

REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

BOTÁNICA, DOMESTICACIÓN Y FISIOLOGÍA DEL CULTIVO DE ÑAME (*Dioscorea alata*)

Werner Rodríguez¹

RESUMEN

Botánica, domesticación y fisiología del cultivo de ñame (*Dioscorea alata*). Una revisión exhaustiva de la literatura recapitula los principales antecedentes de la domesticación, adaptación, ecología, fenología, análisis del crecimiento y fisiología de la producción de los ñames comestibles. Este recorrido por la literatura conduce al Yam Sim (Yam Simulator), primera versión de un modelo desarrollado a partir del Simple and Universal Crop Simulator (SUCROS). Yam Sim es útil para simular tanto el crecimiento como la formación de la cosecha del ñame alado (*Dioscorea alata*). Se discute la posible limitación del rendimiento por el tamaño de la fuente o el sumidero. Se concluye con la proposición de características morfo-fisiológicas de un idio tipo del ñame comestible.

ABSTRACT

Botany, domestication and physiology of the edible yam (*Dioscorea alata*) crop. An extensive literature revision summarizes the most important information about domestication, adaptation, ecology, phenology, growth analysis and physiology of the edible yam crop. The study presented the Yam Sim (Yam Simulator), which is the first version of a model developed from the Simple and Universal Crop Simulator (SUCROS). The Yam Sim model is useful for simulating the growth and harvest of the edible yam (*Dioscorea alata*). The possible yield limitation is discussed due to size of the water source or the drain. The study concludes with the proposal of morpho-physiological traits of an ideotype of edible yam.



INTRODUCCIÓN

La fisiología de la producción estudia los factores asociados con el cultivo y la cosecha de las plantas domesticadas. Evans (1994) recapituló la historia de la fisiología de la producción en los siguientes términos. Esta disciplina fue bautizada en 1917 por Balls, quien la definió como la comprensión de la dinámica del desarrollo de la producción en los cultivos. Posteriormente; un periodo dominado por el análisis de crecimiento condujo a comparar las diferencias observadas entre cultivos y variedades. Al inicio, se consideró más el crecimiento foliar de los cultivos que sus tasas de asimilación neta. Este proceso culminó con la introducción del concepto de índice de área foliar (IAF) acuñado por Watson en 1947. Monsi y Saeki combinaron, en 1953, el concepto del IAF con el de un coeficiente de extinción (k) de la luz que atraviesa el dosel del culti-

vo. Esta innovación conceptual abrió el camino a la simulación de la fotosíntesis del dosel, como en el caso de los modelos propuestos por Wit y Duncan. Durante la década de los sesenta, la fisiología de la producción contribuyó a aumentar la producción promedio de los tres cultivos más consumidos en el mundo, en una proporción superior al 50 %. Actualmente, la fisiología de la producción posee dos caras. Una de estas caras mira hacia la agronomía, identificando la necesidad de nutrientes adicionales, mejorando la eficiencia en el manejo del agua y los fertilizantes, extendiendo el impacto de los herbicidas y vislumbrando nuevas aplicaciones de los reguladores del crecimiento. La otra cara mira hacia el mejoramiento vegetal y se interesa por la identificación y análisis morfológico y fisiológico de las propiedades de las plantas que limitarían el aumento futuro de las cosechas.

¹ Sede Regional del Atlántico. Universidad de Costa Rica, P. O. Box 119, Turrialba; E-mail: wernerr@cariari.ucr.ac.cr

Domesticación

Los ñames son plantas dioicas del género *Dioscorea*, pertenecen a la familia Dioscoreaceae y producen tubérculos y bulbillos (tubérculos aéreos) de importancia económica. Los ñames emiten tallos en forma de bejucos, sus hojas son cordadas u ovadas y producen tubérculos predominantemente cilíndricos y ricos en carbohidratos (Mandal, 1993). El desarrollo de los tubérculos es una adaptación de esta familia a los períodos secos, cuando los tallos experimentan muerte descendente y los tubérculos entran en estado de reposo (Purseglove, 1972). Durante la evolución de las Dioscoreas comestibles, el engrosamiento y polarización del rizoma ancestral originó un sistema tuberoso bien desarrollado (Burkill, 1960). Wickham *et al.* (1981) concluyeron que con la pérdida de los meristemas axilares del rizoma, el meristema primario de engrosamiento constituyó el sitio de renovación del crecimiento del tallo después de superarse el reposo de los tubérculos. Este sitio o tejido de renovación produce un complejo nodal primario (CNP) del que se originan los tallos, las raíces y los tubérculos. Estructuralmente, el CNP provee una conexión vascular entre el tallo en desarrollo y las reservas almacenadas en el tubérculo-madre, y, dentro del marco de un ciclo anual, sirve como un ligamen físico entre la nueva planta y los órganos de almacenamiento producidos por la generación anterior.

La familia Dioscoreaceae comprende seis géneros, de los cuales, *Dioscorea* es el mayor. Cerca de 600 especies de *Dioscorea* han sido identificadas y, éstas, doce son comestibles (Coursey, 1976). Dentro de este género, las especies comestibles y de valor comercial son: *Dioscorea alata*, *D. rotundata*, *D. esculenta*, *D. bulbifera* y *D. cayenensis*. *D. alata* es común en Asia, en tanto, *D. rotundata* y *D. cayenensis* son cultivadas principalmente en África (Mandal, 1993). Algunas otras especies de *Dioscorea*, como *D. floribunda* y *D. composita*, son apreciadas debido a su alto contenido de saponinas esteroidales; sustancias utilizadas en la fabricación de anticonceptivos orales, hormonas sexuales y cortisona (Purseglove, 1972; Applezweig, 1977). Los ñames farmacéuticos continúan siendo, esencialmente, especies silvestres (Coursey, 1976).

Vavilov (1950) señaló a Burma como el principal centro de origen del ñame. Coursey (1976) y Martin (1974) coincidieron con él en contraste con de Candolle, quien sugirió que *Dioscorea alata* se originó en las islas de Indonesia. El ñame alado (*D. alata* o “greater yam” en inglés) no se conoce en estado silvestre en ninguna parte del mundo. Los primeros colectores, alrededor de 5000 A. C., notaron que la remoción cuidadosa de los tubérculos le permitía a la planta recuperarse y

producir otro tubérculo (Coursey, 1967). La forma ancestral del ñame consistió de plantas con enraizamiento profundo y superficial. Los hombres seleccionaron a las últimas debido a su facilidad de cosecha, en las islas donde no existían cerdos (Purseglove, 1972). Burkill (1960) sugirió que los ñames, junto con las aráceas, fueron las primeras plantas domesticadas por las comunidades de pescadores. Estas comunidades dependían del mar para cubrir sus necesidades de alimentos pero, incursionaban en la costa para buscar otros productos comestibles, entre ellos, las aráceas y los ñames. Las secciones de los tubérculos no consumidos enraizaron y dieron origen a plantas cerca de los pueblos de pescadores. Esas plantas, una vez maduras, fueron cosechadas y, por ende, se desarrolló gradualmente la comprensión de las posibilidades de una propagación y almacenamiento deliberados del ñame.

El género *Dioscorea* alcanzó distribución mundial al final del Cretáceo y su evolución subsecuente ocurrió por separado en el viejo y nuevo mundo. Existen secciones taxonómicas diferentes del género en los dos hemisferios, pero ninguna de las dos está representada en ambos hemisferios. La separación del ancestro asiático del africano ocurrió posteriormente, en el Mioceno. Algunas secciones del género son comunes a África y Asia pero no existen especies bajo esa condición. Dentro del viejo mundo, muchas especies de un continente muestran afinidad con algunas especies del otro (Burkill, 1960). Según Wilson (1977), el ñame se diferencia de las restantes raíces y tubérculos, por su amplia diversidad genética y origen a partir de diferentes centros: América tropical (*D. trifida*), África occidental (*D. rotundata*, *D. cayenensis*, *D. bulbifera*, *D. dumetorum*), y el sudeste asiático (*D. alata*, *D. esculenta*, *D. opposita*). *Dioscorea alata* es la única especie de ñame sin representación silvestre en el mundo entero. Al igual que *D. rotundata*, la especie alata pertenece a la sección *Enanthiophyllum* del género *Dioscorea*.

D. alata se dispersó antes de los 100 A. C. en Tailandia y Vietnam y, a través del sur del Mar Chino, donde se desarrolló un centro de origen secundario cerca de las islas Celebes, desde las que se extendió a Nueva Guinea y Polinesia. Continuó su dispersión hacia el oeste atravesando el subcontinente hindú hasta detenerse frente a los desiertos de Baluchistan y Punjab. En India, Sumatra y Java, en donde el arroz ya era un cultivo bien establecido, el ñame nunca alcanzó la importancia que había cobrado más hacia el este (Purseglove, 1972).

Cuando los portugueses penetraron el Océano Índico, aprendieron el uso de *D. alata* de los marinos hindúes y malayos, quienes lo utilizaban como provisión en sus barcos cuando emprendían viajes prolongados.

Posteriormente, el comercio de esclavos dispersó a los ñames del oeste de Asia a Africa (alrededor de 1500 D.C.) y América (alrededor de 1550 D.C.). Existen reseñas de ñames importados que crecían en La Hispaniola desde 1552 (Coursey, 1967). Los ñames asiáticos y, posteriormente, los africanos, fueron utilizados ampliamente como vitualla en los barcos del período colonial. Su alto contenido de vitamina C les otorgó valor como anti-escorbuto (Norman *et al.*, 1984). Resulta notorio que los polinesios, quienes han cultivado ñames durante más tiempo que los americanos, consideran el cultivo una actividad masculina vinculada con la navegación, en tanto, los restantes cultivos son atendidos especialmente por mujeres (Coursey, 1967). Los ñames también alimentaron a los colonizadores transitorios de Talamanca (Costa Rica) durante el siglo XIX: pescadores y comerciantes de tortugas (Palmer, 1993).

Adaptación y ecofisiología

Los efectos de la presión evolutiva sobre los organismos se manifiestan en sus adaptaciones. Quizás la estrategia reproductora sea la adaptación fundamental a desarrollar por un organismo. En este sentido, existen dos opciones: un crecimiento rápido acompañado con una masiva producción de propágulos a expensas de una breve duración de la vida o, una vida más larga con un crecimiento lento y una reducida producción de propágulos (Putman y Wraten, 1988). Probablemente, los ñames comestibles han experimentado una evolución de la primera hacia la segunda estrategia de reproducción.

Es factible que el ñame fundamentara su reproducción en el método sexual antes de que el hombre iniciara su domesticación. En esa época, una planta femenina podía producir muchas semillas. Esta capacidad habría sido, sin duda, útil para sobrevivir durante la colonización de ambientes temporales o inestables. Posteriormente, a través de la domesticación, el ñame redujo su capacidad para producir semillas sexuales. Paulatinamente, la propagación vegetativa prevaleció porque las plantas fueron seleccionadas, bajo los criterios de tamaño y forma del tubérculo, facilidad de cosecha y buenas características organolépticas. La supervivencia de las plantas comenzó a depender más del hombre, a la vez que el hombre dependía más de ellas (Evans, 1975). Todos estos factores obligaron a un cambio en la estrategia reproductora del ñame, que se convirtió en un cultivo de propagación vegetativa con una limitada reproducción sexual.

Además de la estrategia reproductora, el estudio de la adaptación de los cultivos considera los factores ambientales que determinan su distribución. Una planta

experimenta la influencia de dos ambientes contrastantes: la atmósfera y el suelo (Terry *et al.*, 1983). La investigación ecofisiológica procura descubrir cómo los factores del ambiente, tales como el agua, la temperatura y la radiación están involucrados en los procesos de acumulación vegetal de materia seca (MS) (Wilson, 1977). Estos temas también son abordados por la ecología de cultivos (Lerch, 1991; Loomis y Connor, 1992).

El género *Dioscorea* es de tipo tropical. Con las excepciones de *D. japonica* y *D. opposita*, sus especies no pueden tolerar las heladas (Coursey, 1967; Pursglove, 1972; Martin, 1972; Wilson, 1977). El crecimiento de los ñames es severamente restringido por las temperaturas inferiores a los 20 °C y, la planta requiere temperaturas en el rango de 25 a 30°C para exhibir un desarrollo normal. Exceptuando a *D. opposita*, los ñames están limitados por el rango de latitudes comprendido entre 20° N y 20° S y altitudes máximas de 1000 msnm (Wilson, 1977). No está claro si las temperaturas que promueven el desarrollo máximo de la planta también conducen a la tuberización. Es posible, que las temperaturas cálidas al favorecer el crecimiento del follaje y altas tasas respiratorias, retarden el crecimiento de los tubérculos (Onwueme, 1978b).

