

ESTRUCTURA Y VARIABILIDAD DE  
(Tropaeolum tuberosum R. et P.)

Por

OSCAR CHIACON SANABRIA



Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas

Turrialba, Costa Rica

Setiembre, 1960

ESTRUCTURA Y VARIABILIDAD DE  
(Tropaeolum tuberosum R. et P.)

Tesis

Presentada al Consejo de la Escuela de Graduados  
como requisito parcial para optar al grado

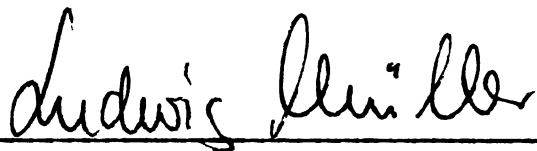
de

Magister Agriculturae

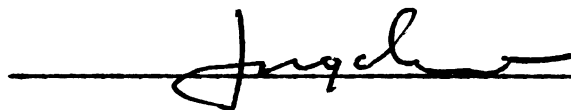
en el

Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas

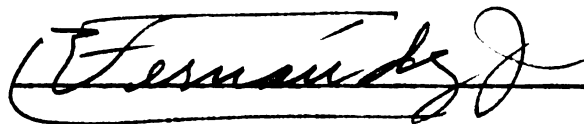
APROBADA:



Consejero



Comité



Comité

Setiembre, 1960

iii

A mis padres y a Betty

## AGRADECIMIENTOS

El autor desea expresar su agradecimiento a los miembros de su Comité Consejero, Dr. Ludwig Müller, Dr. Jorge León y Dr. Jorge Soria por el asesoramiento y valiosas sugerencias prestadas durante la realización del presente trabajo de tesis.

A la Organización de los Estados Americanos que, por intermedio de su Programa de Becas, le brindó la oportunidad de realizar estudios postgraduados.

A la Sra. Ghislaine de Montoya y Sra. Margarita de Bonilla por la ayuda en la revisión de la literatura citada.

A aquellos miembros del personal del Instituto que prestaron su gentil colaboración para llevar a cabo este estudio.

## BIOGRAFIA

El autor nació en la ciudad de Potosí, Bolivia, el 23 de julio de 1929. Realizó sus estudios primarios en la Escuela Alonzo de Ivañez y secundarios en el Colegio Franciscano, de su ciudad natal.

En 1948 ingresó a la Facultad de Ciencias Agronómicas de la Universidad de Cochabamba, de donde egresó el año 1952; graduándose de Ingeniero Agrónomo en 1953.

De 1954 a 1959, trabajó en la División de Extensión Agrícola, del Servicio Agrícola Interamericano.

En julio de 1959 ingresó al Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas para realizar estudios postgraduados, egresando en setiembre de 1960.

## CONTENIDO

	Página
INTRODUCCION . . . . .	1
REVISION DE LITERATURA . . . . .	2
Origen y distribución del cultivo . . . . .	2
Condiciones ecológicas . . . . .	3
Descripción botánica . . . . .	4
Posición sistemática y cariólogía . . . . .	5
Variabilidad . . . . .	6
Importancia y utilización . . . . .	7
Gravedad específica . . . . .	8
MATERIALES Y METODOS . . . . .	9
MORFOLOGIA . . . . .	11
Tallo . . . . .	11
Hoja . . . . .	11
Raíz . . . . .	14
Flor . . . . .	14
ANATOMIA . . . . .	20
Tallo . . . . .	20
Hoja y peciolo . . . . .	23
Raíz . . . . .	27
Estolón . . . . .	29
Tubérculo . . . . .	30
Flor . . . . .	32
Fruto y semilla . . . . .	36
ONTOGENIA . . . . .	39
Tallo . . . . .	39
Hoja . . . . .	41
Raíz . . . . .	43
Estolón y tubérculo . . . . .	44
VARIABILIDAD . . . . .	48
Clasificación de los clones . . . . .	48
Determinación de la gravedad específica . . . . .	53
Número de "ojos" de los tubérculos . . . . .	54
Rendimiento de los clones . . . . .	55
RESUMEN Y CONCLUSIONES . . . . .	60
SUMMARY AND CONCLUSIONS . . . . .	62
LITERATURA CITADA . . . . .	64

## INTRODUCCION

Los Andes de Sur América, con sus valles y altiplanos, constituyen uno de los centros importantes de origen de plantas cultivadas. A pesar de las adversas condiciones climáticas de alturas comprendidas entre 2.000 y 4.000 metros, esta región estuvo habitada, desde épocas remotas, por indígenas que alcanzaron una cultura suficientemente avanzada como para domesticar especies vegetales de valor económico.

Entre las plantas útiles, originarias de los Andes, hay varias que producen tubérculos. Además de la papa, cuyo cultivo se extendió por todo el mundo, existen otras como: Oxalis tuberosa Mol., Ullucus tuberosus Loz. y Tropeolum tuberosum R. et P. Aunque estos últimos cultivos son de menor importancia, suplen gran parte de la dieta de la población autóctona de la región.

La dispersión de estas plantas es relativamente reducida, su cultivo no se extendió mucho más allá de su centro de origen. Por esta razón son poco conocidas y han sido poco estudiadas.

El aislamiento de sus zonas de cultivo, ha producido una gran variabilidad de formas, coloraciones y otras características. Puesto que la principal forma de multiplicación de estas plantas es por vía vegetativa, su variabilidad puede atribuirse a mutaciones somáticas o a recombinaciones que han sido seleccionadas y mantenidas por el hombre.

## REVISION DE LITERATURA

La especie Tropaeolum tuberosum R. et P. comprende plantas herbáceas, de la familia de las Tropaeolaceas. Se cultiva en las regiones montañosas altas de Bolivia, Perú, Ecuador y Colombia, con objeto de aprovechar los tubérculos como alimento, y también con fines medicinales y ornamentales. Es conocida bajo varios nombres vernaculares en las diferentes regiones de los Andes. En Bolivia (5) se denomina "isaño", "oka-quisañu"; en el Perú (22) "añu", "mashua", "apiña-mama" y también "isaño"; en Colombia (27) "navos", "cubios" o "navios". El padre Cobo (7) indica que el nombre "añu" proviene de la lengua quechua, e "isaño" del aymará.

Origen y distribución del cultivo. Es probable que la agricultura andina se haya originado en la cuenca del Lago Titicaca. Allí se encuentra la parte húmeda del Altiplano Perú-boliviano, con tierras relativamente fértiles y numerosas plantas silvestres relacionadas con las actualmente cultivadas (5).

Se sabe que en esta misma región se desarrollaron culturas indígenas sucesivas como la Tihuanacota, Kolla e Inca, con una evolución y cultura muy altas (5).

El gran número de nombres vernaculares de las plantas cultivadas alrededor del Lago Titicaca, y especialmente el uso de las que producen tubérculos, como motivos pictóricos en tiempos precolombianos, indica su gran importancia para



los indígenas (23).

Es probable que entre las muchas plantas domesticadas por los habitantes de esas regiones, las que producen tubérculos, fuesen las primeras (5).

La dispersión de las plantas de tubérculo, probablemente se realizó desde el Sur del Perú hacia el Norte. Esta migración pudo tener lugar en el período pre-incaico o pudo coincidir con la expansión de ese imperio (23).

Según Caldas, citado por Hodge (23), la dispersión de los cultivos de Oxalis, Ullucus y Tropaeolum sólo progresó hasta el Norte del Ecuador, a principios del Siglo XIX.

Los tubérculos de Ullucus y Tropaeolum aparecen descritos en las crónicas del año 1582, al ser encontrados en Cuenca, Ecuador (23).

Con base en la variación actual es difícil indicar donde se originó el Tropaeolum, pues existen formas silvestres muy semejantes a los tipos cultivados en varias zonas de los Andes (26).

Condiciones ecológicas. La especie T. tuberosum se cultiva en el Altiplano de Bolivia (5), que es una extensa meseta interandina comprendida entre los 14 y 21 grados de latitud Sur, con una altura promedio de 3.800 m sobre el nivel del mar (15). En el Altiplano Norte, que comprende la cuenca del Lago Titicaca, se registra una precipitación media anual superior a 700 mm y la temperatura media varía entre 10° y 12° C (16).

La planta produce sus mejores cosechas de tubérculos

en los Andes, entre 2.400 a 4.300 m de elevación (9.000 a 14.000 pies) (23).

Las formas colombianas (4) están distribuidas en alturas inferiores a 1.000 m (Cundinamarca y Boyacá).?

El T. tuberosum es muy sensible a la duración de la luz del día; en las condiciones de día largo de Leningrado (60 grados de latitud Norte) no formó tubérculos (4).

La mejor combinación para obtener tubérculos, en latitudes septentrionales, son días largos en la primera etapa de crecimiento, seguidos por días cortos de nueve horas, favorables para la tuberización (28).

La floración de T. tuberosum es inversamente proporcional a la formación de tubérculos (4).

En días cortos no hay floración, en días de diez horas las muestras peruanas florecieron abundantemente (4).

En Bolivia a 3.400 m de altitud y a 17 grados de latitud Sur, forman abundantes tubérculos en días de 11 a 12 horas de sol. Plantas mantenidas en la misma latitud y a 2.560 m de altitud casi no florecieron, probablemente a causa del promedio de temperatura diferente (6).

Descripción botánica. Entre los primeros autores que escribieron sobre las plantas nativas de los Andes se encuentra Garcilaso de la Vega (33), quien, en 1617, describe Tropaeolum tuberosum:

"Hay otra (legumbre) semejante a esta (oca) en el talle, más no en el gusto, antes contraria, porque toca en amargo, y no se puede comer sino cocida, llamada años. Dicen los indios que comida es contraria a la potencia generativa; para que no les hiciese daño, los que se preciaban de galanes to-

maban en la mano una varilla o un palillo mientras la comían, y comida así decían perdían su virtud y no dañaban ..."

El padre Cobo, en 1639, se refiere a las propiedades antiafrodisiacas del tubérculo (7):

"Tiene virtud esta raíz de reprimir el apetito venéreo, según dicen los indios; y así afirman que mandaban los reyes Incas del Perú llevar copia deste mantenimiento en sus ejércitos, para que, comiendo dél los soldados, se olvidasen de sus mujeres ..."

Yacovleff y Herrera describen la planta (36):

"Planta viváz, de hojas peltinervias, quintilobuladas, transversalmente truncadas y lampiñas; flores con los pétalos casi tan largos como el cáliz, dentados. Las raíces son tuberosas, contienen una considerable cantidad de fécula ..."

El Tropaeolum tuberosum está relacionado con la Capuchina (T. majus), (23):

"Estas dos especies a veces se encuentran creciendo juntas, la una como un cultivo y la otra como una maleza... "

Posición sistemática y cariólogía. La especie Tropaeolum tuberosum R. et P. pertenece a la pequeña familia de las Tropaeolaceas, formada por el género Tropaeolum (35). Dicho género comprende 82 especies, distribuidas desde Patagonia hasta Centro América (34).

Todas las especies de Tropaeolum que forman tubérculos son suramericanas (4). Además de T. tuberosum, se pueden citar T. edule Pax y T. polyphyllum Cav. de los Andes chilenos, y T. patagonicum Spegazz, de Argentina (4).

