C	2	[19], [9], [33], [29]	
Máximo Umbral de temperatura	°C	29		
Densidad de Siembra	P m ⁻²	33,3	[28]	

2.4 Condiciones y supuestos de la simulación

Se programó el inicio de la simulación del ciclo del cultivo a partir de la siembra, asumiendo que la emergencia está en función del tiempo fisiológico. La simulación presenta iteraciones con una frecuencia diaria.

Una semilla comercial, en promedio pesa de 20 a 25 g. La papa criolla tiene un 22,3% de materia seca [3], de manera que se tuvo en cuenta una reserva inicial almacenada en el tubérculo semilla de 4 gramos.

A lo largo del ciclo se tuvo en cuenta un 2% de la masa de tallos y hojas almacenada en forma de reservas. El modelo asume condiciones no limitantes en términos de nutrientes y agua y que las plagas y enfermedades no constituyen un factor de reducción de la productividad. La biomasa de flores y frutos no fue tomada en cuenta.

2.5 Evaluación

Una vez parametrizado el modelo con la información generada en la investigación de Santos [28], se compararon los resultados de la simulación con datos provenientes de la investigación de [29], la cual consistió en el análisis funcional del crecimiento de tres variedades de papa en el corregimiento de Santa Elena (Medellín Antioquia) ubicada a 2.538 msnm y con una temperatura media de 13,81 °C.

Se hallaron los estimativos al ajustar una ecuación lineal para el conjunto de datos reales y de simulación, se determinó el parámetro β , error estándar ε , e intervalos de confianza ($\alpha=0,05$) para la regresión de la acumulación de biomasa en función del tiempo termal y para cada uno de los órganos de la planta. El parámetro β representa la relación directa entre el sistema simulado y el real, así, un valor de igual a 1 es deseable, pues señalaría un ajuste perfecto entre los dos conjuntos de datos.

Inicialmente se alimentó el modelo con las variables climáticas temperatura y radiación solar registrados por [29], la densidad de siembra y el peso de la semilla para efectos de corregir la reserva inicial. Posteriormente, a través de un

modelo de regresión lineal se compararon los resultados de la simulación con la información reportada por los autores para la variedad Criolla Colombia durante el segundo ciclo de cultivo y con el nivel comercial de aplicación de nitrógeno (21g sitio⁻¹).

2.6 Herramienta informática

Se utilizó el entorno estadístico R Core Team Versión 3.3.1 para la elaboración, ajuste y validación del modelo de simulación.

3. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

3.1 Crecimiento y asignación selectiva de fotoasimilados

3.1.1 Raíces, tallos y hojas

El modelo contempla el consumo de las reservas de la semilla para la formación de las primeras estructuras, así, la fotosíntesis es nula hasta la emergencia. En la Figura 3, se presentan los resultados de la acumulación de biomasa total y por órgano tanto para el modelo de simulación (línea) como los datos de campo registrados por [29] en cada una de sus mediciones (puntos).

Los resultados de la simulación muestran un patrón muy similar a los registros del crecimiento reportados por [29], en general se observa que las raíces, tallos, hojas y estolones presentan un crecimiento exponencial en las fases tempranas determinadas principalmente por las tasas de crecimiento relativas (TCR), alcanzan su máxima acumulación de biomasa entre los 800 y 900 GDA.

La estabilización y posterior caída de las curvas de crecimiento representan los procesos de cese de acumulación de biomasa y traslocación de nutrientes hacia los órganos vertedero. Una de las principales dificultades reportadas por [18] en la validación de SUBSTOR, es que en el modelo no se incluyen coeficientes para determinar la maduración, de manera similar ocurrió durante la validación de AquaCrop, en el cual no se introdujo un factor de senescencia y por lo tanto el resultado final de acumulación de biomasa no fue acorde con la realidad [4].