La adaptación del ñame incluye la tolerancia a períodos secos. Aun después de la emergencia, la planta de ñame puede sobrevivir bajo condiciones de déficit hídrico mejor que muchos otros cultivos. Sin embargo, Onwueme (1975) ha mostrado que un déficit hídrico al inicio del ciclo de crecimiento del ñame reduce su producción y pospone el inicio de la tuberización. Waitt (1963) estableció que una variación en la cantidad total de precipitación entre las semanas 14 y 20 de crecimiento, por encima o por debajo de los 480 mm, reduce la producción. *D. alata* crece mejor en aquellas áreas donde llueve durante siete u ocho meses. Una precipitación bien distribuida o la irrigación equivalente, es necesaria para acumular los 1500 mm requeridos por el cultivo durante un ciclo anual (Onwueme, 1978a). Wilson (1977) considera que el cultivo del ñame está restringido a los climas designados como bosque lluvioso tropical, monzón tropical y sabana tropical.

En los trópicos húmedos y bajos con, por lo menos, 1150 mm de precipitación durante la época de cultivo y una estación seca de dos a cuatro meses, la producción de tubérculos alcanza de 60 a 70 t/ha. Estas producciones son obtenidas, por ejemplo, en Ghana (Gurnah, 1974), Puerto Rico (Martin, 1972) y Costa Rica (Rodríguez, 1994). En las islas del Pacífico (3000 a 8000 mm anuales), la producción oscila en el rango de 10 a 50 t/ha (Zaag van der y Fox, 1981). En las áreas secas donde la

precipitación es de tan sólo 400 mm, la producción declina a menos de cinco t/ha (Norman *et al.*, 1984).

El crecimiento del ñame también parece ser afectado por la duración del día. Aunque los días de más de doce horas favorecen el crecimiento de los tallos y las hojas, una tuberización satisfactoria únicamente ocurre donde los días son más cortos (Coursey, 1967). Adicionalmente, la senescencia y muerte descendente de los tallos del ñame al final del ciclo de crecimiento parece estar bajo control fotoperiódico (Martin, 1974). Por ejemplo, Preston y Haun (1963) evitaron la floración y el inicio de la senescencia de *D. spiculiflora* mediante la iluminación de las plantas con una luz incandescente durante dos horas a partir de la media noche. Wilson (1977) opinó que el efecto de la duración del día sobre la iniciación de los tubérculos del ñame, no posee importancia económica, porque este cultivo está restringido a las zonas tropicales. Sin embargo, la producción costarricense de ñames fuera de época constituye una ventaja comparativa en el mercado, la cual podría estar siendo afectada por la tenue variación de la duración del día observada en ese país (Rodríguez, 1994).

Los ñames se originaron en las regiones forestales y su capacidad para trepar es una adaptación a este ambiente, caracterizado por una alta humedad relativa pero una baja radiación. Sin embargo, todas las especies comerciales crecen sin sombra y con las condiciones de humedad de los campos abiertos. Los agricultores utilizan soportes para cultivar ñames, pero tanto *D. alata* como *D. rotundata* pueden crecer sin este apoyo en los climas secos (Wilson, 1977).

Los ñames requieren suelos fértiles, profundos, de textura franca y bien drenados. La profundidad del suelo debe ser superior a los 0,6 m (Coursey, 1967). La compactación del suelo reduce el sistema radical del ñame y deforma sus tubérculos (Ferguson y Gumbs, 1976). La presencia de un pie de arado o capa dura en el horizonte donde crece el tubérculo causa que el mismo emerja del suelo y que la forma de su extremo distal se distorsione (Rodríguez, 1994). En Micronesia los agricultores eligen el tipo de ñame a sembrar en un lote particular con base en la profundidad del suelo. Las especies con tubérculos pequeños son cultivadas en los suelos menos profundos (Norman *et al.*, 1984). La construcción de montículos puede mitigar las malas condiciones físicas del suelo e incrementar la respuesta de los ñames a los fertilizantes (Kang y Wilson, 1981). Las siembras en las llanuras de África Occidental son confinadas a los aluviones profundos y con buenas propiedades físicas (Norman *et al.*, 1984).

A diferencia de la yuca y el camote, los ñames no prosperan en los suelos marginales. Sin embargo, la cantidad de nutrimentos removidos cuando los tubérculos de ñame son cosechados, es similar a la extraída por la yuca y el camote: 107, 14, 135, 2 y 7 kg ha⁻¹ de N, P, K, Ca y Mg, respectivamente. Estas cantidades fueron calculadas considerando una cosecha de 30 t ha⁻¹ de tubérculos (Norman *et al.*, 1984).

La mayor parte de los trabajos acerca del uso de fertilizantes en ñames y señalan un incremento en la producción de tubérculos asociado a la fertilización nitrogenada. Se ha informado de un incremento igual al 10 %. En algunos casos, bajos niveles de potasio provocaron leves aumentos del rendimiento pero, las respuestas al fósforo son poco comunes (Ferguson y Haynes, 1970). En Costa Rica, el grado de respuesta es potasio > nitrógeno > fósforo (Jiménez y Rodríguez, 1984). La reducida respuesta del ñame al fósforo ha sido atribuida a la presencia de micorrizas al mejorar la absorción de este elemento (Zaag van der y Fox, 1980). En Trinidad, Chapman (1965) obtuvo un aumento del 30 % de la cosecha únicamente cuando fertilizó con nitrógeno tres meses después de la siembra, cuando la lixiviación del elemento era menor y las plantas poseían un follaje vigoroso. Onwueme (1978b) recomendó fertilizar un mes después de la emergencia, pues en este momento la planta pasa de depender de los asimilados de la semilla a una condición autótrofa. En oxisoles, ultisoles e histosoles es indispensable encalar y aplicar fertilizantes para evitar las bajas cosechas. Abruña-Rodríguez *et al.* (1982) observaron toxicidad debida al aluminio en plantas de ñame que crecían en suelos con un pH inferior a 5,5. Sólo un 40 % de la cosecha máxima fue obtenida con una saturación del aluminio igual al 30 % y, prácticamente nada, con una saturación del aluminio igual al 50 %. No hubo toxicidad por manganeso en este último caso.

Fenología y desarrollo

Fenología es el estudio de la cronología de eventos biológicos recurrentes, las causas de esta cronología en relación con factores bióticos y abióticos y la interrelación entre fases de la misma o diferentes especies (Lieth, 1974). Como señalo Allaby (1994), en el caso de las plantas, la fenología es el estudio de la periodicidad de la foliación, floración y fructificación; respuestas iniciadas por eventos recurrentes del clima. La fenología está relacionada, en alguna medida, con el desarrollo y la morfogénesis de las plantas, es decir, con el crecimiento y la diferenciación celular (Salisbury y Ross, 1992).

Bajo condiciones naturales, *D. alata* es una planta perenne que exhibe tres fases designadas como reposo, crecimiento vegetativo y crecimiento reproductivo. La planta completa estas fases en doce meses pero puede repetir el ciclo anual indefinidamente. La brotación de los tubérculos señala la finalización del período de reposo y el inicio de la fase vegetativa, caracterizada por un rápido crecimiento de los tallos y las hojas. El final de la fase vegetativa y el inicio de la fase reproductiva es más difícil de determinar. Se acepta que la fase reproductiva comienza cuando la tuberización alcanza una tasa de crecimiento exponencial, la cual coincide con una reducción del crecimiento de los tallos y las hojas (Haynes *et al.*, 1967). *Sensu stricto*, la fase reproductiva del ñame coincidiría con la floración seguida por la maduración de los tubérculos, evento que cierra el ciclo anual del ñame.

Reposo de los tubérculos

El reposo comienza con la madurez del tubérculo y es precedida tanto por la floración, en aquellas variedades que producen flores, como por la senescencia de los tallos y las hojas. Los tubérculos dejados en el suelo en estado de reposo brotan después de un período que podría extenderse de 84 a 112 días (Ferguson, 1977). El período de reposo de los tubérculos coincide normalmente con la estación seca, por lo que, la época de cosecha determina la época de siembra. Es difícil establecer con certeza cuando los tubérculos de ñame han alcanzado su madurez. Campbell *et al.* (1982) utilizó los siguientes criterios: (i) decaimiento de los tallos y las hojas; (ii) ausencia de un extremo distal blanquecino en el tubérculo; (iii) fácil separación del tubérculo del tallo; (iv) buenas calidades de cocción y degustación según la evaluación de un panel de catadores. De todos estos criterios, él le atribuyó la mayor importancia a éste último.

La duración del período de reposo no pareciera estar determinado por la madurez del tubérculo. Passam *et al.* (1982) plantaron a diferentes intervalos tubérculos maduros colectados de plantas prematuramente senescentes de *D. alata*. Ellos observaron que todas las plantas germinaron al mismo tiempo que las que provenían de tubérculos convencionales. Por lo tanto, parece ser que la duración del período de reposo es determinada genéticamente más que por la madurez del tubérculo. Esta afirmación coincide con la evidencia reportada por Campbell *et al.* (1962b): las secciones de tubérculos cosechados fuera de época y utilizadas como semilla brotaron después de cumplir con el período de reposo normal de cuatro meses.

El mecanismo responsable del reposo en las especies tropicales de ñame no ha podido ser clarificado. En una serie de investigaciones pertinentes, Campbell *et al.* (1962ab) mostró que la brotación de los ñames estaba relacionada con el contenido de glutaniones en el tubérculo. Fue posible incrementar el nivel de glutaniones tratando los tubérculos con 2-cloretanol y, con ello, lograr brotación más temprana. El 2-cloretanol estimula la liberación de glutaniones, los que remueven a los inhibidores del crecimiento. Siempre y cuando exista suficiente agua para el crecimiento, se ha observado que el ciclo del cultivo de siembra a madurez comprende de siete meses y medio a ocho meses, sin relación alguna con la fecha de siembra (Campbell y Gooding, 1962). Campbell *et al.* (1962c) también lograron reducir la brotación de los tubérculos con MENA (metil éster de ácido alfa-naftalenoacético) manteniéndolos palatables por siete meses, dos meses más que los no tratados. Estudios posteriores revelaron la existencia de batatasinas en Dioscoreaceae (Ireland *et al.*, 1981). Hashimoto *et al.* (1972) ya habían establecido previamente que la aplicación de batatasinas suprimía la brotación de los bulbillos en los ñames de la zona templada. No obstante lo anterior, la aplicación exógena de batatasinas fue menos efectiva que el GA₃ como tratamiento para retrasar la brotación de los tubérculos de *D. alata* y *D. esculenta* y, no hubo un efecto sinérgico cuando se aplicaron las batatasinas y el GA₃ simultáneamente (Ireland y Passam, 1985).

Wickham *et al.* (1984ab) extendió el reposo de tubérculos inmaduros de *D. alata* y *D. esculenta* mediante inmersión de los mismos en una solución de GA₃. Los ñames inmaduros mostraron un período de reposo más extenso y la efectividad del GA₃ se redujo conforme los tubérculos empleados fueron más maduros. También Rao y George (1990) extendieron el reposo de tubérculos de *D. alata* por más de cuatro meses con GA. Wickham *et al.* (1984a) postularon que, como ocurre en los bulbillos de los ñames no tropicales, los reguladores del crecimiento inducen el reposo en los ñames tropicales. Un sistema de degradación de estos reguladores, como el descrito por Hasegawa y Hashimoto (1974), quizás opera al romperse el reposo. El GA₃ probablemente extiende el reposo mediante sustitución de los inhibidores o estimulando su síntesis. Como establecieron Nnodu y Alzie (1992), el GA₃ puede ser utilizado para controlar la brotación de los tubérculos de ñame.

Además, la brotación de los ñames puede ser suprimida mediante almacenamiento a temperaturas reducidas. Rao y George (1990) prolongaron el reposo de los tubérculos de ñame por más de cinco meses almacenándolos a 20 °C. Las temperaturas bajas reducen la tasa

de actividad metabólica y, por ende, retrasan los cambios que conducen a la ruptura del reposo. Al almacenar los tubérculos a 16 °C, González y Collazo de Rivera (1971) lograron extender la vida de su capa externa pero, a 12 °C, murió la misma después de cuatro semanas de almacenamiento. Trabajando en la dirección contraria, Campbell *et al.* (1962a) estimularon la brotación de los tubérculos de ñame en reposo mediante su inmersión en una solución de clorhidrin etileno al 2 - 8 %. También el etephon fue utilizado con éxito para el reposo de tubérculos de *D. alata* (Martin y Cabanillas, 1976; Goenaga *et al.*, 1989).