Con base en diferencias morfológicas y fisiológicas, Bukasov (4) propone separar las formas de T. tuberosum de Colombia en una nueva especie que se denominaría T. cubio Buk.

Cárdenas (6) tomando en cuenta el color de los tubérculos y la presencia de raicillas adventicias filiformes en los ojos de los mismos, sugiere el establecimiento de dos variedades:

"Tropaeolum tuberosum R. et P. var. pilifera nov. var. Tubera gracilia alba, apice difusse violaceo lilacina, gemma pilifera.  
Habitat solum in Colombia ... " y

"Tropaeolum tuberosum R. et P. var. lineamuculata nov. var. Tubera lineate distincte vel profusse atro rubra picta.  
Habitat in Colombia, Peruvia et Bolivia".

Los números básicos de cromosomas para el género Tropaeolum (11) son 6 y 7. La especie T. tuberosum aparece con el número somático de cromosomas igual a 42 (11).

Variabilidad. El medio ecológico en que crece T. tuberosum es óptimo para la manifestación de una amplia variabilidad. Las regiones montañosas son excelentes aisladores, sirven de albergue a una diversidad de variedades y permiten la conservación de todos los tipos fisiológicos posibles (31).

Bukasov (4) al comparar las formas peruanas y colombianas encontró diferencias morfológicas y fisiológicas, como la forma y el color de las hojas, forma y coloración de tubérculos, variaciones en la floración con la latitud y distribución sobre el nivel del mar.

La coloración de los tubérculos varía mucho. Herrera (21) en Perú, distingue las siguientes variedades:

"Okke-añu" (plomizo), "Yurac-añu" (blanco), "Yana-añu" (negruzco), "Puca-añu" (rojizo), "Checchi-añu" (gris), "Ckellu-añu" o "Zapallu-añu" (amarillo) y "Muru-añu" (morado).

La forma de los tubérculos es otro carácter variable;

se encuentran tubérculos cortamente cónicos, cónicos alargados y cilíndricos (6).

Otra característica común en los tubérculos de T. tuberosum es su tendencia a la fasciación (6).

Importancia y utilización. El T. tuberosum, como planta de cultivo nunca ha sido tan importante como los otros tubérculos andinos; sin embargo, se puede encontrar en la mayoría de los mercados de los Andes (23). Una de las causas que ha limitado su cultivo es el sabor y olor particular de los tubérculos (4).

Los tubérculos de T. tuberosum se preparan para el consumo hirviéndolos (21,23); constituyen un alimento suave que no contiene mucha fécula (27).

En Bolivia (5) se preparan cocidos y congelados, bajo el nombre de "tayacha", que es aymará y significa helado. Los tubérculos preparados en forma de encurtidos, constituyen una conserva agradable (3).

Los indígenas de los Andes atribuyen a T. tuberosum propiedades medicinales. Pérez Arbelaez (27) manifiesta:

"fuera de su servicio como alimento, los cubios en cataplasmas se aplican para curar eczemas y untados a la piel para quitar manchas".

Los tubérculos cocidos (23) son buenos para las enfermedades del hígado y los riñones.

La planta de T. tuberosum, por su profusa floración y atractivo color de las flores, constituye una especie llamativa de la flora andina (22). Por esta razón también sirve,

a veces, como planta ornamental en algunas regiones de Sur América (5).

Gravedad específica. La gravedad específica, según trabajos de Hardenburg (18) y Kelly (<sup>24</sup>~~30~~), sirve como indicador del peso seco, del contenido de almidón, harinosidad y otras características del tubérculo de la papa. Es un carácter genéticamente definido (20) de la especie, variedad o clon, aunque existe una variabilidad considerable entre tubérculos de una sola planta.

La mayor parte de los trabajos han sido realizados en papa y se sugiere la posibilidad de usar la gravedad específica en otras faces de investigación hortícola (24).

## MATERIALES Y METODOS

El material de Tropaeolum tuberosum R. et P., utilizado en este estudio provino de una colección de 77 clones, que el Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas mantiene en la finca Chicué (3.000 m), en las laderas del Volcán Irazú. Estas plantas fueron originalmente coleccionadas en Perú, Bolivia, Ecuador y Colombia y propagadas por varios años en Costa Rica.

El estudio de la anatomía se realizó en preparaciones microscópicas permanentes o temporales, siguiendo principalmente los métodos descritos por Sass (29).

El material coleccionado para las preparaciones permanentes fue fijado en la solución Craff II. A continuación se procedió a la deshidratación, siguiendo la serie alcohol butílico normal-alcohol etílico, e infiltración con parafina. Para colorear las preparaciones se siguió el método safrina-verde rápido. Los dibujos, que acompañan el texto, fueron ejecutados con el auxilio de un aparato de dibujo "Zeiss-Winkel", adaptable a un microscopio.

Para el estudio de la variabilidad se tomaron en cuenta algunas características de los tubérculos como: color, forma, gravedad específica, número de ojos, rendimiento. Estos caracteres podrían servir para realizar una posible clasificación de la planta en clones.

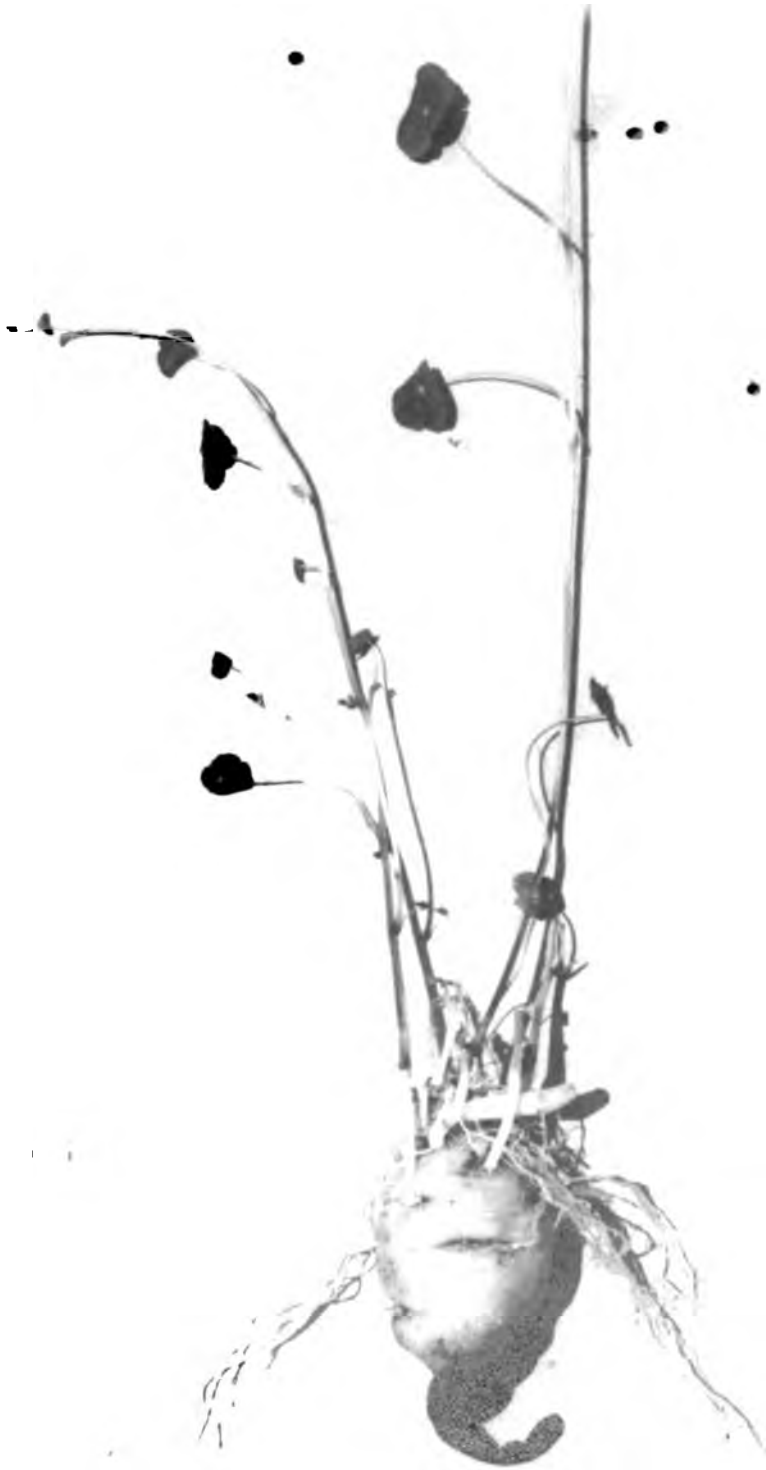
Los datos para determinar el número de "ojos", como un posible carácter constante, fueron tomados en la siguiente

forma: de cada uno de los 77 clones se tomó al azar una planta. De cada una de las plantas se escogieron 10 tubérculos al azar. Se anotaron datos referentes al número de "ojos" y al peso de cada uno de los 770 tubérculos y se trató de relacionar el número de "ojos" con el peso.

La determinación de la gravedad específica en los tubérculos de T. tuberosum se hizo en forma similar como se efectúa en la papa (2,18,24). Se utilizaron 24 clones recién cosechados y de cada clon se tomaron al azar 10 tubérculos. Se siguió el método descrito por Hardenburg (18), que consiste en sumergir los tubérculos individuales en soluciones de sal común (Na Cl) de diferentes concentraciones. Se prepararon soluciones salinas con las gravedades específicas siguientes: 1,010, 1,020, 1,040, 1,050 y 1,060. A continuación se sumergió, empezando con la solución de menor concentración, un tubérculo sucesivamente en todas las soluciones, secándolo cuidadosamente antes de cada cambio. Se asumió que la solución en la cual el tubérculo no flotó ni se hundió, tenía la misma gravedad específica que este último. El procedimiento fue repetido con los 10 tubérculos escogidos de cada clon y con los datos obtenidos se calculó el promedio aritmético.

Los datos de rendimiento son provisionales, pues no fue posible plantar los tubérculos de acuerdo a un diseño estadístico. La plantación estaba formada por 77 clones y cada clon tenía, en promedio, 10 plantas. Se cosecharon individualmente cada una de las 10 plantas y se tomaron datos de peso y número de tubérculos por planta.





Fotografía N° 1.- Planta joven de Tropaeolum tuberosum R. et P., mostrando el vástago, el tubérculo y las raíces adventicias.

## MORFOLOGIA

La especie Tropaeolum tuberosum, es una **dicotiledónea** herbácea anual; puede ser considerada como perenne potencial debido a su capacidad para multiplicarse por medio de tubérculos, que dan origen a nuevos vástagos (Fot. Nº 1).

Los tubérculos producen una yema por "ojo" de la que se origina un tallo aéreo presentando la planta, en conjunto, la forma de mata.

TALLO. Los tallos aéreos son herbáceos, erguidos al principio de su desarrollo, más tarde se extienden y resultan semi-postrados. Tienen una longitud de 0,80 m o más y producen ramas axilares.

Su forma es cilíndrica, también se encuentran tallos que presentan fasciación laminar. Un tubérculo fasciado puede dar origen tanto a tallos cilíndricos como a fasciados. Algunos tallos son fasciados al principio de su desarrollo y posteriormente se tornan cilíndricos.

La coloración de la epidermis de los tallos varía del púrpura al violáceo oscuro y está libre de tricomas.