Mientras que el comportamiento de *S. tuberosum* con la cual se formularon los modelos AquaCrop y SUBSTOR, presenta senescencia al final del ciclo, *S. phureja* redistribuye los nutrientes por medio de la traslocación de estos hacia los órganos de almacenamiento, es por esta razón que al final del ciclo ocurre una disminución en la cantidad de biomasa en ambas especies. La utilización del modelo de distribución de tiempos de maduración con retardo permitió solucionar tal dificultad ajustando el parámetro DEL según los tiempos de producción de cada órgano a lo largo del ciclo, este parámetro resulta de gran utilidad para tener en cuenta otras variables que se quieran investigar a futuro, por ejemplo, [29] reporta que a bajos niveles nutricionales se reduce la tasa de acumulación de materia seca en las hojas y por lo tanto el tiempo de permanencia y producción estas se extiende, es posible entonces incluir tal consideración a través de la modificación del parámetro DEL de las hojas.

Entre los 800 y 900 GDA las hojas y tallos comienzan a reducir su biomasa, cesa el crecimiento de los estolones para dar paso a la tuberización, solo a partir de este momento, se evidencia la fase de crecimiento exponencial de los tubérculos. Estos resultados coinciden con lo reportado por [35], quien afirma que cuando el tubérculo aún no se ha formado, las reservas de la planta se encuentran repartidas en el tallo y las hojas, más adelante, los asimilados son movilizados desde estos órganos para iniciar el engrosamiento del estolón, asimismo, [19] aseguran que de manera simultánea a la etapa de formación y llenado de tubérculos ocurre una disminución en la asignación de fotoasimilados hacia los otros órganos.

3.1.2 Estolones y tubérculos

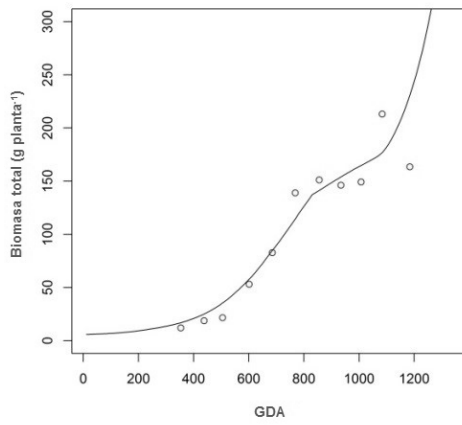
Aunque varios autores [21], [36], [16], [18], [19] sugieren que el inicio de la tuberización está determinado por dos factores principales, la temperatura y el fotoperiodo, el modelo planteado presentó una adecuada aproximación utilizando únicamente el tiempo termal como inductor del

inicio de dicha fase del desarrollo, esto teniendo en cuenta que se está modelando un cultivar temprano que, según [37] y [38] presentan baja sensibilidad a las condiciones ambientales que retrasan los procesos de tuberización, es por esta razón que en modelos como SUBSTOR, el fotoperiodo es clave para dar inicio a la formación de tubérculos, probablemente en zonas templadas la inclusión del fotoperiodo sería una variable a considerar.

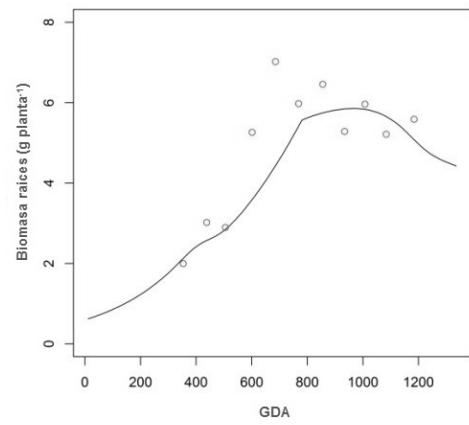
El proceso de desarrollo de los tubérculos a partir del engrosamiento de los estolones se evidencia al comparar las figuras 3e y 3f, se observa que los estolones incrementan su biomasa hasta los 900 GDA y luego se reduce la tasa de emisión de estos dando lugar al crecimiento de tubérculos. No obstante, la curva que describe el crecimiento de estolones no presenta una caída, solo se estabiliza, esto es explicado por [34] quienes indican que la etapa de tuberización inicia con la formación de los estolones, pero no todos los estolones se convierten en tubérculos, por lo tanto, la planta sigue produciendo estolones que no se convierten en órganos de reserva.