Crecimiento vegetativo

El proceso de brotación de los tubérculos de ñame ha sido descrito por Onwueme (1973) y Wickham *et al.* (1981). Con la ruptura del reposo, comienza la actividad meristemática de la corteza interna de los tubérculos y se produce el complejo nodal primario (CNP), del cual surgen posteriormente las raíces y los tubérculos. El CNP, una estructura esférica unida al tubérculo madre, no proviene de una yema preformada sino que crece *in novo* a partir de los tejidos del cambium situados bajo la cáscara del tubérculo (Wickham *et al.*, 1981). La brotación del tubérculo señala el inicio de la fase vegetativa del ciclo anual del ñame. El desarrollo de las raíces precede al desarrollo del tallo (Wickham *et al.*, 1981). James (1953), citado por Haynes *et al.* (1967), fue el primero en reportar que el crecimiento radical temprano de *D. alata* está confinado a los primeros diez centímetros de suelo. Según sus observaciones, el desarrollo de las raíces fibrosas alcanzó un pico en el cuarto mes después de la siembra y su senescencia comenzó a partir del quinto mes.

Campbell *et al.* (1962ab), Gooding y Hood (1967) y Ferguson (1977) reportaron observaciones de eventos fenológicos en *D. alata*. Rodríguez (1997), quien asumió un período de reposo de doce semanas, interpretó sus observaciones en los siguientes términos. Las fenofases de los primeros autores y el último son coincidentes. Campbell *et al.* (1962ab) reportaron los eventos fenológicos con mayor detalle y utilizaron el inicio de la tuberización como límite entre las fases I y II, bosquejando un ciclo compuesto por cuatro fases. Los eventos fenológicos reportados por Gooding y Hood (1967) no fueron organizados en fases. Su mención del crecimiento del CNP y el inicio de la tuberización en las semanas 26 y 38, respectivamente, parecen ser muy tardías. Probablemente, estos autores consideraron un mayor tamaño del CNP como criterio y utilizaron otra variedad de *D. alata*. Gooding y Hood (1967) interpretaron que la producción de hojas verdaderas marca el inicio de la vi-

da autótrofa de la nueva planta. En forma similar, Onwueme (1984) señaló que la parte aérea de la planta de ñame durante su primera fase de crecimiento (hasta seis semanas después de la emergencia) consiste de un tallo con pocas o ninguna hoja. A partir de este hecho, él derivó las siguientes consecuencias: (i) la capacidad fotosintética de la planta está muy restringida; (ii) la planta sobrevive haciendo uso de las reservas almacenadas en la semilla; (iii) el ñame establece una cobertura adecuada lentamente.

Ferguson (1977) señaló otras consecuencias de manejo relacionadas con la fenología y la fisiología de la producción del cultivo. El tiempo necesario para iniciar el crecimiento rápido de los tubérculos fue menor cuando las plantas (cv. White Lisbon de *D. alata*) crecieron a partir de secciones de tubérculos grandes y, el tamaño del complejo nodal primario a las ocho semanas después de la siembra correlacionó positivamente con la producción final. Debido a que el desarrollo de los tubérculos (Fase II) coincidió con una reducción del porcentaje de materia seca acumulada, él interpretó que esta fase ha de estar caracterizada por una acelerada división celular y alguna expansión de las células. Este proceso origina las células que estarán involucradas en la subsecuente tuberización, un factor que afecta el tamaño del tubérculo importante en la definición de la cosecha final. El crecimiento alcanzado al final de la segunda fase puede ser considerado exponencial. Además, según las observaciones de Enyi (1972), el inicio de la tuberización es influenciado por la fertilización potásica y este efecto, a su vez, repercute sobre la producción final.

Crecimiento reproductivo

Las tres especies de ñame más importantes (*D. rotundata*, *D. alata* y *D. cayenensis*) exhiben una floración irregular (Onwueme, 1984). El género Dioscorea está caracterizado por la predominancia de plantas dioicas (Degras, 1985). Existe más información sobre la floración y producción de semillas botánicas en *D. rotundata* que en las otras especies. El trabajo pionero de Sadik y Okereke (1975) ha sido continuado a través de un extenso programa liderado por el Instituto Internacional de Agricultura Tropical (IITA) en Nigeria, Africa (Sadik, 1977). En la América tropical, el trabajo de fitomejoramiento ha sido conducido por el Institute National de la Recherche Agronomique (INRA). El libro escrito por Degras (1986) muestra que el programa francés de fitomejoramiento se ha concentrado en las especies trifida y alata de ñame.

Bais y Jos (1986) reportaron la producción de semilla y el establecimiento exitoso de plantas provenientes de semilla sexual de *D. alata* por primera vez. Mediante siembra escalonada, ellos lograron sincronizar las floraciones masculina y femenina de las plantas. Una polinización manual permitió alcanzar un 80 % de éxito en el establecimiento de cápsulas con un 47 % de semillas viables. Por lo tanto, ellos atribuyeron la falta de producción natural de semillas sexuales de ñame a la pobre sincronización existente entre plantas femeninas y masculinas, a la ausencia de polinizadores naturales y a la práctica común de establecer un solo clon en áreas pequeñas.

La producción de *D. rotundata* es alta a partir de semilla sexual. Sin embargo, la homogeneización de los tubérculos dentro de las diferentes familias es aún un trabajo pendiente (IITA, 1982). En un análisis de crecimiento de plantas de *D. rotundata* provenientes de semilla sexual, Okezie *et al.* (1996) halló que las plantas mantenían una alta tasa de crecimiento relativo ($0,3 \text{ g g}^{-1} \text{ semana}^{-1}$) pero una reducida tasa de asimilación neta ($27 \text{ g m}^{-2} \text{ semana}^{-1}$). Las plántulas transplantadas mostraron un crecimiento simultáneo del follaje y raíces. La competencia entre los dos sumideros de asimilados condujo a un pobre crecimiento del dosel y un bajo rendimiento. En tanto el ñame sea propagado vegetativamente, la fase reproductiva de *Dioscorea alata* no pareciera ejercer influencia sustancial sobre la fisiología del cultivo.

Interceptación de la luz

El crecimiento de un cultivo es un proceso de transformación energética, en el que la energía solar es convertida en energía química y acumulada en los tejidos cosechables de las plantas. El logro de esta transformación requiere superar tres pasos en secuencia: (a) interceptación de la radiación solar incidente por parte del dosel de hojas; (b) conversión de la radiación interceptada en energía química potencial o materia seca (MS); (c) particionamiento de la MS producida entre la cosecha y los otros tejidos de la planta (Hay y Walker, 1989).

La interceptación eficiente de la irradiancia por parte de un cultivo, requiere un área foliar adecuada y uniformemente distribuida que cubra todo el terreno. Para ello, el agrónomo ajusta la densidad de siembra y el arreglo espacial del cultivo a las condiciones del ambiente (Gardner *et al.*, 1985). Holliday (1960a, b, c) revisó extensivamente este el tema y concluyó que, en los cultivos propagados vegetativamente, la producción por planta está relacionada con el número de plantas sembradas mediante la expresión:

$$y = Ax * [1/(1+Abx)] \quad (1)$$

donde y es la MS producida por unidad de área, A representa la producción aparente máxima por planta, x es igual al número de plantas por unidad de área y b es el coeficiente de la regresión lineal del recíproco de la producción por planta y la población de plantas. El término $1/(1+Abx)$ reduce la máxima producción por planta en proporción al incremento de la densidad de siembra. Consecuentemente, Holliday (1960a) llamó a este término el "factor de competencia".

Los ñames son propagados a partir de secciones de tubérculos llamadas "semillas". La tasa de semilla es el peso total de las semillas utilizadas por unidad de área. El número de plantas por área es la población de plantas. Baker (1964) señaló que, en los ñames, el conocimiento de la tasa de semilla es necesario para comprender la relación entre el rendimiento y la población de plantas. Sus resultados indicaron que, al regresionar la producción por planta con la población de plantas, se obtiene una curva asintótica (es decir, una expresión similar a la ecuación 1 anterior) cuando el peso de cada semilla se mantiene constante y, por ende, la tasa de semilla es proporcional a la población. Cuando la tasa de semilla se mantuvo constante, la respuesta del rendimiento a la población fue lineal. Baker (1964) propuso la siguiente ecuación lineal:

$$1/Yp=(a+cw)+bx \quad (2)$$

donde el término $(a+cw)$ define el intercepto a de la regresión del recíproco de la producción por planta ($1/Yp$) contra la población de plantas x incrementado por el efecto de la tasa de semilla (cw). En el estrecho rango de tasas de semillas (c) que él evaluó (2,0 a 3,2 t ha^{-1}), w fue igual a 0,001297.

Miège (1957) halló un incremento lineal del rendimiento y un decrecimiento del tiempo medio de germinación cuando aumentó el peso de las semillas de 50 a 250 g. Con las excepciones de Baker (1964), Ferguson *et al.* (1984) y, más recientemente, Rodríguez (1997), los experimentos llevados a cabo no separaron el efecto de la tasa de semilla del de la población de plantas. En la mayor parte de los casos, los tratamientos consistieron en combinaciones de tasas de semillas y poblaciones de plantas sin considerar el efecto de la tasa de semilla involucrado (Gooding y Hood, 1967; Costas *et al.*, 1968; Enyi, 1972; Gurnah, 1974; IITA, 1974; Lyon-ga *et al.*, 1977; Oriwa y Onwueme, 1980). Por lo tanto, los resultados obtenidos resultan confusos con respecto a la tasa de semilla.

La cobertura del terreno que alcanza el ñame es influenciada por las prácticas culturales aplicadas. Las mayores diferencias surgen del uso de soportes. Algunos ñames entrelazan sus tallos formando agrupamientos con un alto IAF pero pobre cobertura. Considerando este comportamiento, Onwueme y Haverkort (1991) no apreciaron como crítica la falta de datos de radiación durante la primera fase de crecimiento del ñame, cuando el IAF es bajo y está distribuido desuniformemente. Ellos consideraron necesario establecer experimentalmente una relación entre el IAF y la cobertura del ñame.

Las mediciones de la cobertura que alcanza el follaje del ñame son escasas. Oriuwa y Onwueme (1980) siguieron el desarrollo de la cobertura de *D. rotundata* y *D. alata* durante dos ciclos de producción en Nigeria. La primera de estas especies alcanzó un pico de cobertura 15 semanas después de la emergencia, aproximadamente, cuando el IAF también era máximo. El mayor porcentaje de cobertura fue de tan sólo 0,75 %, lo cual refleja la pobre habilidad para cubrir que posee *D. rotundata* aún cuando crece postrado. Por otra parte, *D. alata* logró una cobertura de 0,93 %, también a las 14-15 semanas después de la emergencia. Budelman (1990), quien observó plantas de *D. alata* en Costa de Marfil, reportó una cobertura del suelo en el rango de 26 a 62 % a las nueve semanas después de la siembra. No se recabó el porcentaje de cobertura posteriormente.

Rodríguez (1997), quien estudió el efecto de la combinación factorial de cuatro tasas de semilla (1, 3, 5 y 7 t/ha) con cuatro poblaciones de plantas (20, 45, 70 y 95 mil plantas ha⁻¹) sobre la interceptación de luz, el IAF y la producción, halló que las mayores tasas de semilla provocaron una germinación más rápida y una interceptación más alta entre los 55 y 140 dds. Así mismo, las tasas de semilla altas estuvieron asociadas a mayores IAF y DAF. Aunque el número de tubérculos comerciales aumentó con la tasa de semilla, la respuesta del peso de los tubérculos a este factor no fue clara. El efecto de la densidad de siembra sólo manifestó relevancia en términos del número de tubérculos comerciales. La combinación de una tasa de semilla de 5,6 t/ha y 38000 plantas ha⁻¹ produjo el mayor número de tubérculos con un peso superior a los 400 g. El análisis de la superficie de respuesta indicó que el mayor rendimiento total, estaría asociado a la combinación de una tasa de semilla de 5,9 t/ha y una población de 86400 plantas ha⁻¹. Al considerar todas sus observaciones, Rodríguez (1997) halló que la luz interceptada por el ñame, cultivado con soportes de caña brava de 2 m de alto colocados a 0,5 m sobre el lomo, está relacionada con el IAF según la expresión $y=90,5*[1-\exp(-139*x/90,5)]$, en donde y representa la proporción de la radiación interceptada y, x el IAF.