HOJA. Las hojas son peltadas, con la base transversalmente truncada. Pueden ser trilobadas, tetralobadas o pentalobadas (Fig. Nº 1); los bordes de los lóbulos son ondulados.

La coloración de la lámina es verde oscura en la haz y verde clara en el envés.

La nervadura de las hojas es palmeada. Los nervios salen de un mismo punto y se ramifican independientemente,



2cm

Figura N° 1.- Esquemas de hojas trilobada, tetralobada y pentalobada, mostrando las nervaduras.

formando un fino sistema reticulado (Fig. N° 1). La coloración de los nervios es púrpura en el envés de la hoja.

Los pecíolos son circulares, en sección transversal, miden de 4 a 20 cm de longitud, son volubles y pueden enroscarse alrededor de un soporte.

En la base foliar se distinguen dos estípulas alesnadas de dos a tres milímetros de longitud, nacen en el ángulo formado por la unión del pecíolo y el tallo. La coloración de las estípulas es igual a la del tallo, en sección transversal, presentan una superficie abaxil convexa y adaxil cóncava.

RAIZ. Las plantas de T. tuberosum, provenientes de tubérculos, tienen un sistema de raíces adventicias que se originan en los nudos inferiores de los tallos aéreos o en los "ojos" de los tubérculos.

Las raíces son fibrosas, filiformes y delgadas (Fot. N°1). Las ramificaciones laterales son menos desarrolladas que las principales.

FLOR. Las flores son solitarias y nacen en las axilas de las hojas. Están sostenidas por pedúnculos cilíndricos de 10 a 15 cm de largo. Son dorsiventrales, con un plano de simetría medial.

El cáliz está formado por 5 sépalos (Fig. N° 3), concrecentes en su base. El receptáculo se prolonga por detrás y forma con los 3 sépalos posteriores un espolón de naturaleza axial (Fig. N° 2).

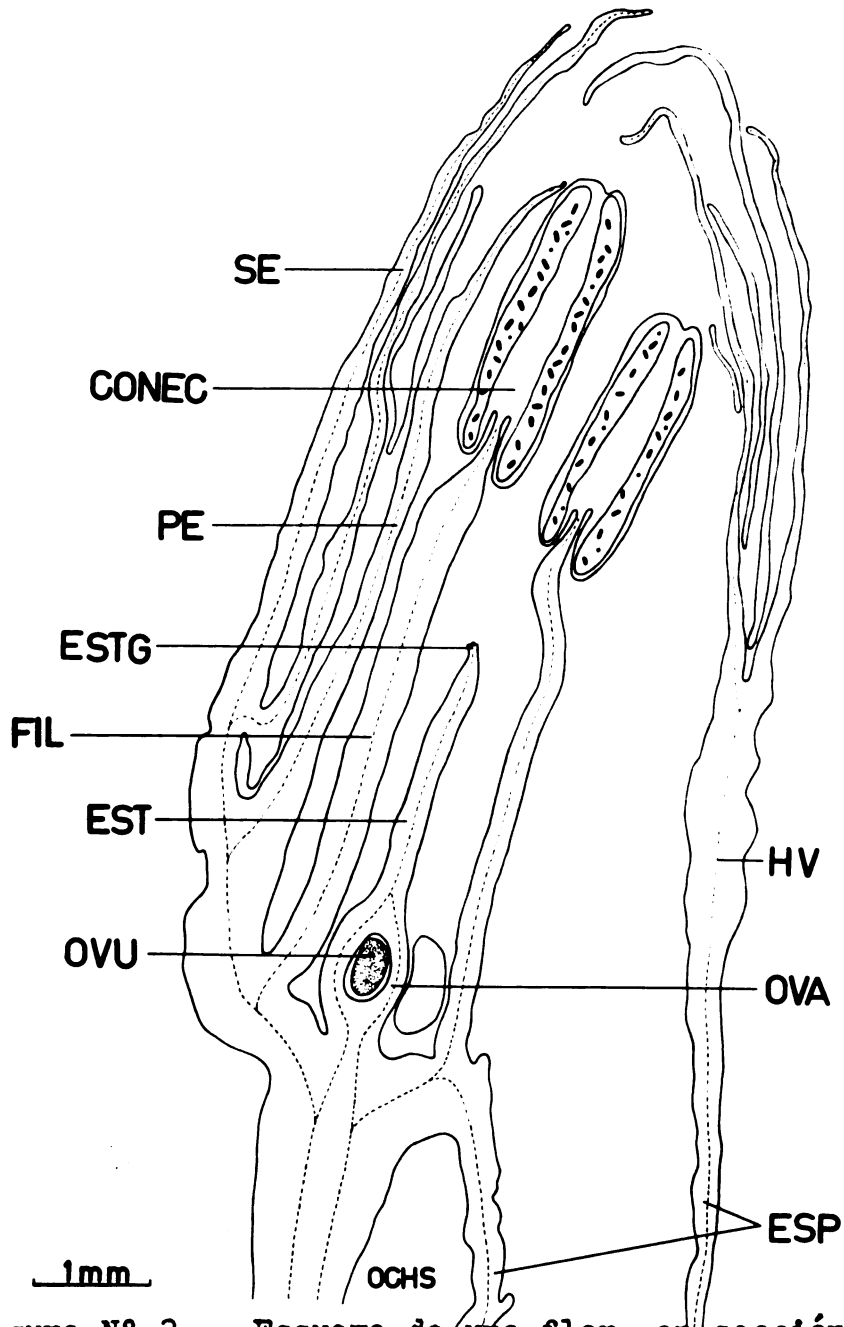


Figura Nº 2.- Esquema de una flor, en sección longitudinal. SE, sépalo; CONEC, conectivo; PE, pétalo; ESTG, estigma; FIL, filamento; EST, estilo; OVU, óvulo; ESP, espolón; OVA, ovario; HV, haz vascular.

La coloración de los sépalos varía del rojo intenso al rojo vinoso.

La corola tiene 5 pétalos de color anaranjado. Los 3 pétalos delanteros son espatulados (Fig. Nº 5) y tienen nervaduras rojas. Los 2 pétalos posteriores son orbiculares (Fig. Nº 5) y con las nervaduras de color rojo intenso.

El androceo se compone de 8 estambres libres (Fig. Nº 3), dispuestos en un verticilo. Los filamentos miden de 5 a 8 mm de largo. Las anteras son dorsifijas y constan de 2 tecas. El conectivo se extiende de la base al ápice de las tecas, quedando éstas unidas (Fig. Nº 2).

El gineceo consta de 3 carpelos que forman un ovario sincárpico, trilocular, súpero con un estilo y un estigma (Figs. 2 y 3).

El estilo es recto, terminal, más corto que los estambres y termina en un estigma trifido.

La placentación es axilar y cada lóculo contiene un óvulo péndulo.

Se han encontrado, en algunos clones, flores con doble espolón que presentan las siguientes características: el cáliz consta de 6 sépalos, los 3 sépalos posteriores forman 2 espolones; la corola tiene 6 pétalos; el androceo 11 estambres, dispuestos en un verticilo y el gineceo está formado por 4 hojas carpelares (Fig. Nº 4).

Las plantas, en condiciones propicias de ambiente, florecen abundantemente y son muy visitadas por insectos y aves.

El fruto es un esquizocarpo que, al llegar a la madurez, se separa en monocarpas.

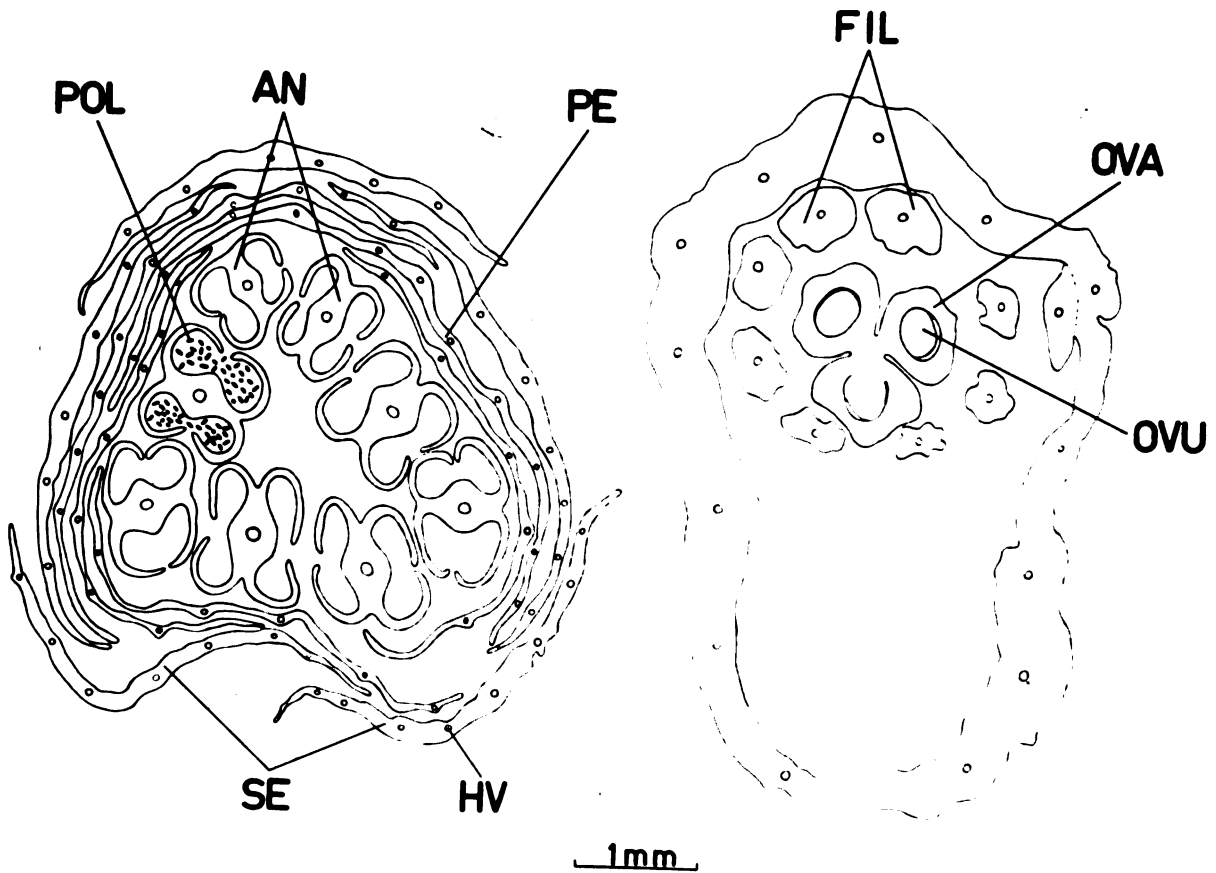


Figura N<sup>o</sup> 3.- Secciones transversales de una flor con un espolón. Izquierda, a la altura de las anteras y derecha a la altura del ovario. POL, polen; AN, antera; PE, pétalo; FIL, filamento; OVA, ovario; OVU, óvulo; HV, haz vascular; SE, sépalo.