La cosecha se lleva a cabo cuando se maximiza el crecimiento de los tubérculos (madurez comercial), por esta razón no se alcanza a observar una estabilización de la curva hasta alcanzar la madurez fisiológica, estos resultados coinciden con los registros de [39] y [29]. Según los datos experimentales la acumulación de biomasa en tubérculos al completar el ciclo fue de 155,37g, mientras los resultados de la simulación presentan valores superiores a los 200 g. No obstante, la curva resultante de la simulación supone un buen ajuste al comportamiento de la acumulación de biomasa en tubérculos y atraviesa por las tres etapas descritas por [19], al inicio presentan un crecimiento lento ya su fuerza como vertedero es muy baja, posteriormente comienzan a dominar sobre todos los órganos y hay un notorio incremento en la tasa de crecimiento, finalmente maximiza su tasa de crecimiento y adquiere su mayor fuerza como vertedero y todos los asimilados producidos son dirigidos hacia él.

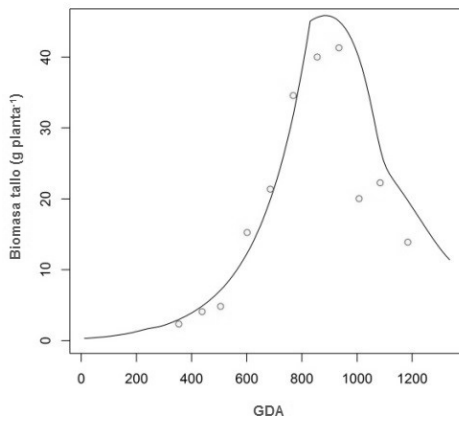
a



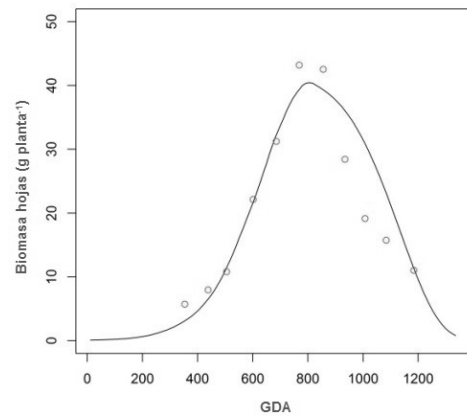
b



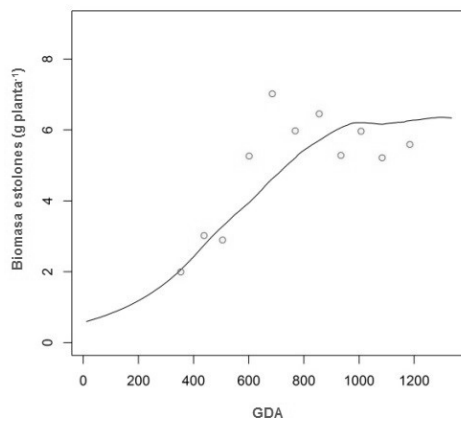
c



d



e



f

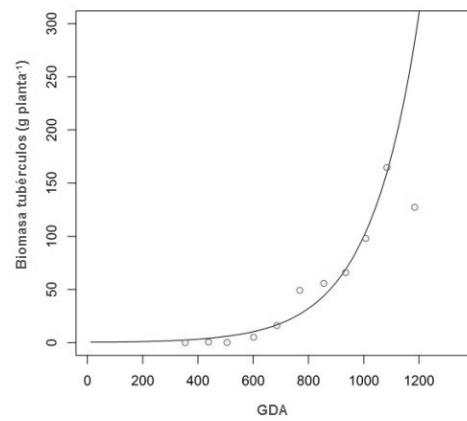


Figura 3. a) Biomasa total de *S. phureja*. Comparación de datos reales y simulados para la asignación de la biomasa hacia: b) Raíces (g). c) Tallos (g). d) Hojas (g). e) Estolones (g). f) Tubérculos (g).

3.2 Evaluación

Los estimativos resultantes para cada subunidad modelada (Ver Tabla 3), indican que la mayor aproximación al sistema real se logró a nivel de los tallos ($\beta = 1,0459$), sin embargo su error estándar ($\varepsilon = 0,1313$) es mayor que el del modelo planteado para las hojas ($\varepsilon = 0,1139$) y su intervalo de confianza más amplio, en segundo lugar en orden de ajuste del modelo de simulación,

es para las hojas ($\beta = 0,944$), este órgano presentó el menor error estándar ($\varepsilon = 0,1139$) e intervalo de confianza más estrecho, el tercer lugar es para los estolones ($\beta = 0,7409$), seguido por los tubérculos ($\beta = 1,4156$) y finalmente la raíz ($\beta = 0,7287$). Nótese que, aunque para ningún órgano se obtuvo una relación exacta, todos los intervalos de confianza incluyen el valor del parámetro β igual a 1 indicando un ajuste satisfactorio.