Fotosíntesis foliar

Kpeglo *et al.*, (1982a) determinó la tasa de fotosíntesis foliar y de respiración oscura en dos cultivares de *D. rotundata*. Para ello, utilizó el método gravimétrico que, debido a su escasa aplicación, produce resultados difíciles de comparar. Halló valores en el rango de 0,7 a 1,0 g de MS por m⁻² (hoja) h⁻¹ para el cultivar Ekpe, una variedad masculina. Este rango fue superior al alcanzado por el cultivar Nwapko (0,5 - 0,8 g de MS por m⁻² (hoja) h⁻¹), un cultivar que no florece. En el primer caso, la tasa fotosintética decreció con la edad de la planta, por el contrario, el segundo cultivar exhibió la tendencia opuesta. La posición de la hoja no mostró ninguna influencia decisiva sobre la tasa fotosintética de los dos cultivares. El método gravimétrico empleado no resultó efectivo para estimar las tasas de respiración oscura.

Bhagsari (1988) determinó la fotosíntesis neta (Pn) de plantas de camote, yuca y ñame (*D. alata*) encerrando una hoja madura dentro de una cubeta unida a un sistema abierto de medición del flujo de dióxido de carbono. La Pn media en cada caso fue de 25,00, 15,91 y 6,82 $\mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, respectivamente. Esta Pn del ñame es cerca de cuatro veces menor que la tasa máxima reportada por Penning de Vries *et al.* (1989) para los cultivos C3, y cerca de dos y media veces menor que la tasa máxima hallada por Rodríguez (1997) en el cv. '6322' de *D. alata* (Figura 1). Sin embargo, estas comparaciones son oscurecidas por la forma en la que algunos autores reportaron sus resultados. Con la excepción de Rodríguez (1997), los otros autores expresaron la radiación incidente en términos de energía (J m⁻² s⁻¹) y no de fotones fotosintéticamente activos ($\mu\text{moles de radiación fotosintéticamente activa [RFA] m}^{-2} \text{ s}^{-1}$).

Con el incremento de la edad de las hojas de 20 a 60 días, Bhagsari (1988) halló que la fotosíntesis neta foliar decreció en alrededor de un 52 %. A pesar de las dificultades de comparación antes mencionadas, esta reducción es similar a la reportada por Rodríguez (1997) de los 20 a los 60 días antes de la hoja cero (Figura 2). La regresión de la conductividad estomática contra la edad de la hoja ($r^2=0,16^{***}$) sugirió que el efecto del envejecimiento de la hoja sobre Pn podría deberse, parcialmente, a un aumento de la resistencia estomática proporcional al tiempo.

Fotosíntesis del dosel

La determinación de la fotosíntesis en comunidades de plantas es aun más difícil que la medición de la Pn foliar (Milthorpe y Moorby, 1974). Bhagsari (1988) reportó un valor promedio de la fotosíntesis del dosel

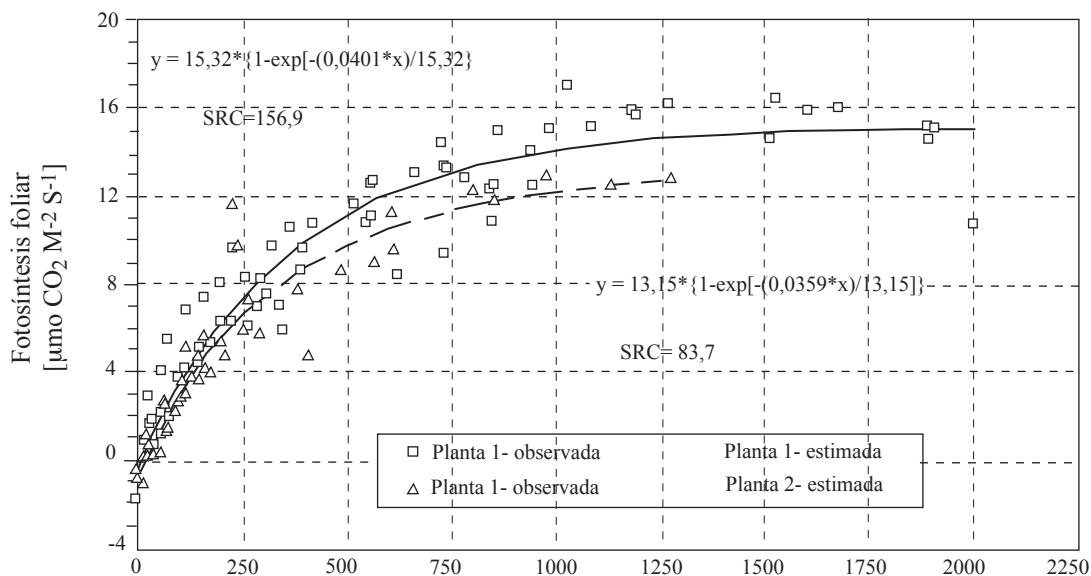


Figura 1. Curva de respuesta de la fotosíntesis neta de dos hojas de ñame al flujo de fotones fotosintéticos (FFF) incidente. Estación Experimental “Los Diamantes”, Guápiles, Costa Rica.

(C Pn) para *D. alata* igual a $3,86 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, un valor similar al del camote. Sin embargo, este valor fue tan sólo la mitad del determinado en la yuca que crecía bajo condiciones similares. Rodríguez (1997) también estimó la fotosíntesis del dosel del ñame, mediante la aplicación del modelo Yam Sim (Yam Simulator) basado en SUCROS (Simple and Universal CROp Simulator), a lo largo de todo el ciclo del cultivo. Él halló que la fotosíntesis del dosel varió ($s=1,56$) en el rango de $5,28$ a $-1,79 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; el valor promedio fue de $1,36 \mu\text{moles CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, un valor considerablemente menor al reportado por Bhagsari (1988).

Respiración

Existe una constante transformación de los materiales constituyentes de las plantas a través de los procesos metabólicos. Parte de las transformaciones consisten en la oxidación de asimilados para producir energía libre y permitir el mantenimiento del metabolismo y la organización celular. A esta fracción de las oxidaciones asociadas con el metabolismo, se le conoce con el nombre de respiración de mantenimiento (R_m). Los asimilados remanentes pueden ser utilizados para sintetizar nuevos materiales, es decir, para producir crecimiento nuevo y, a ésta oxidación se le conoce con el nombre de respiración de crecimiento (R_g). La R_m y la R_g ocurren a tasas diferentes y son procesos regulados independientemente, sin embargo, ambos liberan CO_2 . La cuantificación de la R_m es difícil porque la comprensión del proceso aun es incipiente, no obstante, se

sabe que consume del 15 al 30 % de los asimilados acumulados por la planta, durante un ciclo de crecimiento (Penning de Vries *et al.*, 1989). Con estas limitaciones y utilizando el modelo Yam Sim, Rodríguez (1997) estimó la R_m y la R_g para el cv. ‘6322’ de *D. alata* en un valor promedio diario igual a $1,93$ ($s=1,31$) y $1,24$ ($s=0,03$) kg de CO_2 respirados por kg de MS producida, respectivamente. Como puede apreciarse, la incertidumbre asociada a la estimación de la R_m es notoria.

Producción y particionamiento de la materia seca

Tanto el particionamiento de los asimilados como la relación fuente-sumidero y sus mecanismos de control son importantes en la determinación de la producción (Marschner, 1995). Loomis y Rapoport (1977) consideraron que la presencia de un órgano subterráneo de almacenamiento, introduce una dimensión única al problema de la productividad de las plantas. Esta dimensión está relacionada con la función del órgano subterráneo como sumidero y la competencia por asimilados que establece con las hojas y los tallos en crecimiento. El extenso período durante el que la tuberización ocurre y su naturaleza indeterminada, provocan que la competencia por asimilados influya el crecimiento de la planta. El ñame, la yuca y la papa son ejemplos de un particionamiento “phasic” o no balanceado (Ferguson *et al.*, 1984; Bolhuis, 1966; Allen y Scott, 1992). En estos casos, el crecimiento vegetativo temprano está caracterizado por el desarrollo de la parte aérea y el sistema radical fibroso. El órgano de almacenamiento co-

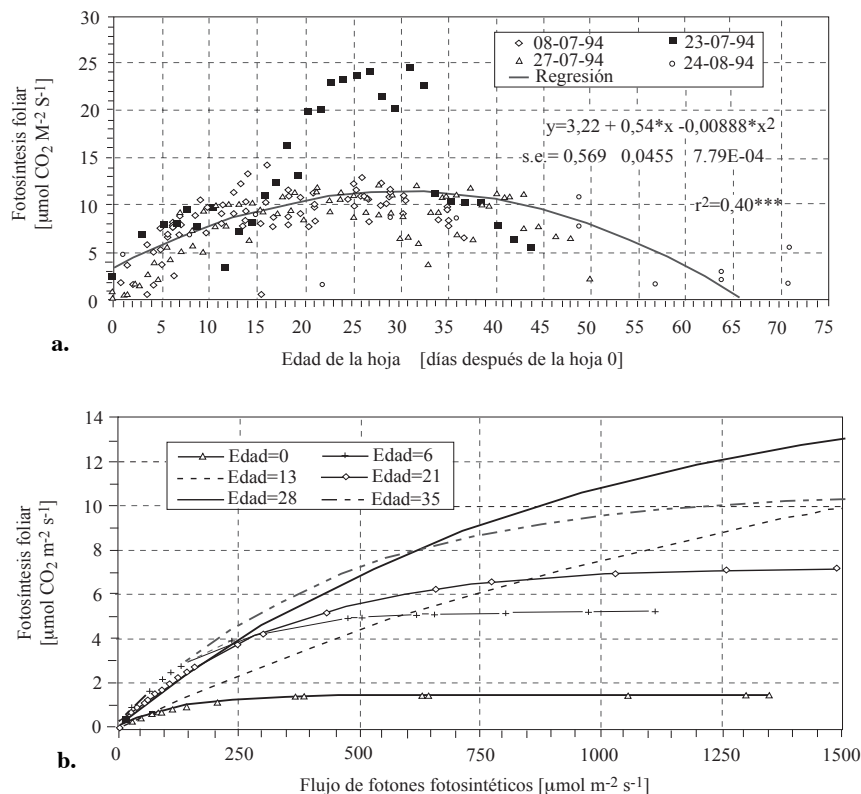


Figura 2. Efecto de la edad de la hoja sobre la Pn del ñame: (a) Tasa fotosintética medida secuencialmente en hojas de edad conocida en cuatro oportunidades; (b) Curva de respuesta de la Pn a la radicación incidente (FFF) “Los Diamantes”, Guápiles, Costa Rica.

mienza a crecer posteriormente. El cambio del crecimiento de los tallos y las hojas hacia el órgano de almacenamiento suele ser dramático y provoca la cesación o el crecimiento negativo de los tejidos aéreos (Loomis y Rapoport, 1977). La producción del ñame es determinada por la tasa a la cual los asimilados son transportados dentro de los órganos de almacenamiento y por la duración del proceso de transporte (Enyi, 1977).

Los ñames requieren de un período extenso de la siembra a la emergencia de los tallos. Cerca del 50 al 60 % del ciclo de crecimiento del cultivo ha transcurrido antes de que éste alcance un índice de área foliar (IAF) de tres, un valor muy bajo comparado con el 30 % que demora el camote (Wilson, 1977). Por ende, el vigor de la planta al emerger es un factor crítico en el cultivo del ñame. Este vigor inicial es influenciado por el peso de la sección de tubérculo utilizado como semilla y por el origen de aquella (Enyi, 1972a; Oriuwa y Onwueme, 1980; Ferguson *et al.*, 1984). Se ha observado que la combinación del tamaño de semilla y la población de plantas determinan la producción de tubérculos de ñame cuando los restantes factores permanecen constantes (IITA, 1983; Akoroda, 1985).

Varios autores incluyeron mediciones del IAF en sus análisis de crecimiento del ñame. Chapman (1965) obtuvo un IAF máximo de cuatro y una duración del área foliar en el rango de 37 a 58 IAF semana. El tiempo transcurrido de la emergencia al máximo de IAF fue igual a 17 semanas. Este valor de IAF obtenido con *D. alata* en Trinidad fue menor al reportado por Enyi (1972a). El trabajo con *D. esculenta* en Sierra Leona y observó un IAF de 8,5 obtenido 20 semanas después de la siembra. En este pico, el área foliar por planta fue de $4,9 \text{ m}^2$ y correspondió a una tasa de 20 g de MS por planta/semana particionados a las hojas durante la parte inicial del ciclo de cultivo. Esta tasa es cerca de tres veces superior a la reportada por Njoku *et al.*, (1984) para *D. rotundata* en Nigeria. Onwueme (1972, 1974), también midió el IAF de *D. rotundata* en Nigeria pero tan sólo obtuvo un pico de 1,4. El área foliar máxima por planta fue de $1,1 \text{ m}^2$ en el cultivar Okukunmo y $2,5$ en el cultivar Agwagwa. El mismo autor (Onwueme, 1978b) reportó áreas foliares de $0,83 \text{ m}^2$ por planta de *D. alata* proveniente de semillas pequeñas y de $3,09 \text{ m}^2$ por planta originada a partir de semillas grandes. Así mismo, Sobulo (1972) obtuvo un IAF máximo de 2,53 en una variedad de *D. rotundata* que crecía en Nigeria.