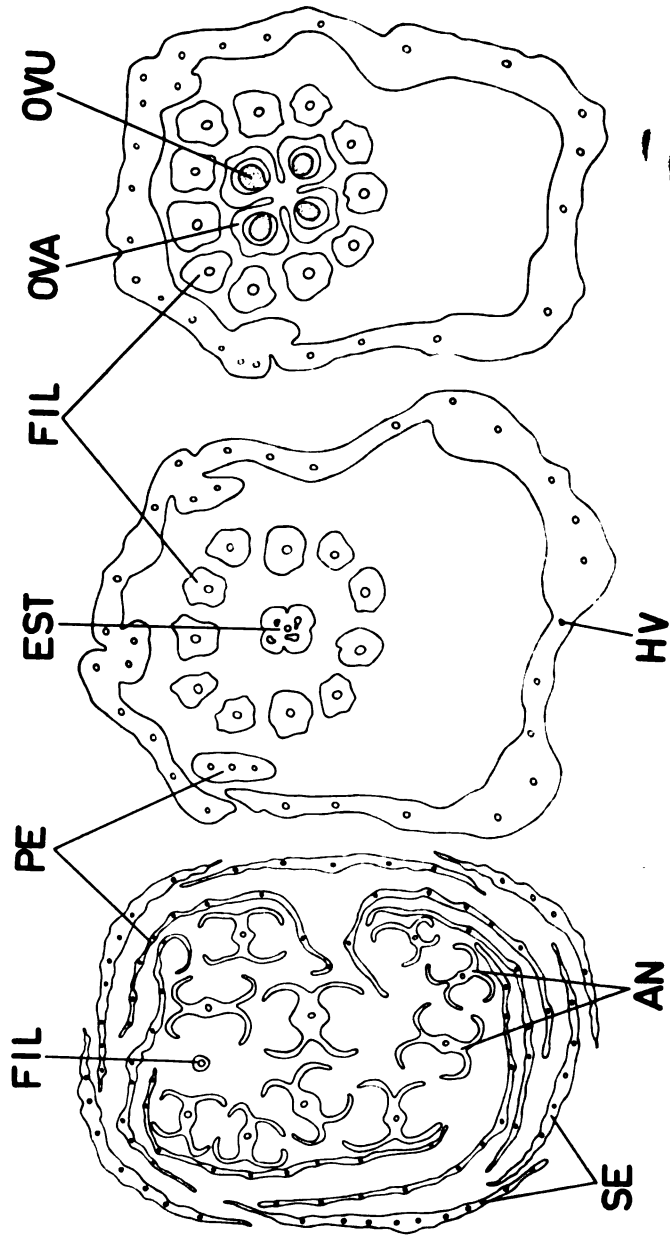


Figura № 4.- Cortes esquemáticos de una flor de doble espolón, en sección transversal. Izquierda a la altura de las anteras; centro, a la altura del estilo y derecha, a la altura del ovario. FIL, filamento; PE, pétalo; EST, estilo; OVA, ovario; OVU, óvulo; SE, sépalos; AN, antera; HV, haz vascular.



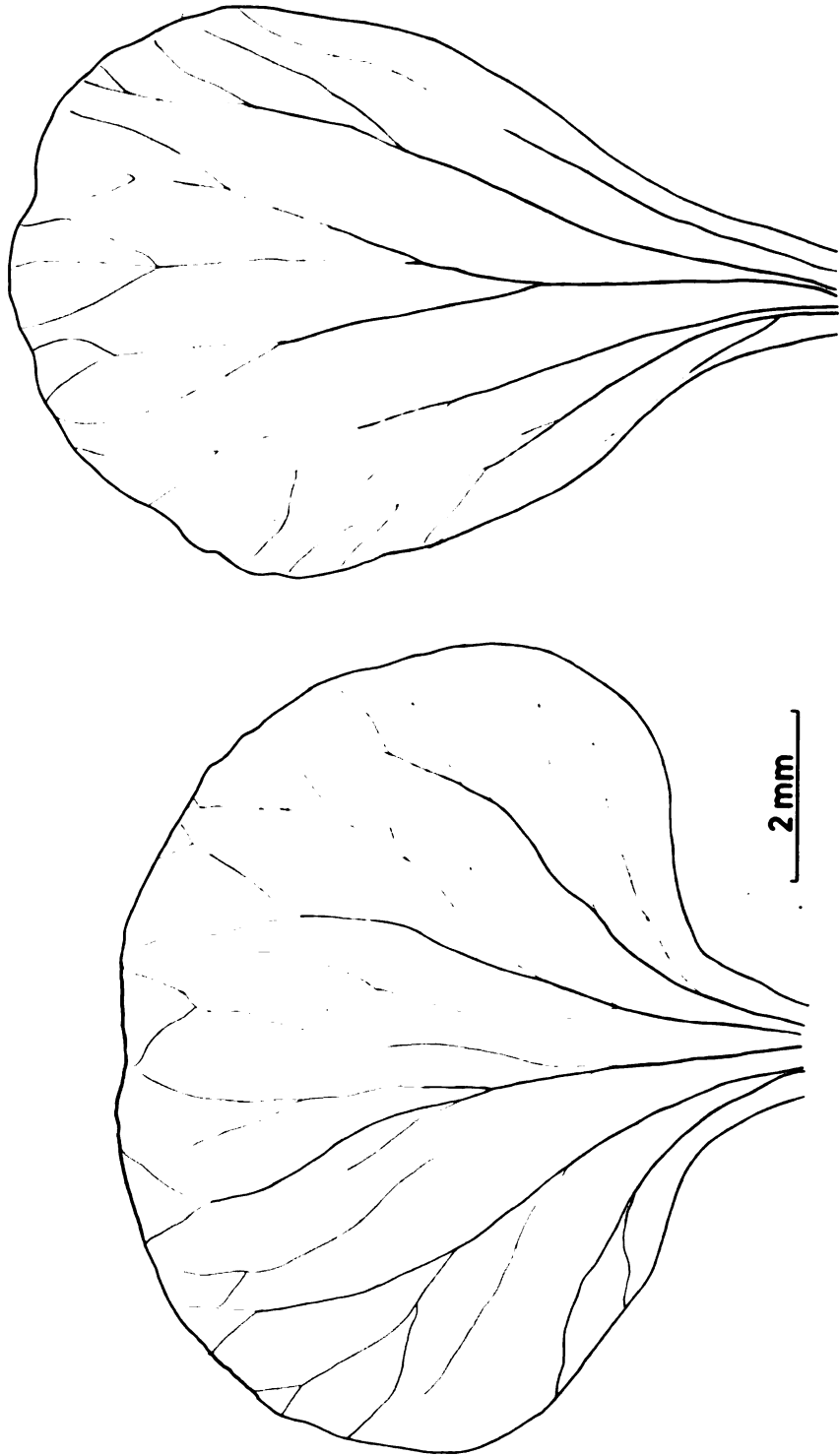


Figura Nº 5.- Esquemas de pétalos, mostrando las nervaduras. Izquierda, pétalo de forma orbicular y derecha de forma espatulada.

## ANATOMIA

TALLO. En una sección transversal de un tallo maduro, a la altura del entrenudo, se pueden distinguir los siguientes tejidos (Fig. Nº 6): la epidermis consta de una capa de células isodiametrales, compactas, de tamaño y forma regular y desprovistas de tricomas. Las paredes externas están recubiertas de cutícula y las internas engrosadas como las membranas del colénquima.

Se distinguen relativamente pocos estomas, cada uno limitado por dos pequeñas células oclusivas, situadas debajo de la superficie de la capa epidérmica.

La zona externa de la corteza está formada por 1 ó 2 capas de células colénquimatosas, que forman un cilindro continuo. El colénquima es angular y presenta algunos pequeños espacios intercelulares. La zona interna consiste de varios estratos de células parenquimáticas grandes, separadas por espacios intercelulares. El protoplasma de éstas contiene cloroplastos y, con frecuencia, gránulos de almidón.

Los tejidos vasculares y no vasculares están separados por una endodermis típica. Las células de la endodermis forman una capa de aspecto parenquimatoso, con las membranas radiales y transversales, presentando las bandas de Caspary.

El periciclo consta de una hilera de células con las paredes engrosadas. Limita al exterior con la endodermis e interiormente con el cilindro vascular.

El sistema vascular de un tallo adulto, forma un cilin -

dro completo de xilema y floema secundarios, que rodean la médula.

El cilindro vascular está formado por haces de tipo colateral abierto, con el floema externo; no es uniforme en todo su espesor y se proyecta dentro de la médula en algunos lugares.

Un haz vascular bien desarrollado, consta de una región externa de floema, separada de la región interna de xilema por una zona cambial. El número de haces vasculares, en los tallos cilíndricos, oscila entre 10 y 12.

El floema primario está constituido de pequeños tubos cribosos, células anexas y células parenquimatosas de forma alargada y con sus ejes longitudinales paralelos a la dirección longitudinal del tejido conductor. La región interna, inmediata al floema primario, está ocupada por el floema secundario que consta de tubos cribosos, células anexas y parénquima floemático de paredes delgadas.

En dirección centripeta y a continuación del floema secundario, se encuentra la zona cambial, de aspecto estratificado.

El xilema ocupa gran parte del área transversal de los haces, está constituido por traqueas, traqueídas y parénquima. Exteriormente se encuentra el xilema secundario, formado por células isodiamétricas, de paredes gruesas, dispuestas en hileras radiales. Interiormente, está el xilema primario, de células grandes, poligonales, dispuestas irregularmente y rodeadas de células parenquimáticas.