Tabla 3. Estimación de los intervalos de confianza y error estándar para el parámetro β de un modelo de regresión lineal entre datos simulados y datos reales ($\alpha = 0.05$).

Órgano	β	Error Estándar (ε)	Intervalo de Confianza
Raíz	0,73	0,16	0,37 - 1,09
Tallo	1,05	0,13	0,75 - 1,34
Hoja	0,94	0,11	0,69 - 1,20
Estolón	0,74	0,19	0,32 - 1,16
Tubérculos	1,42	0,28	0,79 - 2,04
Biomasa Total	1,26	0,25	0,69 - 1,82

4. CONCLUSIONES

Los modelos de respuesta funcional y numérica, y la reserva metabólica planteados por [32] fueron adaptados para simular el crecimiento y desarrollo de la papa criolla bajo las condiciones de dos agroecosistemas papeiros de Colombia. La evaluación del modelo indicó ajustes satisfactorios en cuanto a la simulación de la dinámica de acumulación de biomasa en cada órgano.

El enfoque mecanicista permitió que desde la etapa de la formulación se tuviera en cuenta el proceso de captura y ubicación de la energía en cada órgano, explicando de esta manera el funcionamiento interno del sistema. Esta investigación constituye el primer paso para adaptar el paradigma de la fuente – demanda a la dinámica de los procesos de maduración, captura y asignación selectiva de nutrientes en la planta de la papa criolla.

Uno de los alcances a futuro con la mejora del presente modelo, sería la inclusión de otras variables que podrían servir para realizar predicciones en sitios donde se presenten limitantes por algún recurso, por ejemplo el déficit

hídrico, nutricional, el efecto de las prácticas agrícolas en el crecimiento y desarrollo y, la incidencia de plagas y enfermedades, factores que podrían ser acoplados al paradigma fuente – demanda gracias a su enfoque ecológico, que permite la modelación a diferentes escalas y/o niveles tróficos.

REFERENCIAS

- [1] D. Roza Rodríguez y L. N. Ramírez, «La agroindustria de la papa criolla en Colombia. Situación actual y retos para su desarrollo,» *Gestión & Sociedad*, vol. 4, n° 2, pp. 17-30, 2011.
- [2] MADR, «Agronet MinAgricultura,» Oficina de planeación y prospectiva MADR, 31 diciembre 2014. [En línea]. Available: <http://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/default.aspx>. [Último acceso: 1 mayo 2017].
- [3] FEDEPAPA, «Recopilación de la investigación del sistema productivo de la papa criolla,» Secretaría de Agricultura y desarrollo económico, Gobernación de Cundinamarca, 2009.