Jiménez y Rodríguez (1992) reportaron un pico de 7,2 m² a los 160 días después de la siembra (dds) en parcelas de *D. trifida* fertilizadas con 225 kg/ha N en Costa Rica. Más recientemente en Puerto Rico, Goenaga e Irizarry (1994) reportaron un pico del IAF de *D. alata* igual a 7,4 a los 140 dds.

La duración del área foliar (DAF) más que el IAF puede contribuir a explicar la producción del ñame en algunos casos. En la serie de experimentos llevados a cabo por Enyi (1972a, 1973) en Sierra Leona, resultó evidente que las diferencias observadas entre los tratamientos de uso de soportes, fertilización y época de siembra, podrían ser atribuidos a distintas DAF. La regresión del peso de los tubérculos contra la DAF mostró una relación positiva del rendimiento con la DAF. Por lo tanto, Enyi (1973) concluyó que el incremento de la producción de tubérculos de plantas proveniente de semillas sembradas tempranamente y fertilizadas con N fue consecuencia del efecto positivo de este nutriente sobre la DAF. Al regresionar la tasa de crecimiento del cultivo con el IAF, Enyi (1972a) también halló una relación entre estas dos variables. Él obtuvo una tasa de crecimiento máxima de 70 g de MS m⁻² (terreno) día⁻¹, tasa que es considerada alta para la mayor parte de los cultivos C3 (Gardner *et al.*, 1985).

Varios autores han registrado la tasa de asimilación neta (TAN) del ñame. Chapman (1965) y Sobulo (1972) hallaron que la TAN varió entre 16 y 23 g de MS m⁻²(hojas) semana⁻¹. Estos valores son relativamente bajos con relación a los reportados por Watson (1958) para la remolacha azucarera o por Osaki *et al.* (1991) para el arroz y la papa. Njoku *et al.* (1984) también informaron acerca de la TAN, pero existe una discrepancia entre el valor derivado de su gráfico (0,4 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹) y el consignado en el texto (40 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹). Jiménez y Rodríguez (1992), quienes trabajaron con *D. trifida* en Costa Rica, hallaron una TAN promedio de tan sólo 1,1 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹, pero observaron valores superiores a 50 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹ a los 240 dds. Goenaga e Irizarry (1994) no calcularon la TAN pero, combinando sus modelos de regresión del IAF y el total de la MS, fue posible estimar una TAN en el rango de 85 a 4,73 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹. Los valores más altos fueron obtenidos antes de los 78 dds. Posteriormente, los valores de TAN se aproximaron al promedio 6,89 con una desviación estándar de 17,53 g MS m⁻² (hoja) semana⁻¹. Puesto que la ecuación para calcular la TAN asume que la relación entre el peso de la planta y su área foliar es lineal (Gardner *et al.* 1985), los valores de TAN estimados a partir de los modelos cuadráticos de Goenaga e Irizarry (1994) no son los más adecuados.

Goenaga e Irizarry (1994) describieron el particionamiento de la MS en *D. alata* mediante el uso de funciones polinomiales. Aunque estas permiten un análisis cuantitativo, sus parámetros carecen de significado biológico. Las curvas indicaron que al inicio las plantas asignan una proporción alta de los asimilados a las hojas y los tallos. Estos órganos poseían más del 90 % de la MS total a los 90 dds. Esta respuesta coincidió con el cambio de las plantas jóvenes de depender de las reservas de la semilla a constituirse en un organismo autótrofo. La importancia de la sección de tubérculo utilizada como semilla en la determinación del crecimiento inicial, resulta evidente por la reducción de la tasa de particionamiento (tubérculo semilla / MS total) que ocurre entre los 50 y 100 dds. Conforme la planta madura, la tasa de particionamiento de asimilados hacia las hojas, los tallos y las raíces decrece significativamente, pero aumenta la que dirige los asimilados a los tubérculos. La tasa de crecimiento promedio de los tubérculos fue de 21,4 g MS planta⁻¹ semana⁻¹ durante la fase comprendida entre las 19 y 32 semanas después de la siembra (Ferguson, 1977).

Análisis funcional del crecimiento

Hunt (1982) y Gutschick (1987) puntualizaron las ventajas de un análisis funcional del crecimiento con respecto al enfoque clásico basado en la estimación de índices. El análisis funcional ofrece mayores posibilidades para comprender el crecimiento vegetal desde un punto de vista mecanicista. En el caso del ñame, sólo Rodríguez (1997) ha reportado un análisis de este tipo.

La Figura 3 muestra las curvas de crecimiento de los tubérculos, tallos, hojas, hojas caídas y materia seca total en función del tiempo. En forma similar, Rodríguez (1997) ajustó modelos no lineales del crecimiento en función de la temperatura y la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo (Cuadro 1). En todos los casos, la variable independiente evaluada en el campo (peso seco de la MS) fue expresada en términos de la glucosa requerida para la síntesis de cada uno de los tejidos. La justificación para ello radica en que, como lo indican Penning de Vries *et al.* (1989), el costo de la síntesis de cualquier tejido no es sólo su peso seco sino, además, la suma de la cantidad de glucosa necesaria para producir ese peso seco en un sitio preciso (el costo de la síntesis más el del transporte). En el caso de la MS total y los tubérculos, las curvas ajustadas son modelos logísticos de la forma:

$$\ln y(x) = \ln \left[\frac{\alpha}{1 + e^{-\beta(x-\gamma)}} \right]$$

Cuadro 1. Comparación de los modelos de regresión utilizados para la descripción del crecimiento del ñame en función del tiempo, la temperatura y la radiación fotosintéticamente activa interceptada por el cultivo.

Tejidos	SCR (†)	Parámetros y su error asintótico					
		α	Error	β	Error	γ	Error
Variable independiente = día del año							
Tubérculos	49,36	9314	1394	0,092	0,0028	283,0	3,19
Tallos	24,31	3515	242	0,00042	2,2E-5	280,3	1,93
Hojas	57,41	3662	411	0,00055	3,4E-5	265,9	1,65
Hojas caídas	34,80	688	101	0,0007	1,5E-4	307,7	4,79
MS total	20,75	10608	717	0,085	0,004	234,3	2,50
Variable independiente = temperatura suma							
Tubérculos	53,46	9845	1613	0,0037	0,0001	2990	82,87
Tallos	22,72	3353	218	7,0E-7	4,0E-8	2867	47,78
Hojas	54,86	3486	376	9,4E-7	6,0E-8	2503	40,18
Hojas caídas	35,19	702	106	1,3E-6	2,9E-7	3501	107,73
MS total	19,99	10785	732	0,0033	0,0001	1818	63
Variable independiente = RFA interceptada							
Tubérculos	64,94	8297	1260	0,0035	0,00013	3355	91,51
Tallos	30,74	4036	376	4,8E-7	3,0E-8	3690	57,74
Hojas	59,92	3995	465	6,1E-7	4,0E-8	3290	48,05
Hojas caídas	37,81	701	110	5,4E-7	1,3E-8	4528	179
MS total	18,76	10906	706	0,0032	0,0001	2163	59,00

(†)Suma del cuadrado de los residuos.

en donde, α es igual al crecimiento máximo, β controla la velocidad de crecimiento y, finalmente, γ indica el punto de inflexión, es decir, el cambio de un crecimiento acelerado a otro desacelerado. Las curvas empleadas para describir el crecimiento de los restantes tejidos (hojas, tallos y hojas caídas) son campanas de Gauss de la forma:

$$\ln y(x) = \ln [\alpha * e^{-\beta * (x-\gamma)^2}]$$

en donde, α y β tienen el mismo significado que en el modelo logístico pero, en este caso, γ señala el valor de x asociado con la mayor tasa de crecimiento o α .

Debido a la relación causa-efecto existente entre la producción de MS y la RFA interceptada por el cultivo, ésta debería ser la variable independiente más adecuada para interpretar el crecimiento del ñame. No obstante, lo anterior sólo se observó en el caso de la biomasa total (Cuadro 1). Los modelos de regresión basados en la temperatura resultaron más exitosos que la RFA interceptada, para describir el crecimiento de los tallos y las hojas, en tanto, los basados en el tiempo lograron un mejor ajuste en la descripción del crecimiento de los tubérculos y las hojas caídas. Por lo tanto, Rodríguez (1997) concluyó que la efectividad de cada una de estas variables para describir el crecimiento del cultivo

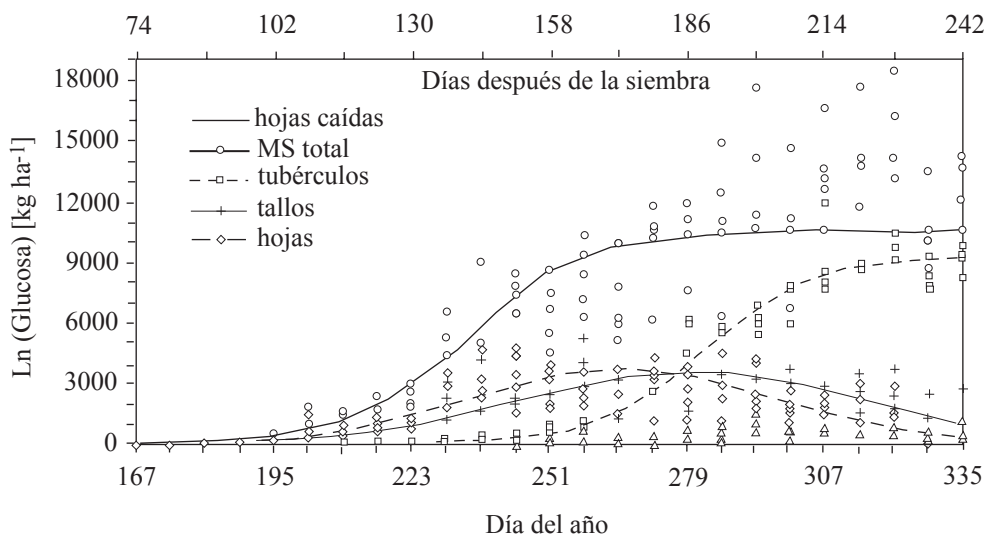


Figura 3. Glucosa requerida para la producción de la MS total, tubérculos, tallos, hojas y hojas caídas en función del día del año.

del ñame depende del tejido de la planta cuyo crecimiento deba ser caracterizado.

La efectividad de un área foliar dada depende de su distribución. Kasanaga y Monsi (1954) y Watson (1958) fueron los primeros investigadores que intentaron relacionar la tasa de crecimiento de un cultivo con el IAF. Ellos hallaron un IAF óptimo asociado con un máximo crecimiento, tal como Rodríguez (1997) al regresar la tasa de crecimiento absoluto contra el IAF. En este caso, por encima de un IAF igual a 5,3 la tasa de crecimiento del ñame decayó. Este efecto es explicado con base en el autosombreamiento de las hojas, la subsecuente reducción de la fotosíntesis del dosel y la elevada tasa de reemplazo de las hojas caídas. Una respuesta similar ha sido reportada por Cock y El-Sharkawy (1988) en yuca: conforme aumentó el IAF se incrementó la tasa de crecimiento del cultivo hasta alcanzar un "plateau" en el rango de IAF de cuatro a cinco. El hecho de que, según Rodríguez (1997), los ñames alcancen un IAF máximo superior a 7,4 a los 172 dds, revela la producción de un exceso de área foliar de cerca de dos metros cuadrados de hojas por metro cuadrado de terreno. Este autor registró una interceptación de la RFA de tan sólo un 73 % con un IAF igual a 5,3, un valor bajo conforme a Broughman (1957, 1960).

A diferencia del follaje, la tasa relativa de crecimiento (TRC) de los tubérculos sobrevino cuando la TRC de la MS total declinaba (Rodríguez, 1997; Figura 4). Esto explica la elevada tasa de particionamiento alcanzada por los tubérculos con relación a los restantes tejidos (Figura 5). La superposición en el tiempo del crecimiento del follaje y el de los tubérculos determinó una interacción negativa entre esos dos sumideros. Como lo mostraron Haynes et al. (1967) con otra variedad de *D. alata*, el área foliar decrece cuando comienza la tuberización. Por lo tanto, es necesario alcanzar un adecuado balance entre el crecimiento del follaje y el de los tubérculos para lograr altos rendimientos (Osaki *et al.*, 1996).