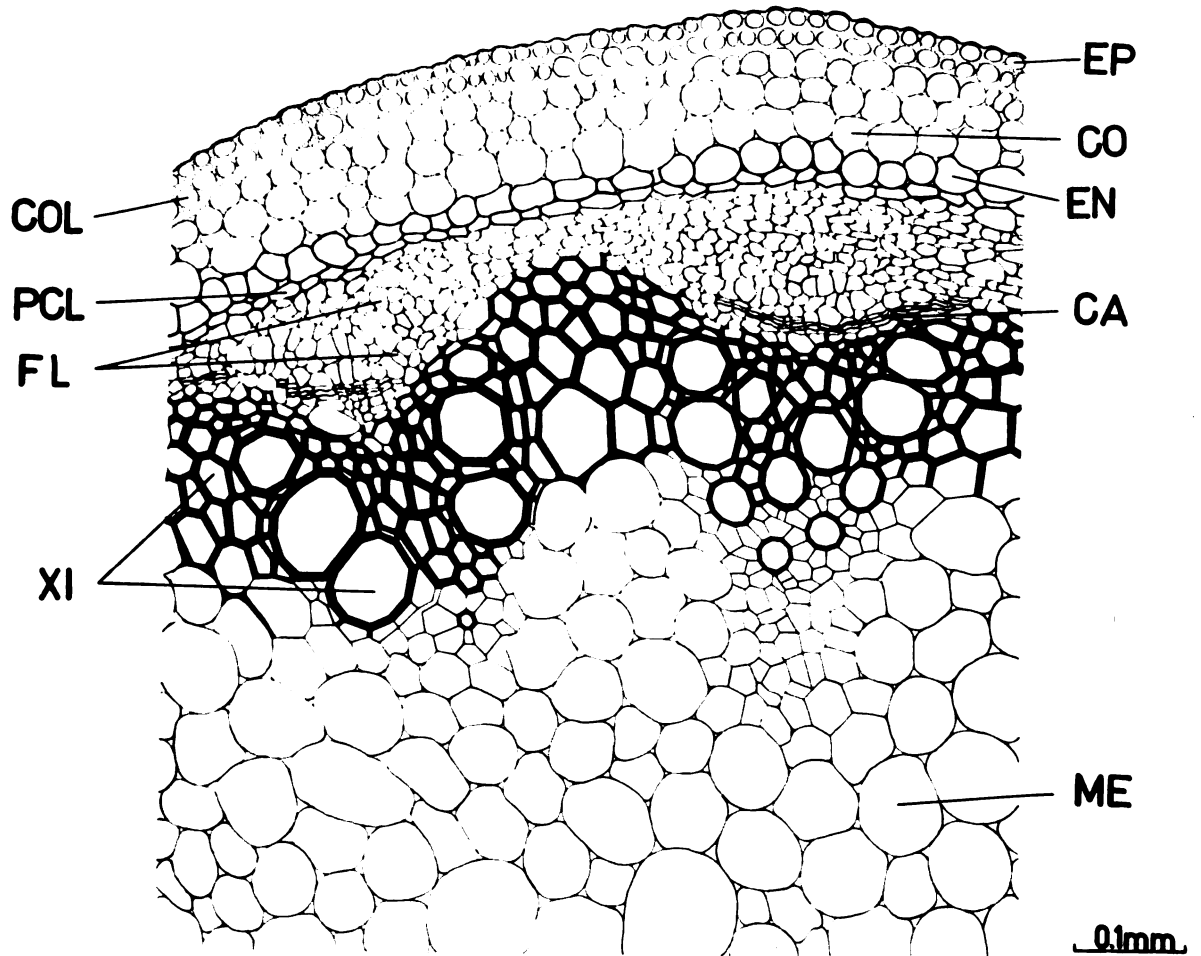


Figura Nº 6.- Sección transversal por un sector de tallo maduro. EP, epidermis; COL, colénquima; CO, corteza; EN, endodermis; PCL, periciclo; FL, floema; CA, cambium; XI, xilema; ME, médula.

Las pequeñas células del xilema primario, situadas en la parte interna, constituyen el protoxilema y están formadas por elementos espirilados; hacia afuera se encuentra el metaxilema de elementos reticulados.

En los intervalos de los haces individuales y como una prolongación de la zona cambial, se encuentra una hilera de células meristemáticas pequeñas, de paredes delgadas, el "cambium interfascicular", originado del parénquima interfascicular. El desarrollo del tejido vascular, a partir del cambium interfascicular, da lugar a la formación de un cilindro continuo de floema y xilema secundarios, que rodean la médula.

Los tallos fasciados, en general, presentan la misma estructura anatómica que los cilíndricos, con un aumento del número de haces. En algunos casos se han contado hasta 38 haces vasculares.

La médula ocupa gran parte del tallo. Está formada de células parenquimáticas grandes, de paredes muy delgadas, con espacios intercelulares.

En relación al concepto de estela, el tallo de T. tuberosum, presenta la estructura de una sifostonela ectofloemática.

HOJA Y PECIOLLO. La hoja y el peciolo pueden ser considerados como una expansión lateral del tallo, y sus tejidos como derivados y continuos de aquél.

El peciolo, en sección transversal, es circular y presenta los mismos tejidos que el tallo. La epidermis es uni-

seriada, seguida de dos capas de células colenquimatosas; a continuación se distinguen cuatro estratos de células parenquimatosas y una capa de endodermis.

El cilindro vascular está rodeado por el periciclo, se pueden distinguir diez haces vasculares colaterales, unidos lateralmente por tejido conductor, formado a partir de un cambium interfascicular, que rodea la médula a manera de un anillo continuo.

El floema es similar al del tallo; se encuentra separado del xilema por un cambium.

El xilema está formado por vasos espirilados y entre los vasos se notan pequeñas traqueidas y tejido parenquimático.

La lámina foliar presenta la estructura característica de las hojas con simetría dorsiventral (Fig. Nº 7): la epidermis superior o adaxial consta de una capa de células de organización compacta, con la superficie externa recubierta de cutícula. Las células de la epidermis son grandes y alargadas en la región del limbo, más pequeñas e isodiametrales en las regiones que revisten los haces vasculares, correspondientes a las nervaduras. Vistas en corte transversal presentan un contorno sinuoso y se notan algunos estomas.

La epidermis inferior o abaxial es, también uniseriada; las células que recubren el limbo son alargadas, más pequeñas que las de la epidermis superior.

Los estomas se encuentran en ambas caras de la hoja, siendo más numerosos en el envés. Las células oclusivas son pequeñas, contienen numerosos cloroplastos y quedan debajo

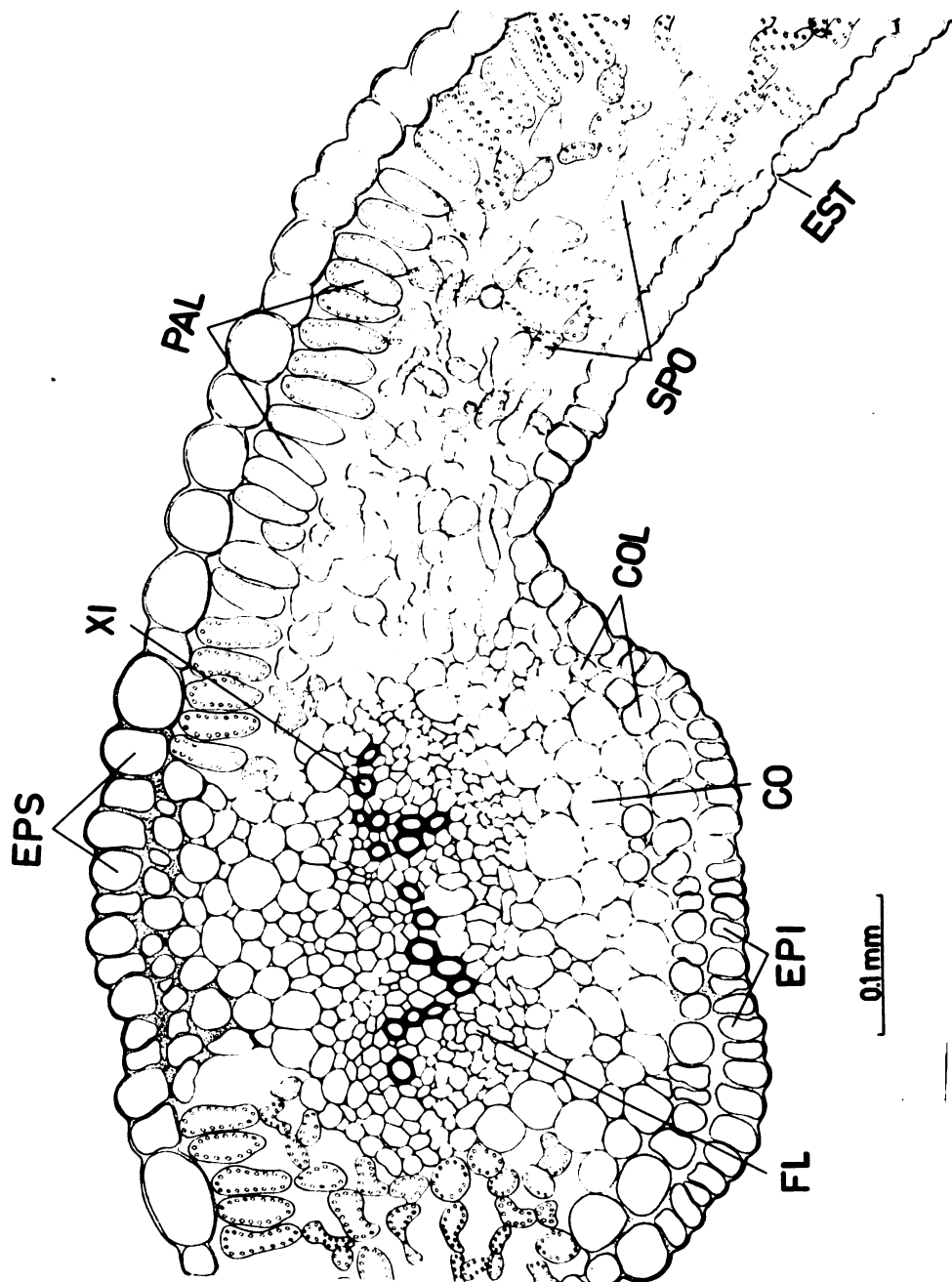


Figura No 7.- Corte transversal de un trozo de hoja, incluyendo el nervio medio. EPS, epidermis superior; XI, xilema; PAL, empalizada; EST, estoma; SPO, células esponjosas; COL, colénquima; CO, corteza; EPI, epidermis inferior; FL, floema.

de la superficie de la epidermis; no se distinguen células auxiliares. Las cámaras subestomáticas son grandes y están formadas por reducción en el tamaño y por especial disposición de las células subepidermales.

El mesofilo se encuentra formado por una capa de parénquima en empalizada y parénquima esponjoso. El parénquima en empalizada está situado debajo de la epidermis superior. Sus células son alargadas y se disponen con el eje más largo, perpendicular a la superficie de la hoja; son ricas en cloroplastos y ocupan aproximadamente  $1/4$  a  $1/5$  del ancho del mesofilo foliar. La relación de longitud a anchura es de 4:1.

El parénquima esponjoso consta de células de forma irregular, algunas isodiamétricas y otras alargadas en dirección paralela a la superficie de la hoja. Están dispuestas irregularmente. Son menos ricas en cloroplastos y tienen enormes espacios entre sí.

El sistema vascular de la hoja está formado por 3 ó 5 nervaduras primarias (hojas trilobadas o pentalobadas), que nacen en la inserción de la lámina con el pecíolo y concluyen en el borde de la hoja. Además existen, nervaduras secundarias que también nacen en la inserción de la lámina con el pecíolo y se ramifican antes de llegar al borde de la hoja. Los nervios primarios y secundarios se ramifican lateralmente, formando un sistema reticulado.

En un corte transversal de las nervaduras principales, se distinguen los siguientes tejidos:



a) tejido cortical, debajo de la epidermis superior e inferior, formado por una capa de células colenquimatosas y por células de parénquima que rodean los haces vasculares, a manera de un anillo;

b) haces vasculares de tipo colateral cerrado. Divergen del pecíolo y pasan a la hoja en tal forma que el xilema queda en el lado adaxial y el floema en el abaxial;

c) floema constituido por tubos cribosos, células anexas y esclerénquima, que forman un semicírculo continuo de tejido floemático;

d) xilema formado por vasos espirilados, dispuestos en series radiales y separados por parénquima.

La estructura anatómica de los nervios laterales es similar a la de los principales. Los haces vasculares están incluidos dentro de la vaina del haz formada por parénquima compacto. El tejido vascular se reduce gradualmente en relación al tamaño del nervio. El floema va disminuyendo y ocurre rara vez en las últimas ramificaciones de la nervadura. Los grupos de xilema también se reducen hasta una o dos traqueas espiriladas, rodeadas de parénquima conductor en las nervaduras más pequeñas.

RAIZ. La propagación de T. tuberosum se realiza por medio de tubérculos, cuyo crecimiento vegetativo determina el desarrollo de un sistema caulinar de raíces adventicias.

Las raíces pueden originarse directamente de las yemas de los "ojos" o de brotes tiernos, formados por el desarrollo de las yemas.