- [4] C. A. Cortés Bello, «Uso del modelo acuacrop para estimar rendimientos para el cultivo de la papa en los departamentos de Cundinamarca y Boyacá,» FAO, ISBN I3428S/1/08.13, 2013.
- [5] P. Geingenberger, M. Geiger y M. Stitt, «High-Temperature Perturbation of Starch Synthesis Is Attributable to Inhibition of ADP-Glucose Pyrophosphorylase by Decreased Levels of Glycerate-3-Phosphate in Growing Potato Tubers,» *Plant Physiology*, n° 117, pp. 1308-1316, 1998.
- [6] L. Aldabe y S. Doglioti, «Bases fisiológicas del crecimiento y desarrollo del cultivo de la papa (*Solanum tuberosum* L.),» Uruguay: Universidad de la República, Montevideo, 1996.
- [7] V. Arias, P. Bustos y C. Ñustez, «Evaluación del rendimiento en papa criolla (*Solanum phureja*) variedad "Yema de Huevo", bajo diferentes densidades de siembra en la sabana de Bogotá,» *Agronomía Colombiana*, vol. 8, n° 2, pp. 152-161, 1996.
- [8] J. M. Cotes Torres, C. E. Ñustez y J. I. Pachón, «Evaluación de la densidad de siembra y el tamaño del tubérculo semilla en la producción de semilla básica de Papa Criolla variedad Yema de Huevo (*Solanum Phureja* Juz et. Buk),» *Agronomía Colombiana*, vol. 17, n° 1, pp. 57-60, 2000.
- [9] M. Cabezas y G. Corchuelo, «Estimación de la interceptación de la radiación solar en papa criolla (*Solanum phureja* Juz. et Buk.) en tres localidades colombianas,» *Agronomía Colombiana*, vol. 23, n° 1, pp. 62-73, 2005.
- [10] L. C. Pérez, L. E. Rodríguez y M. L. Gómez, «Efecto del fraccionamiento de la fertilización con N, P, K y Mg y la aplicación de los micronutrientes B, Mn y Zn en el rendimiento y calidad de papa criolla (*Solanum phureja*) variedad Criolla Colombia,» *Agronomía Colombiana*, vol. 26, n° 3, pp. 477-486, 2008.
- [11] C. Quispe, A. Devaux, S. González, C. Torneux y R. Hijmans, «Evaluación Comparativa del Desarrollo y Crecimiento de Papa, Oca e Isaño en Cochabamba, Bolivia,» *Revista Latinoamericana de la Papa*, vol. 9, n° 10, pp. 140-155, 1997.
- [12] S. Jaramillo y J. Botero, «Respuesta de diferentes poblaciones de *Spongopora* subterránea f. sp. subterránea a la rotación entre dos variedades de papa (*Solanum tuberosum* spp. Andígena),» *Revista de la facultad nacional de Agronomía Medellín*, vol. 60, n° 2, pp. 3859-3876, 2007.
- [13] J. D. Sánchez, A. López y L. E. Rodríguez, «Determinación de las etapas críticas en el desarrollo fenológico del cultivo de la papa *Solanum phureja*, frente al ataque de la polilla,» *Agronomía Colombiana*, vol. 23, n° 2, pp. 230-238, 2005.
- [14] O. Bonato, F. Schulthess y J. Baumgartner, «Simulation model for maize crop growth base on acquisition allocation processes for carbohydrate and nitrogen,» *Ecological Modelling*, vol. 124, n° 1, pp. 11-28, 1999.
- [15] C. T. Spitters y A. H. Schapendonk, «Evaluation of breeding strategies for drought tolerance in potato by means of crop growth simulation,» de *Genetic Aspects of plant mineral*, vol. 123, Springer Netherlands, 1990, pp. 151-161.
- [16] IBSNAT, «Research Report Series 02. A Simulation Model for Potato Growth and Development: SUBSTOR – Potato Versión 2.0. Dept. of Agronomy and Soils Science,» College of Tropical Agriculture and Human Resources, Univ. Of Hawaii, Honolulu, 1992.
- [17] P. L. Kooman y A. J. Haverkort, «Modelling development and growth of the potato crop influenced by temperature and daylength: LINTUL-POTATO,» de *Potato ecology and modelling of crops under conditions limiting growth*, Springer Netherlands, 1995, pp. 41-59.