El inicio de la tuberización y el crecimiento de los tubérculos son determinados tanto por factores internos como externos. En el cultivo de papa ha sido aceptado que la tuberización es controlada por el nivel endógeno de fitohormonas y que éste, a su vez, es influenciado por factores externos tales como la duración del día, la temperatura y la fertilización nitrogenada (Sattelmacher y Marschner, 1979). En experimentos de campo con papa, Simpson (1962), y con *D. trifida*, Jiménez y Rodríguez (1992), observaron un retraso de la tuberización como consecuencia de la fertilización con nitrógeno. La interpretación más simple de este efecto del ni-

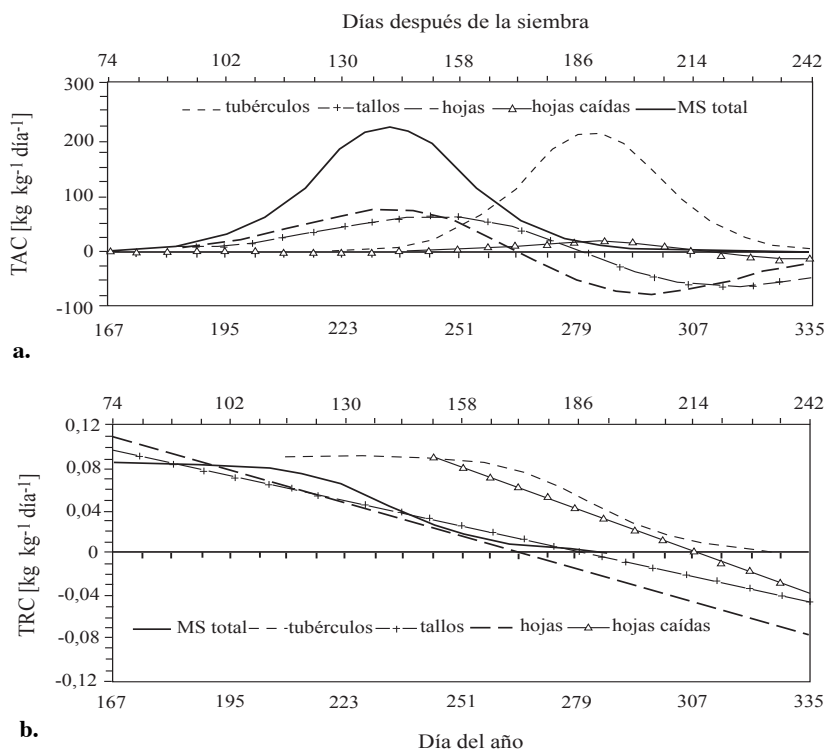


Figura 4. (a) Tasa absoluta de crecimiento (TAC) y (b) tasa relativa de crecimiento (TRC) de los diferentes tejidos de la planta de ñame en 1992. Estación Experimental "Los Diamantes", Guápiles, Costa Rica.

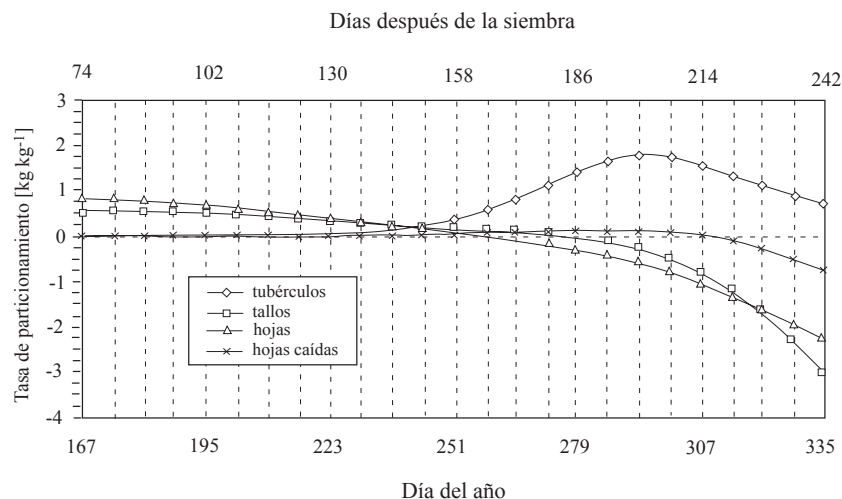


Figura 5. Tasa de particionamiento de la glucosa para la síntesis de los tejidos del ñame en relación con el tiempo 1992. Estación Experimental “Los Diamantes”, Guápiles, Costa Rica.

trógeno sobre la fenología de la papa o el ñame, es asumir que la síntesis de proteínas y el crecimiento vegetativo son estimulados a expensas de la formación y almacenamiento de los carbohidratos, cuando el nitrógeno está disponible.

Fases fenológicas del crecimiento del ñame

Rodríguez (1977) combinó los resultados de su análisis de crecimiento con información acerca de la maduración de los tubérculos y la germinación para dividir el ciclo anual del ñame *D. alata* en cinco fases (Figura 6). La Fase I comprendió el período de 120 días entre la maduración de los tubérculos y la ruptura del reposo. La Fase II incluyó los 60 días delimitados por la ruptura del reposo de los tubérculos y la germinación. La Fase III abarcó los 70 días de crecimiento vegetativo comprendidos entre la germinación y la tasa máxima de crecimiento de la biomasa total. Los tubérculos comenzaron a crecer durante esta fase pero, su importancia como sumidero aun era insignificante. Al término de los 60 días siguientes (Fase IV) los tubérculos alcanzaron su máxima tasa de crecimiento. La MS de las hojas y los tallos comenzó a declinar durante esta fase, en tanto, el crecimiento de los tubérculos se incrementó exponencialmente. La Fase V, comprendió los últimos 55 días del ciclo anual, cuando el follaje decayó y el crecimiento de los tubérculos alcanzó una tasa constante. La antesis de las flores masculinas ocurrió durante esta última etapa fenológica.

Las relaciones fuente-sumidero son determinadas por varios factores tales como: componentes del rendi-

miento (Radley, 1978), actividad de sumideros múltiples (Fisher y Sockman, 1980), desarrollo ontogenético (Cochrane y Duffus, 1981), hormonas vegetales (Wheeler, 1972), tasa fotosintética (Nösberger y Humphries, 1965) y, movilización de nutrientes (Marschner, 1995). Las interacciones y correlaciones entre estos factores complican la interpretación de los experimentos dedicados al estudio de las relaciones fuente-sumidero.

Rodríguez (1997) estudió el efecto de reducir la fuente del ñame mediante el uso de mallas plásticas superpuestas al follaje. Las plantas sometidas a un 35 % de reducción de la radiación incidente, no disminuyeron significativamente su producción de tubérculos con respecto al testigo no sombreado. Por lo tanto, él infirió la existencia de un exceso de área foliar en la variedad ‘6322’ de *D. alata*. Este autor además redujo físicamente el sumidero haciendo crecer el complejo nodal primario de las plantas, dentro de cilindros perforados de acero con un volumen de tan sólo 0,447 litros. Esta reducción provocó una caída de la tasa fotosintética foliar de las plantas con relación al testigo. Tal efecto de retroalimentación del sumidero sobre la fotosíntesis también ha sido observado en otros cultivos (Hay y Walker, 1989; Marcelis, 1991; Marschner, 1995; Heuvelink, 1996). Sin embargo, la evidencia para sustentar la simple interpretación de que el nivel de los asimilados presentes en la hoja controla la tasa fotosintética por inhibición de los productos del proceso, permanece equívoca (Gifford y Evans, 1981). Probablemente, los sumideros producen reguladores del crecimiento que controlan la fotosíntesis foliar.

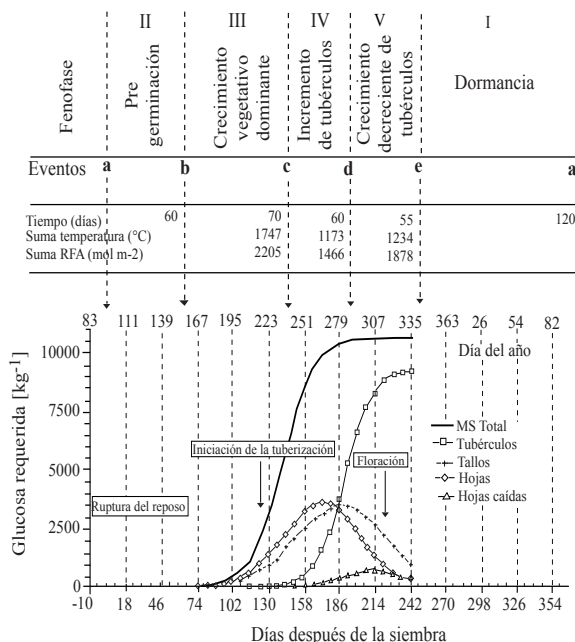


Figura 6. Fases fenológicas del ñame con base en el análisis de crecimiento (1992). Las fases son: (a) rompimiento del reposo de los tubérculos; (b) >90% de las plantas germinadas; (c) máximo de la tasa de crecimiento de la biomasa total; (d) máxima tasa decrecimiento de los tubérculos; (e) >75% de los tubérculos maduros. Estación Experimental “Los Diamantes”, Guápiles, Costa Rica.

Características deseables en el cultivo del ñame

Con base en la revisión previa, resulta evidente que algunos procesos y características fisiológicas del ñame limitan su rendimiento:

Primero, las plantas jóvenes crecen lentamente, posponiendo la construcción del área foliar y el inicio de la tuberización. Una mejor comprensión de los mecanismos que determinan el reposo de los tubérculos del ñame, sería necesaria para superar esta restricción mediante manipulación química. La pre-germinación de las semillas y su tratamiento con tiourea constituyen medidas agronómicas factibles para reducir esta limitación.

Segundo, el crecimiento simultáneo de los tubérculos y las hojas durante el período comprendido entre el inicio de la tuberización y la cosecha impone una competencia por asimilados entre la parte aérea y los tubérculos. Como ha sido demostrado mediante experimentos con *D. spiculiflora* que modificaron la duración del día (Preston y Haun, 1963), una depresión excesiva del crecimiento vegetativo conduce a una pobre producción de tubérculos. Por otra parte, un excesivo crecimiento de los tallos y las hojas mantiene a la planta en

un estado juvenil, retrasando la tuberización y reduciendo la producción. Por lo tanto, debe alcanzarse un balance entre el crecimiento vegetativo y la tuberización. En este sentido, la fertilización, el tamaño de la semilla, la arquitectura de los sistemas de soporte, la densidad de siembra y la variedad utilizada, son algunos de los factores agronómicos a ser considerados.

Tercero, algunas variedades de ñame mantienen, bajo condiciones favorables, un IAF superior a seis durante tres o cuatro meses. Aun con el uso de un soporte adecuado, esta excesiva área foliar provoca autosombreamiento, caída de las hojas y, consecuentemente, metabolización poco útil de asimilados. Además, el uso de los soportes como medio para mejorar la disposición del dosel incrementa el costo de producción del ñame. Convendría, por lo tanto, trabajar en el desarrollo de variedades que produzcan menos follaje y, además, puedan ser cultivados sin utilizar soportes. Apparently, el cv. ‘Belep’ desarrollado por el INRA (Degras, 1986) constituye un avance en esta dirección.

Cuarto, como corolario de lo anterior, la planta de ñame pareciera estar restringida en mayor medida por el sumidero que por la fuente. Las especies de ñame que producen más de un tubérculo por planta, tienden a incrementar el número de tubérculos como respuesta a las buenas condiciones de crecimiento. Esta adaptación no es viable en el caso de las variedades que producen un solo tubérculo por planta. Por otra parte, los consumidores modernos de ñames prefieren un tubérculo relativamente pequeño en el rango de peso de 0,4 a 0,8 kg. Estos dos factores, considerados conjuntamente, obligan al productor a reducir el tamaño de los tubérculos mediante la siembra de altas densidades y el uso de secciones de tubérculos pequeñas como semilla. Estas medidas conducen al establecimiento de comunidades de plantas de hasta 30000 individuos por ha en las que el autosombreo es la norma. Como lo indicó Hamblin (1993), los genotipos de alta producción que crecen en ambientes sin limitaciones deben tener una baja habilidad competitiva para que la interferencia entre plantas vecinas sea minimizada. Este no pareciera ser el caso del ñame, una planta que evolutivamente ha desarrollado una gran capacidad de competencia por luz.