Las raíces, en sección transversal, presentan los siguientes tejidos:

a) caliptra, que envuelve el ápice de la raíz, tiene una longitud de 200-250 micras y está constituida por células parenquimatosas más o menos isodiametrales;

b) rizodermis, formada por una capa de células alargadas, de membranas delgadas, estrechamente unidas entre sí; carece de cutícula y estomas. A dos mm del ápice de la raíz se inicia la zona de los pelos radicales y se prolonga, aproximadamente, hasta 9 ó 10 mm. En esta región las células epidérmicas forman los pelos absorbentes, que son unicelulares y muy numerosos;

c) corteza, consta de 5 a 6 hileras de células parenquimatosas, de estructura homogénea, que alternan entre sí; tienen forma isodiamétrica, paredes delgadas y dejan espacios intercelulares entre sí;

d) capa cortical más interna de la raíz, se diferencia como una endodermis típica, formada por una capa de células compactas, que rodean la estela como un anillo continuo. Las células de la endodermis tienen las paredes radiales y transversales provistas con bandas de Caspary.

Según el concepto de estela, las raíces de T. tuberosum, constituyen una protostela diarca, con el xilema en el centro y el floema que lo rodea.

La estela está rodeada exteriormente por un estrato de células que forman el periciclo. El periciclo está relacionado con la actividad meristemática, y a partir de él se

forman las raíces laterales y parte del cambium vascular.

En el cilindro vascular, el floema de la raíz adulta se presenta en forma de cordones distribuidos debajo del periciclo y consta de tubos cribosos, células anexas y parénquima.

A continuación del floema se encuentran varias capas de cambium vascular que dan origen, en sentido centripeto, a elementos de xilema secundario y, en sentido opuesto, a elementos de floema secundario.

El xilema está constituido de dos cordones, que se unen en el centro de la raíz, presentando una estructura protostélica diarca. El xilema está formado por vasos reticulados. ESTOLON. Los estolones tienen su origen de yemas axilares del tallo subterráneo, por lo tanto, son de tipo caulinar. La estructura anatómica y disposición de los tejidos es semejante a la del tallo aéreo.

La epidermis está formada por una capa compacta de células isodiametrales o un tanto alargadas, con las paredes externas cubiertas con una fina capa de cutícula.

El parénquima cortical consta de varias capas de células poligonales, isodiametrales o alargadas, con espacios intercelulares. Las células de la capa periférica de la corteza tienden a ser colenquimáticas.

En la región cortical del estolón se puede distinguir mayor cantidad de gránulos de almidón que en la médula.

Las capas de células de la corteza, en contacto con la endodermis, son de tamaño más reducido.

El tejido vascular forma un cilindro completo de xilema y floema secundarios, formados a partir de un cambium interfascicular.

Los haces vasculares son colaterales abiertos, con el floema externo.

El floema forma una banda continua, limitada exteriormente por el periciclo, e internamente por varios estratos de cambium. Los elementos del floema son tubos cribosos células anexas y parénquima.

El xilema está formado por vasos espirilados, rodeados de parénquima; se nota una reducción en la cantidad de xilema, respecto al tallo aéreo.

La médula del estolón consiste de células parenquimatosas isodiametrales, de mayor tamaño que las de la corteza, con espacios intercelulares. Los gránulos de almidón están localizados en mayor cantidad en las células de la médula, adyacentes al tejido conductor.

TUBERCULO. El tubérculo de T. tuberosum es un tallo metamorfoseado, en cuyo interior se acumulan materiales de reserva. Presenta un eje acortado, muy engrosado, y con hojas escamosas poco desarrolladas. Las yemas son algo profundas, situadas en las axilas de las escamas, que han desaparecido precozmente.

La estructura anatómica del tubérculo exhibe la misma organización que la del tallo aéreo, pero con ciertas modificaciones por su carácter especializado.

En un corte transversal de un tubérculo maduro (Fig. Nº 8)

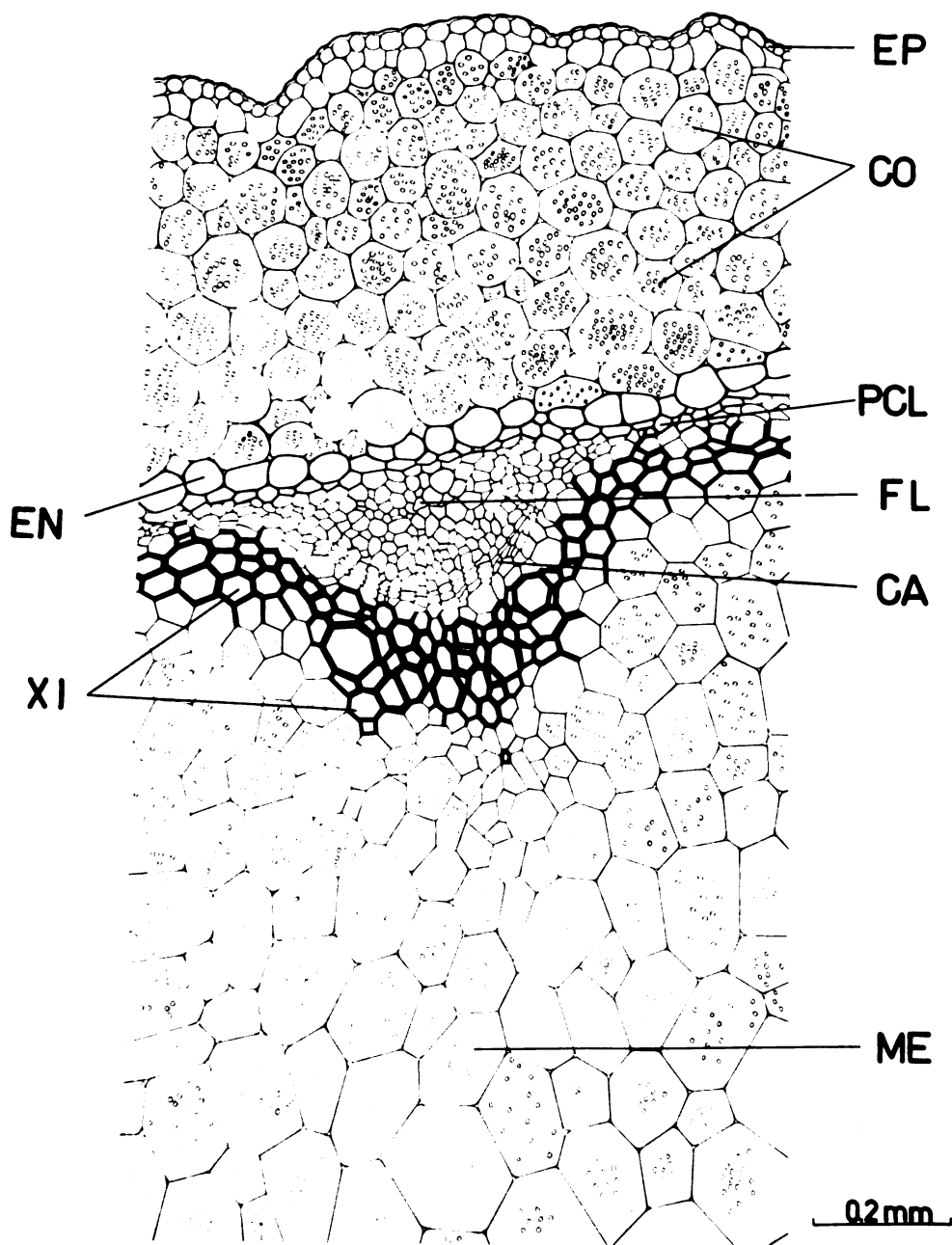


Figura Nº 8.- Corte transversal por un sector de tubérculo maduro. EP, epidermis; CO, corteza; EN, endodermis; PCL, periciclo; FL, floema; CA, cambium; XI, xilema; ME, médula.

se distinguen las siguientes zonas:

la epidermis formada por una capa de células de forma cuadrada, unidas entre sí sin espacios intercelulares y con las paredes externas cubiertas por una gruesa capa de cutícula.

La corteza consiste en una franja de células parenquimatosas, con mayor contenido de almidón que las de la médula. Las células de la periferia contienen, con frecuencia, antocianinas.

El cilindro vascular está considerablemente reducido con respecto al tallo aéreo; contiene xilema y floema secundarios.

El floema ocupa mayor área que el xilema y está relacionado con la translocación de sustancias orgánicas.

El xilema está formado por 3 ó 4 vasos, espirilados o reticulados, en cada haz.

La mayor parte del tubérculo está constituida por la médula (Fig. Nº 9) de células parenquimatosas, isodiametrales o ligeramente alargadas y con un contenido amiláceo relativamente bajo, en comparación al de la región cortical. Las células de la médula presentan espacios intercelulares de forma triangular.

Los granos de almidón se encuentran en mayor cantidad en los estratos de células de la corteza, que en la región medular; son pequeños, de 10 a 15 micras de diámetro, de forma redondeada y con una rajadura en el centro.

FLOR. Las flores están sostenidas por pedúnculos largos, de 5 a 10 cm, tienen la estructura histológica característica del tallo.



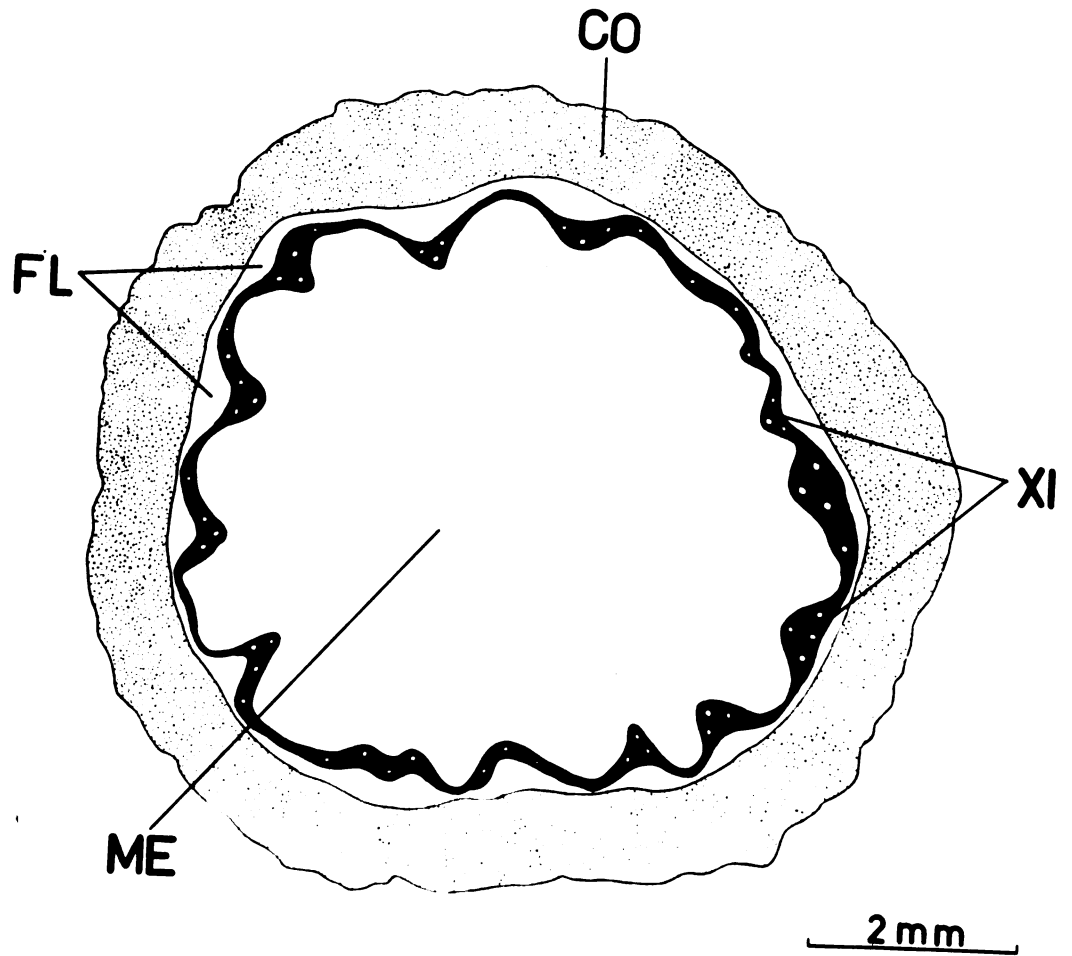


Figura N<sup>o</sup> 9.- Esquema del corte transversal de un tubérculo, mostrando la cantidad proporcional de tejidos. CO, corteza; FL, floema; XI, xilema; ME, médula.