- [18] M. I. Travasso, D. O. Caldiz y J. A. Saluzzo, «Yield prediction using the SUBSTOR-potato model under Argentinian conditions. Potato Research,» *Potato Research*, vol. 39, pp. 305-312, 1996.
- [19] P. L. Kooman y R. Rabbinge, «An analysis of the relation between dry matter allocation to the tuber and earliness of a potato crop,» *Annals of Botany*, vol. 77, pp. 335-242, 1996.
- [20] A. J. Haverkort,, A. C. Franke, J. M. Steyn, A. A. Pronk, D. O. Caldiz y P. L. Kooman, «A Robust Potato Model: LINTUL-POTATO-DSS,» *Potato Research*, vol. 58, nº 4, pp. 313-327, 2015.
- [21] U. Kleinwechter , M. Gastelo, J. Ritchie, G. Nelson y S. Asseng, «Simulating cultivar variations in potato yields for contrasting environments,» *Agricultural Systems*, vol. 145, pp. 51-63, 2016.
- [22] X. Marquínez y G. Corchuelo, «Metabolismo y asimilación de fotoasimilados en los cultivos,» *Revista Comalfi*, vol. 15, nº 1, pp. 59-80, 1998.
- [23] A. P. Gutiérrez, «Physiological basis of ratio-dependent predator-prey theory: the metabolic pool model as a paradigm,» *Ecology*, vol. 73, nº 5, pp. 1552-1563, 1992.
- [24] J. Baumgärtner, B. Graf, P. Zahner y M. Genini, «Generalizing a population model for simulating" Golden Delicious" apple tree growth and development,» de *International Symposium on Computer Modelling in Fruit Research and Orchard Management*, 1985.
- [25] A. P. Gutiérrez, E. T. Mariot, J. R. Cure, C. W. Riddle, C. K. Ellis y A. M. Villacorta, «model of bean (*Phaseolus vulgaris* L.) growth types I–III: factors affecting yield,» *Agricultural systems*, vol. 44, nº 1, pp. 35-63, 1994.
- [26] D. Rodríguez, J. R. Cure, A. P. Gutiérrez, J. M. Cotes Torres y F. Cantor, «A coffee agroecosystem model: I. Growth and development of the coffee plant,» *Ecological Modelling*, vol. 222, pp. 3626-3639, 2013.
- [27] D. Rodríguez, J. R. Cure, A. P. Gutiérrez, J. M. Cotes Torres y F. Cantor, «A coffee agroecosystem model: II. Dynamics of coffee Berry borer,» *Ecological Modelling*, vol. 248, pp. 203-214, 2013.
- [28] M. Santos Castellanos, «Evaluación del crecimiento, desarrollo y componentes de rendimiento de cuatro cultivares de papa criolla en dos localidades del departamento de Cundinamarca,» Trabajo presentado como requisito parcial para optar al título de Magíster en Ciencias Agrarias con énfasis en Fisiología de Cultivos, Universidad Nacional de Colombia, 2010.
- [29] T. M. Saldaña Villota y J. M. Cotes Torres, «Biomass distribution and allocation in diploid potato varieties (*Solanum phureja* Juz. et Buk.),» *Agronomía Colombiana*, vol. 23, nº 2, pp. 230-238, 2015.
- [30] D. Rodríguez y J. M. Cotes Torres, «Comparison of eight degree-days estimation methods in four agroecological regions in Colombia.,» *Bragantia*, vol. 71, nº 2, pp. 299-207, 2012.
- [31] T. J. Manetsch, «Time-varying distributed delays and their use in aggregative models of large systems. Systems, Man and Cybernetics,» *IEEE Transactions on*, vol. 8, pp. 547-553, 1976.
- [32] A. P. Gutiérrez, «Applied Population Ecology: A supply-demand approach,» New York. USA, John Wiley & Sons, 1996.
- [33] T. R. Sinclair y R. C. Muchow, «Radiation use efficiency,» *Advances in Agronomy*, vol. 65, pp. 215-264, 1999.

- [34] E. Sifuentes Ibarra, J. Macías Cervantes, M. Á. Apodaca Sánchez y E. Cortez Mondaca, «Predicción de la fenología de lapapa,» Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Sinaloa, México, 2009.
- [35] R. Dwelle, «Source/sink relationships during tuber growth,» *American Journal of Potato Research*, vol. 67, n° 12, pp. 829-833, 1990.
- [36] D. H. Fleisher, D. H. Cavazzoni, G. A. Giacomelli y K. C. Ting, «Adaptation of SUBSTOR for controlled environment potato production with elevated carbon dioxide,» *Trans. ASAE*, vol. 46, 2003.
- [37] E. E. Ewing, «Heat stress and tuberization stimulus,» *American Potato Journal*, vol. 58, pp. 31-49, 1981.
- [38] R. M. Wheeler y T. W. Tibbets, «Utilization of potatoes for life support systems in space: I. Cultivar photoperiod interactions,» *American Potato Journal*, vol. 63, pp. 315-323, 1986.
- [39] Á. P. Gaitán Moreno, M. P. González Moggollón, C. E. Núñez López, T. M. Saldaña Villota y J. M. Cotes Torres, «Análisis funcional de crecimiento y desarrollo de cuatro variedades de papa (*Solanum tuberosum* subsp. andigena),» *Revista Facultad de ciencias básicas*, vol. 9, n° 2, pp. 172-185, 2013.