Con base en las anteriores observaciones, la planta ideal de ñame debería tener las siguientes características:

- Crece rápidamente después de la germinación para establecer un dosel adecuado en el menor tiempo.
- No obstante, esta planta debería poseer una baja habilidad competitiva, es decir, no debería producir demasiados tallos ni hojas o un IAF excesivo,

posibilitando el transporte de los asimilados a los tubérculos. El dosel debería ser menor en área y contar con una distribución más adecuada que la de las variedades actuales, haciendo viable la eliminación de los soportes. Abraham *et al.* (1989) describió un tipo de *D. rotundata* que resultaría ideal para el cultivo sin soporte.

- (c) La DAF debe ser alta para reducir la respiración foliar y el desperdicio asociado con la renovación de las hojas que caen y la planta procura reponer constantemente. La importancia de la edad de las hojas ha sido confirmada en el caso de la yuca y es probable que éste sea un factor determinante de la productividad en otros cultivos de ciclo largo (Cock *et al.*, 1979).
- (d) Alcanzar una alta actividad radical durante la fase de tuberización y mantenerla hasta la cosecha (Osaki *et al.*, 1996).
- (e) Tuberizar más temprano durante la fase vegetativa como un medio para reducir el ulterior crecimiento del dosel y para extender el período de llenado de los tubérculos.
- (f) Producir más de un tubérculo por planta para facilitar el aumento de los rendimientos mediante la cosecha de un mayor número de tubérculos comerciales por planta y unidad de área.

LITERATURA CITADA

- ABRAHAM, K.; NAIR, S. G.; SREEKUMARI, M. T. 1989. White yam, *Dioscorea rotundata* Poir., dwarf type. Tropical Agriculture (Trinidad) 66 (2): 184-186.
- AKORODA, M. O. 1985. Optimising sett size and sett multiplication ratio for ware tuber production in Guinea Yams. Field Crops Research 12: 377-385.
- ALLABY, M. 1994. The Concise Oxford Dictionary of Ecology. U. K., Oxford University Press, 415 p.
- ALLEN, E.J.; SCOTT, R.K. 1992. Principles of agronomy and their application in the potato industry. In: Harris, P. ed. The Potato Crop. London, Chapman & Hall. pp. 816-881.
- APPLEZWEIG, N. 1977. *Dioscorea*; the pill crop. In: Siegler, D. ed. Crop Resources. New York, Academic Press. pp. 149-163.
- BAKER, W. F. I. 1964. Plant population and crop yield. Nature 204: 856-857.
- BHAGSARI, A. S. 1988. Photosynthesis and stomatal conductance of selected root crops as related to leaf age. Crop Sci. 28: 902-906.
- BOLHIUS, 1966. Influence of length of the illumination period on root formation in cassava (*Manihot esculenta* C.). Netherlands Journal of Agricultural Science 14 (4): 251-254.
- BUDELMAN, A. 1990. Woody legumes as live support systems in yam cultivation. II. The yam-*Gliricidia sepium* association. Agroforestry Systems 10: 61-69.
- BURKILL, I. H. 1960. Organography and evolution of Dioscoreaceae, the family of yams. J. Linn. Soc. (Bot) 56 (367): 319-412.
- CAMPBELL, J. S.; CHUKWUEKE, V. O.; TERIBA, F. A.; HO-A-SHU, H. V. S. 1962 a. Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.). The breakage of the rest period in tubers by chemical means. Empire Journ. of Exper. Agric. 30 (118): 108114.
- CAMPBELL, J. S.; CHUKWUEKE, V. O.; TERIBA, F. A.; HO-A-SHU, H. V. S. 1962 b. Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.). II. Growth period and out-of-season production. Empire Journ. of Exper. Agric. 30 (119): 232-238.
- CAMPBELL, J. S.; CHUKWUEKE, V. O.; TERIBA, F. A.; HO-A-SHU, H. V. S. 1962 c. Some physiological investigations into the White Lisbon yam (*Dioscorea alata* L.). III. The effect of chemicals on storage. Empire Journ. of Exper. Agric. 30 (120): 335-344.
- CAMPBELL, J. S.; GOODING, H. J. 1962. Recent developments in the production of food crops in Trinidad. Tropical Agriculture (Trinidad) 39 (4): 261-270.
- CHAPMAN, E. A. 1965. Some investigations into factors limiting yields of White Lisbon yams (*Dioscorea alata*) under Trinidad conditions. Tropical Agriculture 42: 145-151.
- COCHRANE, M. P.; DUFFUS, C. M. 1981. Endosperm cell number in barley. Nature 289: 399-401.
- COCK, J. H.; EL-SHARKAWY, M. 1988. Physiological characteristics for cassava selection. Expl. Agric. 24: 443-448.
- COCK, J. H.; FRANKLIN, D.; SANDOVAL, G.; JURI, P. 1979. The ideal cassava plant for maximum yield. Crop Science 19: 271-279.
- COSTAS, R. C.; BONETA, E.; SILVA, S. 1968. Effect of various cultural practices on yields of yams in Puerto Rico. Journal of Agriculture of University of Puerto Rico 356-361.
- COURSEY, D. G. 1967. Yams; an account of the nature, origins, cultivation and utilisation of the useful members of the dioscoreaceae. London, Longmans. 230 p. (Tropical Agriculture Series).
- COURSEY, D.G. 1976. Yams; *Dioscorea* spp. In: Simmonds, N.W. ed. Evolution of Crop Plants. London, Longmans. pp. 70-74.
- DEGRAS, L. 1985. Biological basis for the breeding of better food yams. In: XX Caribbean Food Crops Society Mee-

- ting, 1984. Proceedings. Webb, R. *et al.* eds. St. Croix, Virgin Islands (USA). pp. 93-95
- DEGRAS, L. 1986. L'igname; plante a tubercule tropicale. Paris, Editions Maisonneuve & Larose. (Techniques agricoles et productions tropicales) 408 p.
- ENYI, B. A. C. 1972 a. The effects of seed size and spacing on growth and yield of Lesser Yam (*Dioscorea esculenta*). J. Agric. Sci. Camb. 78: 215-225.
- ENYI, B. A. C. 1972 b. Effect of staking, nitrogen and potassium on growth and development in Lesser Yam (*Dioscorea esculenta*). J. Agric. Sci. Camb. 78: 211-219.
- ENYI, B. A. C. 1973. The effect of time of planting and nitrogen application on growth, development and yield of lesser yam (*Dioscorea esculenta*). Nigerian Journal of Science 7: 93-103.
- ENYI, B. A. C. 1977. Growth, development and yield of some tropical root crops. In: 6th. Symposium of the International Society for Root Crops, Lima, 1983. Proceedings. Shideler, F. S. and Rincón, H. eds. Lima, International Potato Center CIP. pp. 41-46.
- EVANS, L. T. 1975. Crops and world food supply, crop evolution, and the origins of crop physiology. In: Evans, L. T. ed. Crop physiology; some case histories. U. K., Cambridge University Press. pp. 1-22
- EVANS, L. T. 1994. Crop physiology: prospects for the retrospective science. In: Boote, K. J.; Bennett, J. M.; Sinclair, T. R.; Paulsen, G. M. eds. Physiology and Determination of Crop Yield. Madison, Wi., American Society of Agronomy. pp. 19-35.
- FERGUSON, T. U. 1977. Tuber development in yams; physiological and agronomic implications. In: Leakey, C. L. A. ed. Third Symposium of the International Society for Tropical Root Crops. Proceedings. Ibadán, Nigeria, 1973. Nigeria, International Institute of Tropical Agriculture. pp. 72-77
- FERGUSON, T. U., HAYNES, P. H. UND SPENCE, J. A. 1984: The effect of sett size, sett type and spacing on some aspects of growth, development and yield in white Lisbon Yam (*Dioscorea alata* L.). In 6th. Symposium of the International Society for Root Crops, Lima, 1983. Proceedings. Shideler, F. S. and Rincón, H. eds. Lima, International Potato Center CIP. pp. 649-655.
- FERGUSON, T. U.; GUMBS, F. 1976. Effect of soil compaction on leaf number and area and tuber yield of White Lisbon Yam. In: 4th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops. Proceedings. Cock, J. *et al.*, eds. Cali, Colombia, CIAT. 4: 8993.
- FERGUSON, T. U.; HAYNES, P. H. 1970. The response of yams (*Dioscorea* spp.) to nitrogen, phosphorus, potassium, and organic fertilizers. In: 2nd. Symposium of the International Society for Tropical Root Crops Cock, vol. 1. Plucknett, D. L. ed. Hawaii, University Press of Hawaii. pp. 93-96.
- FERGUSON, T. U.; HAYNES, P. H.; SPENCE, J. A. 1980. Distribution of dry matter and mineral nutrients in tuber of two cultivars of *Dioscorea alata* L. Tropical Agriculture (Trinidad) 57: 61-67.
- FISHER, R. A.; STOCKMAN, Y. M. 1980. Kernel number per spike in wheat (*Triticum aestivum* L.): responses to pre-anthesis shading. Australian Journal of Plant Physiology 7: 169-180.
- GARDNER, F. P.; PEARCE, R. B.; MITCHELL, R. L. 1985. Physiology of crop plants. Iowa, Ames, Iowa State University Press. 327 p.
- GIFFORD, R. M.; EVANS, L. T. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. Annu. Rev. Plant Physiol. 32: 485-509.
- GOENAGA, R. J.; IRIZARRY, H. 1994. Accumulation and partitioning of dry matter in water yam. Agronomy Journal 86: 1083-1087.
- GOENAGA, R.; IRIZARRY, H.; RIVERA, E. 1989. Ethephon for induction of multiple tubers in water yam (*D. alata*). Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico 73 (3): 195-201.
- GONZÁLEZ, M. A.; COLLAZO DE RIVERA, A. 1971. Storage of fresh yam (*Dioscorea alata* L.) under controlled conditions. Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico 64: 4656.
- GOODING, E. G. B.; HOOD, R. M. 1967. Problems of yam cultivation in Barbados. In: 1st. International Symposium of the Tropical Root Crops Society. Proceedings. Tai, A. *et al.* ed., Barbados 111137.
- GURNAH, A.M. 1974. Effects of spacing, sett weight and fertilisers on yield components in yam. Experimental Agriculture 10 (1): 17-22.
- GUTSCHICK, V. P. 1987. A functional biology of crop plants. London, Croom Helm. 227 p. (Functional Biology Series)
- HAMBLIN, J. 1993. The ideotype concept: useful or outdated? In International Crop Science I. Proceedings. Crop Science Congress, Ames, 1992. Buxton, D. R. *et al.* eds. USA, Wisconsin, Crop Science Society of America, Inc. pp. 589-597
- HASEGAWA, K.; HASHIMOTO, T. 1974. Gibberellin-induced dormancy and batatasin content in yam bulbils. Plant and Cell Physiology 15: 1-6.
- HASHIMOTO, T.; HASEGAWA, K.; KAWARADA, A. 1972. Batatasins: New dormancy-inducing substances of yam bulbils. Planta (Berlin) 108: 369-374.
- HAY, R. K. M.; WALKER, A. J. 1989. An introduction to the physiology of crop yield. New York, Longmans Scientific and Technical. 292 p.
- HAYNES, P. H.; SPENCE, J. A.; WALTER, C. J. 1967. The use of physiological studies in the agronomy of root crops. In: 1st. International Symposium Society for Tropical Root