El cáliz consta de 5 ó 6 sépalos (Figs. 3 y 4), (flores con uno o dos espolones). El receptáculo se prolonga hacia atrás y forma, con los tres sépalos posteriores, uno o dos espolones de naturaleza axial.

La anatomía de los sépalos es semejante a la de las hojas, se pueden distinguir los siguientes tejidos:

a) epidermis, adaxial y abaxial, formada por pequeñas células alargadas que tienen una aposición de cutícula en sus paredes externas;

b) células del parénquima fundamental o mesofilo, **-isodiametrales**, con grandes espacios intercelulares; las capas externas en contacto con la epidermis, contienen pigmentos;

c) cada sépalo está atravesado longitudinalmente por una nervadura central y por nervaduras más delgadas, más o menos paralelas a la central.

La estructura de los tejidos del espolón es similar a la de los sépalos. Los espolones sencillos están atravesados longitudinalmente por seis haces vasculares y los espolones dobles por once haces vasculares.

La corola está formada por 5 ó 6 pétalos (Figs. 3 y 4), (flores con uno o dos espolones). Los 3 ó 4 pétalos anteriores son de forma espatulada y los dos posteriores de forma orbicular, están atravesados por cinco nervaduras principales que se ramifican lateralmente.

La epidermis, superior e inferior, de los pétalos está constituida de una capa de células que llevan en sus membranas externas papilas en forma de conos.



El mesofilo tiene de 1 a 3 capas de células parenquimatosas dispuestas flojamente y con el jugo celular coloreado.

El androceo está formado de 8 u 11 estambres (flores con 1 ó 2 espolones), los cuales están dispuestos en un sólo verticilo (Figs. 3 y 4). Cada estambre consta de un filamento, atravesado por un haz vascular que se extiende hasta la antera, a través del conectivo, y termina cerca del ápice. El haz vascular se halla rodeado de tejido parenquimático.

La epidermis uniseriada del filamento está cutinizada y sus células contienen pigmentos. El parénquima fundamental consta de células isodiametrales homogéneas.

La antera (Fig. Nº 2), está formada por dos tecas que se encuentran unidas entre sí y con el ápice del filamento por el conectivo. Cada una de las tecas tiene dos sacos polínicos.

En corte transversal de una antera madura, antes de la dehiscencia, se notan los siguientes tejidos: una capa epidérmica o exotecio, seguida del endotecio que se ha convertido en el estrato mecánico, integrado por células con zonas o bandas lignificadas, formadas sobre las membranas celulósicas primarias. Engrosamientos similares a los del endotecio se desarrollan por casi todo el parénquima fundamental y sirven para producir la dehiscencia longitudinal de las anteras.

En el interior de los sacos polínicos se encuentran los granos de polen, que son numerosos, alargados, de 30 micras de longitud y de 15 micras de ancho.

El gineceo consta de 3 ó 4 carpelos (Figs. 3 y 4),

(flores con 1 ó 2 espolones), que forman un ovario sincárpico, súpero, con un estilo y un estigma.

El ovario puede ser trilocular o tetralocular, cada lóculo contiene un óvulo unido a la placenta por un funículo. Las capas externa e interna de la pared carpelar están revestidas por una epidermis de células compactas y grandes al exterior, y más pequeñas en el interior de la cavidad ovárica. Entre las epidermis exterior e interior hay un tejido parenquimático, formado por células redondeadas, y recorrido por haces vasculares.

El óvulo es anátropo; la nucela tiene varias capas de células, con los núcleos bien diferenciados y en su ápice se nota el micrópilo. La nucela está rodeada por dos tegumentos, el interno o secundina y el externo o primina. El sistema vascular del óvulo consta de un cordón que penetra por su base, llega a la chalaza, a través del funículo, y se ramifica hacia los tegumentos.

El estilo, en un corte transversal, está formado por una epidermis y de 8 a 10 capas de tejido parenquimatoso. Está provisto de un sólo canal. El tejido que cubre el canal estilar presenta papilas.

El estigma tiene una constitución histológica similar a la del estilo; está compuesto de 3 ó 4 lóbulos estigmáticos, con la epidermis interna glandular y con papilas.

FRUTO Y SEMILLA. El fruto de T. tuberosum es un esquizocarpo formado por 3 ó 4 carpelos, cada uno de los cuales desarrolla y forma un mericarpo indehisciente que contiene una semi-

lla. Al llegar a la madurez se produce la escisión y los mericarpos se separan.

En un corte transversal, los mericarpos son tetragonales (Fig. Nº 10), con tres costillas pronunciadas; cada costilla está atravesada por un haz vascular.

El pericarpio está bien desarrollado y se pueden distinguir el epicarpio, el mesocarpio y el endocarpio.

El epicarpio o epidermis externa, está formado por una capa de células alargadas, con las paredes externas cubiertas de cutícula.

El mesocarpio presenta 1 ó 2 capas subepidérmicas de células pequeñas, seguidas de varios estratos de células parenquimatosas grandes con abundante contenido de almidón, que va disminuyendo hacia las capas internas. Se distinguen también células cuyo contenido, es de color rojizo intenso o café claro.

El endocarpio o epidermis interna se compone de células alargadas, sin inclusiones.

La semilla tiene una cubierta seminal que consta de una capa externa de células grandes, seguida de varias hileras de células aplastadas que contienen almidón y de otra zona de células isodiametrales que muestran un contenido celular rojo brillante, cuando se colorea con safranina. La cubierta seminal está revestida exteriormente por una cutícula.

El endosperma forma la mayor parte de la semilla, consta de células isodiametrales, con las paredes fuertemente engrosadas y contienen granos de aleurona. No se distingue al-

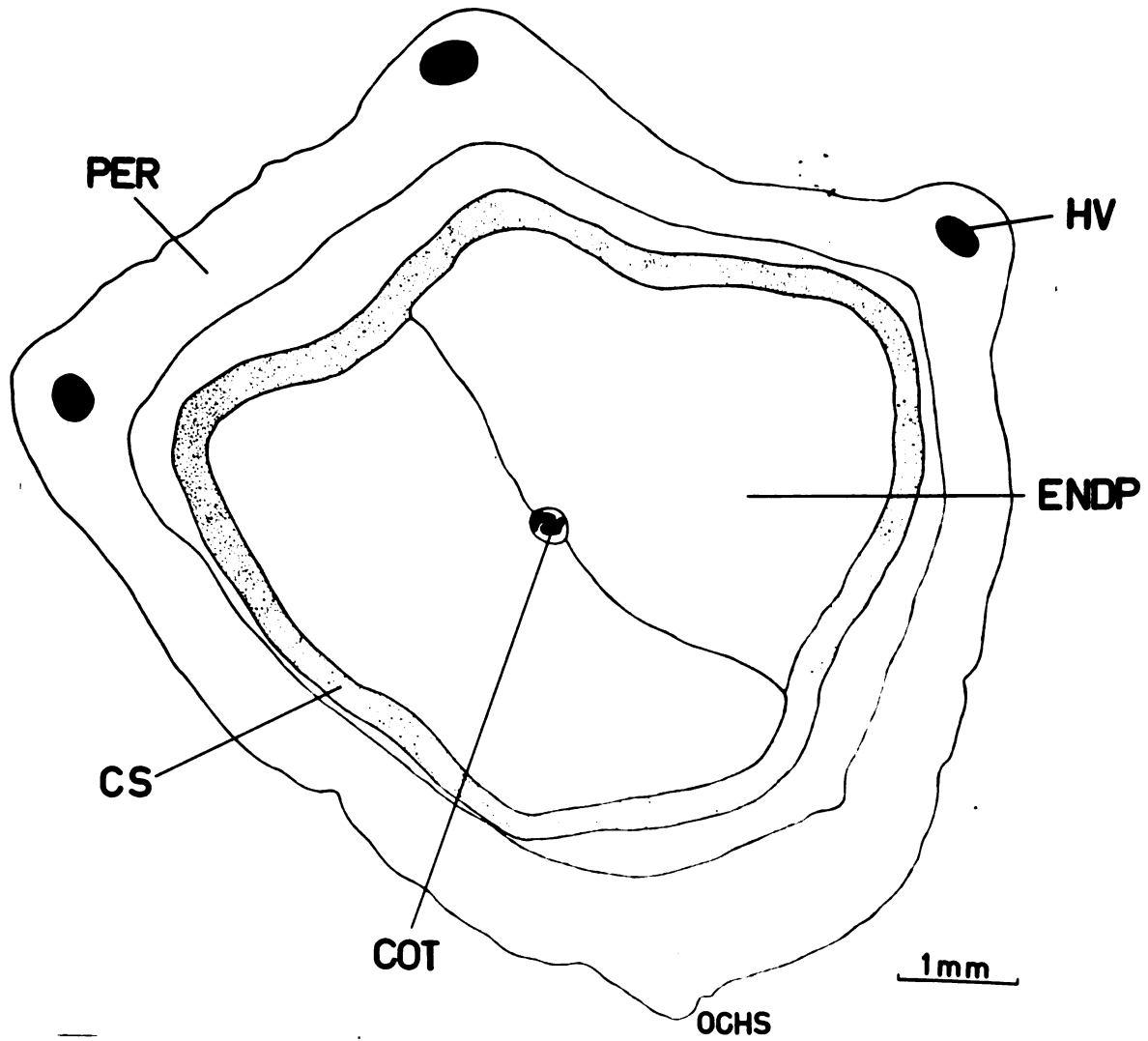


Figura Nº 10.- Esquema del corte transversal de un mericarpo. PER, pericarpio; CS, cubierta seminal; COT, cotiledón; ENDP, endosperma; HV, haz vascular.

midón. Entre las células existen pequeños espacios intercelulares.

El embrión es pequeño, recto, localizado en la región central del endosperma. Está formado por el hipocótilo y dos cotiledones (Fig. Nº 10).