- Crops, 1967. vol. III.: 1-15. Proceedings. Tai, E. A. *et al.* eds. Trinidad, University of West Indies.
- HEUVELINK, E. 1996. Tomato growth and yield: quantitative analysis and synthesis. Ph. D. Thesis. Netherlands, University of Wageningen. 297 p.
- HOLLIDAY, R. 1960 a. Plant Population and Crop Yield: Part I. Field Crops Abstracts 13 (3): 159-167.
- HOLLIDAY, R. 1960 b. Plant Population and Crop Yield: Part II. Field Crops Abstracts 13 (3): 247-254.
- HOLLIDAY, R. 1960 c. Plant Population and Crop Yield. Nature 186 (4718): 22-24.
- HUNT, R. 1982. Plant growth curves; the functional approach to plant growth analysis. London, Edward Arnold. 247 p.
- IITA. 1974. Annual Report. Ibadan, Nigeria, International Institute for Tropical Agriculture. pp. 140-141.
- IITA. 1983. Research Highlights. Ibadan, Nigeria, International Institute for Tropical Agriculture 103-107.
- IITA. 1982. Research Highlights. Ibadan, Nigeria, International Institute for Tropical Agriculture. pp. 12-17.
- IRELAND, C. R.; PASSAM, H. C. 1985. Effect of exogenous batatasin, batatasin analogues and gibberellins on the dormancy of stored yam tubers. Tropical Agriculture (Trinidad) 62 (1): 41-46.
- IRELAND, C. R.; SCHWABE, W. W.; COURSEY, D. G. 1981. The occurrence of batatasins in the Dioscoreaceae. Phytochemistry 20 (7): 1569-1571.
- JIMÉNEZ, J.; RODRÍGUEZ, W. 1984. El cultivo del ñame (*Dioscorea* spp.) y del tiquisque (*Xanthosoma* spp.) en Panamá. In: 20th Caribbean Food Crops Society Meeting, St. Croix, U. S. Virgin Islands. Proceedings. pp. 158-161.
- JIMÉNEZ, J.; RODRÍGUEZ, W. 1992. Efecto de la población y fertilización nitrogenada sobre la producción y crecimiento del yampi (*Dioscorea trifida*). Agronomía Costarricense 16 (2): 271-278.
- KANG, B. T.; WILSON, J. E. 1981. Effect of mound size and fertiliser on White Guinea Yam (*Dioscorea rotundata*) in southern Nigeria. Plant and Soil 61: 319-327.
- KASANAGA, H.; MONSI, M. 1954. On the light-transmission of leaves, and its meaning for the production of matter in plant communities. Jpn. J. Bot. 14: 304-324.
- KPEGLO, K. D.; OBIGBESAN, G. O.; WILSON, J. E. 1982. Physiological studies on the White yam, *Dioscorea rotundata* Poir. I. Influence of plant age and leaf position on photosynthesis and dark respiration. Beiträge trop. Landwirtsch. Veterinärmed. 20: 1521.
- LERCH, G. 1991. Pflanzenökologie. Berlin, Akademie Verlag. 535 p.
- LIETH, H. 1974. Purposes of a Phenology Book. In: Lieth, H. ed. Phenology and Seasonality Modelling. London, Chapman and Hall. pp. 3-19.
- LOOMIS, R. S.; RAPOPORT, H. 1977. Productivity of Root Crops. In 4th Symposium of the International Society for Tropical Root Crops, Cali, 1976. Proceedings. Cock, J.; MacIntyre, R.; Graham, M. eds. Ottawa, IDRC, pp. 70-84.
- LOOMIS, R. S.; CONNOR, D. J. 1992. Crop ecology: productivity and management in agricultural systems. U. K., Cambridge University Press. 520 p.
- LYONGA, S. N.; FAYEMI, A. A.; AGBOOLA, A. A. 1977. Agronomic studies on edible yams (*Dioscorea* spp.) in the grassland plateau region of the United Republic of Cameroon. In: 3rd. Int. Symposium of the Tropical Root Crops Society, 1973. Leakey, C. ed. Ibadan, Nigeria.
- MANDAL, R.C. 1993. Tropical Root and Tuber Crops. India, Agrobotanical Publishers. 396 p.
- MARCELIS, L. F. M. 1991. Effects of sink demand on photosynthesis in cucumber. Journal of Experimental Botany 42: 1387-1392.
- MARTIN, F. W. 1972. Yam production methods. Washington, US Department of Agriculture, Production Research Report, No. 174. 17 p.
- MARTIN, F. W. 1974. Tropical yams and their potential. Part 3. *Dioscorea alata*. Washington, USDA, Agriculture Handbook Nr. 495. 39 p.
- MARTIN, F. W.; CABANILLAS, E. 1976. Stimulating the sprouting of yam tubers with ethephon. Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico 60 (4): 592-596.
- MIÈGE, J. 1957. Influence de quelques caractères des tubercules semences sur la levée et le rendement des ignames cultivées. Tropical Agriculture (Trinidad) 27 (1): 9-13.
- MILTHORPE, F. L.; MOORBY, J. 1974. An introduction to crop physiology. U. K., Cambridge University Press. 202 p.
- NJOKU, E.; NWOKE, F. I. O.; OKONKWO, S. N. C. 1984. Pattern of growth and development in *Dioscorea rotundata* Poir. Tropical Agriculture (Trinidad) 61: 17-19.
- NNODU, E. C.; ALOZIE, S. O. 1992. Using gibberellic acid to control sprouting of yam tubers. Tropical Agriculture (Trinidad) 69 (4): 329-332.
- NORMAN, M.J.T.; PEARSON, C.J.; SEARLE, P.G.E. 1984. The ecology of tropical food crops. London, Cambridge University Press. 369 p.
- NÖSBERGER, J.; HUMPHRIES, E. C. 1965. The influence of removing tubers on dry-matter production and net assimilation rate of potato plants. Annals of Botany 29: 579-588.
- OKEZIE, C. E. A.; NWOKE, F. I. O.; OKONKWO, S. N. C. 1986. Field studies on the growth pattern of *Dioscorea rotundata* Poir. propagated by seed. Tropical Agriculture (Trinidad) 63 (1): 22-24.

- ONWUEME, I. C. 1972. Influence of weight of the planted tuber on the vegetative performance of white yam (*Dioscorea rotundata*, Poir) plants. Niger. Agric. Journal 9: 170-173.
- ONWUEME, I. C. 1973. The sprouting process in yam (*Dioscorea* spp.) tuber pieces. Journal of Agriculture Science (Cambridge) 81: 375-379.
- ONWUEME, I. C. 1974. Leaf area development in white yam (*Dioscorea rotundata* Poir) as affected by kinetin treatment. Niger. Agric. Journal 11 (3): 17-22.
- ONWUEME, I. C. 1975. Tuber formation in yam (*Dioscorea* spp.): effect of moisture stress; contribution of the parent sett. J. Agric. Sci. Camb. 85: 267-269.
- ONWUEME, I. C. 1978a. The Tropical Tuber Crops; Yams, Cassava, Sweet Potato, and Cocoyams. Chichester, John Wiley & Sons. 234 p.
- ONWUEME, I. C. 1978b. Sett weight effects on time of tuber formation, and on tuber yield characteristics, in water yam (*Dioscorea alata* L.). Journal Agric. Sci. (Cambridge) 91: 317319.
- ONWUEME, I. C. 1984. Yam. In: Goldsworthy, P. R.; Fisher, N. M. eds. The physiology of tropical field crops. Chichester, John Wiley & Sons. 569-588 pp.
- ONWUEME, I. C.; HAVERKORT, A. J. 1991. Modelling growth and productivity of yams (*Dioscorea* spp.): prospects and problems. Agricultural Systems 36: 351-367.
- ORIUWA, L. O.; ONWUEME, I. C. 1980. Determining the optimum spacing and set weight for growing yam (*Dioscorea* spp.) without stakes. Quarterly Journal of International Agriculture 5-24.
- OSAKI, M.; MATSUMOTO, M.; SHINAMO, T.; TADANO, T. 1996. A root-shoot interaction hypothesis for high productivity of root crops. Soil Sci. Plant Nutr. (Japan) 42 (2): 289301.
- OSAKI, M.; MORIKAWA, K.; YOSHIDA, M.; SHINANO, T.; TADANO, T. 1991. Productivity of high-yielding crops. Soil Sci. Plant Nutr. (Japan) 37 (2): 331-339.
- PALMER, P. 1993. What happen ?. 1 ed. San José, Costa Rica Publications in English. 264 p.
- PASSAM, H. C.; WICKHAM, L. D.; WILSON, L. A. 1982. A note on the relationship between maturity and dormancy in tubers of *Dioscorea alata* L. Tropical Science 24 (1): 47-51.
- PENNING DE VRIES, F. W. T.; JANSEN, D. M.; BERGE TEN, H. F. M.; BAKEMA, A. 1989. Simulation of ecophysiological processes of growth in several annual crops. Wageningen, PUDOC. 271 p. (Simulation Monographs 29).
- PRESTON, W. H.; HAUN, J. R. 1963. Relationships of temperature and photoperiod to growth, flowering, senescence, and dormancy of *Dioscorea spiculiflora*. Botanical Gazette 12: 346353.
- PURSEGLOVE, J.W. 1972. Tropical Crops; Monocotyledons. London, Longmans. 607 p.
- PUTMAN, R. J.; WRATTEN, S. D. 1988. Principles of Ecology. London, Chapman and Hall. 388 p.
- RADLEY, M. 1978. Factors affecting grain enlargement in wheat. Journal of Experimental Botany 29: 918-934.
- RAMANUJAM, T.; GHOSH, S. P. 1990. Investigations of source-sink relations in cassava using reciprocal grafting. Exptl. Agric. 26: 189-195.
- RAO, M. M.; GEORGE, C. 1990. Studies to extend the dormancy of white yam (*Dioscorea alata* L.). Journal of Agriculture of the University of Puerto Rico 74 (3): 213-219.
- RODRÍGUEZ, W. 1994. Las raíces y tubérculos tropicales como alternativa de producción en Costa Rica. Boletín Técnico de la Estación Experimental Fabio Baudrit 27 (1): 67-79.
- RODRÍGUEZ, W. 1997. Crop physiology of the greater Yam (*Dioscorea alata* L.). Stuttgart, Verlag Grauer, Universität Hohenheim, PhD Thesis. 151 p.
- SADIK, S. 1977. A review of sexual propagation for yam improvement. In: Fourth Symposium of the International Society for Tropical Root Crops, Cali, Colombia 1-7 August 1976. Proceedings. Coock, J.; MacIntyre, R.; Grahmam, M. eds. Ottawa, IDRC. pp. 40-44.
- SADIK, S.; OKERE, O. U. 1975. Flowering, pollen grain germination, fruiting, seed germination and seedling development of white yam *Dioscorea rotundata* Poir. Ann. Bot. 39: 597-604.
- SALISBURY, F. B.; ROSS, C. W. 1992. Plant physiology. 4th ed. California, Wadsworth Publishing Co. 682 p.
- SATTELMACHER, B.; MARSCHNER, H. 1979. Tuberization in potato plants as affected by applications of nitrogen to the roots and leaves. Potato Research 22: 49-57.
- SIMPSON, K. 1962. Effects of soil-moisture tension and fertilizer on the yield, growth and phosphorous uptake of potatoes. J. Sci. Food Agric. 13: 236-248.
- SOBULO, R. A. 1972. Studies on the white yam (*Dioscorea rotundata*). I. Growth analysis. Experimental Agriculture 8: 99-106.
- TERRY, N.; WALDRON, L. J.; TAYLOR, S. E. 1983. Environmental influences on leaf expansion. In Dale, J. E. and Milthorpe, F. L. eds. The growth and functioning of leaves. London, Cambridge University Press. pp. 179- 205.
- VAVILOV, N. I. 1950. The origins, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Chronica Botanica (Waltham Mass. USA) 13 (1): 1-364.
- WAITT, A. W. 1963. Yams, *Dioscorea* species. Field Crops Abstracts 16 (3): 145-157.

- WATSON, D. J. 1947. Comparative physiological studies on the growth of field crops. I. Variation in net assimilation rate and leaf area between species and varieties, and within and between years. *Annals of Botany* 11: 41-47.
- WATSON, D.J. 1958. The dependence of net assimilation rate on leaf-area index. *Annals of Botany* 22 (85): 37-54.
- WHEELER, A. W. 1972. Changes in growth-substance content during growth of wheat. *Annals of Applied Biology* 72: 327-334.
- WHISLER, F. D.; ACOCK, B.; BAKER, D. N.; FYE, R. E.; HODGES, H. F.; LAMBERT, J. R.; LEMMON, H. E.; MCKINION, J. M.; REDDY, V. R. 1986. Crop simulation models. *Advances in Agronomy* 40: 141-208.
- WICKHAM, L. D.; WILSON, L. A.; PASSAM, H. C. 1981. Tuber germination and early growth in four edible *Dioscorea* species. *Ann. Bot.* 47: 87-95.
- WICKHAM, L. D.; WILSON, L. A.; PASSAM, H. C. 1984 a. Dormancy responses to post-harvest application of growth regulators in *Dioscorea* species. 1. Response of bulbils, tubers and tuber pieces of three *Dioscorea* species. *J. Agric. Sci., Camb.* 102: 427-432.
- WICKHAM, L. D.; WILSON, L. A.; PASSAM, H. C. 1984 b. Dormancy responses to post-harvest application of growth regulators in *Dioscorea* species. 2. Dormancy response in ware tubers of *Dioscorea alata* and *D. esculenta*. *J. Agric. Sci., Camb.* 102: 433-436.
- WILSON, L. A. 1977. Root Crops. *In: Alvin, P. T.; Kozlowski, T. T. eds. Ecophysiology of Tropical Crops*-New York, Academic Press. pp. 187-236.
- ZAAG, P. VAN DER; FOX, R. L. 1981. Field production of yams (*Dioscorea alata*) from stem cuttings. *Tropical Agriculture* 58: 143-145.