#### ONTOGENIA

TALLO. El desarrollo de la yema terminal da lugar a la formación de nuevos tejidos de tallo y hojas, que tienen su origen en el ápice del brote. El ápice del brote de T. tuberosum tiene forma de cúpula, mide aproximadamente 80 micras de alto y 180 micras de ancho. En corte longitudinal se puede distinguir la túnica, formada por 1 ó 2 capas de células pequeñas que se dividen, predominantemente, según planos anticlinales. La túnica rodea una zona central, el cuerpo, cuyas células se dividen en varios planos. La túnica determina crecimiento en superficie y el cuerpo crecimiento en volumen.

Los ápices vegetativos axilares se forman en conexión con cada primordio foliar.

La yema terminal de T. tuberosum no tiene pronunciada dominancia apical, la planta fácilmente forma yemas y raíces adventicias y emite ramificaciones.

La primera diferenciación del ápice vegetativo es la delimitación de tres regiones distintas: la protodermis que origina el sistema epidérmico; el meristemo fundamental que da lugar a la corteza y a la médula, y el procambium o tejido vascular, que separa los tejidos parenquimáticos de la

corteza y la médula.

El procambium forma un cilindro continuo, con pequeñas proyecciones dentro de la médula. Consta de pequeñas células alargadas, con abundante protoplasma y paredes celulares delgadas. Se distingue de las células de la corteza y de la médula, que son más grandes e isodiametrales.

Los primeros elementos del tejido vascular que se diferencian son las células protoxilemáticas. Aparecen en el interior de las pequeñas proyecciones del cilindro procambial; se las reconoce por los engrosamientos secundarios de sus paredes celulares. Los siguientes elementos del xilema se desarrollan centrífugamente, siendo su orientación endarca. Los elementos protoxilemáticos finales son más grandes que los iniciales. Se caracterizan por sus engrosamientos parietales espirilados y anillados.

En la región externa de la zona procambial se diferencian células de floema, muy parecidas a las células procambiales que las rodean.

Las células de las regiones aún no diferenciadas del cilindro procambial, entre el xilema primario y el floema, presentan una disposición muy regular debido a una serie de divisiones tangenciales, que señalan la iniciación de la actividad cambial. Esta actividad conduce a la formación de un anillo continuo de cambium fascicular.

En este estado de la diferenciación del procambium, se pueden distinguir tres tipos de tejido vascular primario: protoxilema, cambium y floema. Los grupos de floema se ha -

llan situados en la región externa del procambium, determinando haces colaterales.

A continuación los grupos de floema se desarrollan en dirección centripeta y se forman tubos cribosos en el último grupo, constituyendo el metafloema. Según progresa el desarrollo del floema, aumenta la cantidad de protoxilema y su continuo desarrollo determina la formación de metaxilema, con elementos más grandes y de paredes reticuladas.

En el curso de la diferenciación del sistema vascular primario se forman 10 ó 12 haces vasculares y se desarrolla, a través de ellos, un cambium interfascicular.

También, se producen variaciones en la epidermis y la corteza. Las células epidérmicas se cutinizan y se forman células oclusivas.

Debajo de la epidermis hay 1 ó 2 capas de células parenquimáticas, con engrosamientos colenquimatosos en sus ángulos y sobre las paredes radiales y tangenciales. A continuación del colénquima las células son grandes y se distinguen numerosos espacios intercelulares.

La corteza está limitada por una endodermis y, aproximadamente cuando madura el colénquima, se forman las bandas de Caspary.

HOJA. La hoja se origina mediante divisiones periclinales de un grupo de células situadas al lado del meristema apical. Las divisiones celulares determinan la aparición de una pequeña protuberancia lateral, que constituye el primordio foliar. El primordio foliar se alarga y encorva adaxilmen-

te, por crecimiento apical e intercalar, y forma las paredes del primordio correspondientes a la región peciolar y del nervio medio.

A medida que el primordio foliar va alargándose se diferencia el procambium en la parte media y a continuación del procambium del primordio foliar.

El primordio foliar también, aumenta en grosor mediante la actividad del meristemo adaxial, situado debajo de la protodermis adaxial.

El desarrollo de la lámina es iniciado por la actividad de meristemas marginales, que se desarrollan en la parte terminal adaxial del primordio. El meristemo marginal está compuesto de una hilera de células iniciales superficiales o iniciales marginales, que originan la protodermis, mediante divisiones anticlinales; y otra hilera situada debajo de las anteriores o iniciales submarginales que dan origen al meristemo fundamental y al procambium.

A partir de la protodermis se forma la epidermis; el meristemo fundamental produce los tejidos parenquimáticos del mesofilo y el procambium origina los tejidos conductores.

En el curso del desarrollo del mesofilo, las células contiguas a la epidermis superior se alargan y forman el parénquima en empalizada; las restantes células parenquimatosas componen la región esponjosa y son de forma irregular.

La diferenciación de los tejidos conductores del pecíolo y nervaduras es semejante a la del tallo, exceptuando la posición, cantidad y tamaño de los elementos conductores.



En el primordio foliar se distinguen pequeños grupos de células procambiales, rodeadas de parénquima fundamental. Aproximadamente en el centro de los grupos se diferencian algunos elementos de protoxilema. En la región abaxial del procambium aparecen las células iniciales del floema, formando una banda casi continua.

RAIZ. Las raíces se originan en la región del periciclo, en la parte subterránea del tallo, y en los tubérculos. La formación de una raíz adventicia principia con la activación de las células del periciclo, adyacentes a un punto de protoxilema. El proceso de activación es seguido de divisiones radiales y tangenciales en las iniciales de la raíz, formándose un punto vegetativo. El primordio de la raíz se ensancha y alarga, presionando la endodermis y la corteza, hasta producir ruptura o desplazamiento lateral de sus tejidos para dar paso a la raíz.

En una sección transversal, cerca del ápice de la raíz, se distingue: la epidermis, especializada en la formación de pelos radicales, seguida por la corteza, que está separada del cilindro central por una endodermis.

El tejido vascular forma una protostela radial diarca. El xilema es exarco, pues sus elementos maduran en dirección centrípeta. Los dos polos del protoxilema limitan directamente con el periciclo. El metaxilema se diferencia también centrípetamente y forma un cordón de xilema completo, en las primeras fases del desarrollo.

Los primeros elementos protoxilemáticos forman engrosa-

mientos anillados y espirilados, los últimos tienen paredes reticuladas.

El floema primario se dispone radialmente en relación al protoxilema; la diferenciación es **centrípeta**, el protofloema se halla más cerca de la periferia que el metaxilema.

Entre el cordón de xilema primario y los dos grupos de floema se distingue una zona de parénquima fundamental, en la que se diferencia el cambium.

A partir del cambium, se forma un cilindro completo con el xilema situado hacia adentro y el floema hacia afuera. El cambium produce células más rápidamente en la región posterior y así el cilindro se hace simétrico. El tejido secundario producido es colateral, mientras que el primario es radial.

Los elementos del xilema, producidos por el crecimiento secundario, están formados por vasos y parénquima. Los vasos son reticulados y de diferentes dimensiones, los más grandes están situados en la periferia y los más pequeños en la región interna. El parénquima rodea el xilema.

El floema, formado durante el crecimiento secundario, consta de tubos cribosos, células anexas y fibras liberianas.

La expansión del cilindro vascular por crecimiento secundario determina la ruptura y desprendimiento de la corteza; el periciclo se divide y da origen a una peridermis.

ESTOLON Y TUBERCULO. Los estolones se originan de yemas situadas en la axila de los catáfilos, en la parte subterránea del tallo, y se desarrollan en dirección más o menos horizon-

tal, cerca de la superficie del suelo.

En secciones transversales, realizadas en la región apical de un estolón se distinguen tres zonas de tejidos: la protodermis, el procambium y el meristema fundamental.

La protodermis se diferencia en una epidermis constituida por una capa de células de forma cuadrangular. Cerca del ápice las células de la epidermis son alargadas en sentido radial; a mayor distancia del ápice las paredes radiales y tangenciales tienen la misma longitud. Las paredes celulares tangenciales externas están cubiertas de una fina capa de cutícula.

Los tejidos del meristema fundamental forman la corteza, en la región externa del procambium, y la médula, rodeada por el anillo procambial.

El parénquima cortical constituye una banda formada por 7 a 9 capas de células isodiametrales o un tanto alargadas de más o menos 75 micras de diámetro. Las células de la corteza, en contacto con la epidermis, son ligeramente colenquimatosas y alargadas radialmente. Las capas de parénquima cortical, cerca de la endodermis, van disminuyendo progresivamente en tamaño.

Después de la diferenciación de las células de la corteza se forman pequeños espacios intercelulares y casi simultáneamente aparecen los primeros gránulos de almidón localizados, en mayor cantidad, en las capas centrales del parénquima cortical y cerca del procambium.

La médula forma la mayor parte del estolón joven y está

constituída por células isodiametrales de mayor tamaño que las de la corteza, (más o menos 135 micras de diámetro), separadas con espacios intercelulares. En este estado se notan muy pocos granos de almidón, situados cerca del anillo procambial.

El procambium forma un anillo continuo, con pequeñas proyecciones dentro de la médula. Está compuesto de pequeñas células alargadas en sentido tangencial, de paredes delgadas y abundante protoplasma.

Posteriormente las células del procambium se agrandan y originan los elementos del tejido vascular. Los primeros cambios se notan en la región de las proyecciones del procambium dentro de la médula. Los primeros elementos en diferenciarse son las células de xilema, que se reconocen por su mayor tamaño y por los engrosamientos secundarios de sus paredes.

En la parte externa del procambium se diferencian grupos de floema que forman una banda más o menos continua, separada de la endodermis, por una capa de células parenquimatosas de tamaño irregular, el periciclo.

Entre el floema y el xilema hay tejido procambial, que se diferencia en cambium y da lugar a tejido conductor secundario.

Los grupos de tejido vascular forman haces colaterales. El xilema de los haces está limitado a pocos elementos espirilados y reticulados, rodeados de parénquima.

El primer cambio en el estolón, en relación a la forma-

ción del tubérculo, consiste en un ensanchamiento radial de su extremidad; en la región de la médula se produce una activa división celular. A consecuencia de este crecimiento localizado, los elementos vasculares se desvían del curso vertical normal y son forzados a seguir una dirección más o menos oblicua.

Simultáneamente, con las divisiones en la médula, se produce un ensanchamiento tangencial con divisiones radiales en las células de las regiones cortical, perimedular y vascular; al mismo tiempo, las células de la corteza acumulan almidón.

Después de las divisiones celulares en la médula y en la corteza, las zonas pericíclica y perimedular se convierten en las regiones de mayor actividad de crecimiento.

El periciclo que rodea los grupos de floema primario se divide y agranda rápidamente y produce acumulación de almidón en sus células.

La actividad del periciclo produce separación de los grupos de floema y en las áreas intermediarias se originan grupos adicionales.

Al principio del desarrollo, la endodermis separa la corteza de la zona pericíclica externa pero desaparece en estados más avanzados.

En el anillo vascular la división celular es limitada y determina la dispersión tangencial de los elementos del xilema y la separación radial del protoxilema, respecto al metaxilema.

Las células de la epidermis del tubérculo forman paredes anticlinales, seguidas de divisiones periclinales para compensar el creciente aumento de tamaño del tubérculo.

#### VARIABILIDAD

Estos estudios tienen un carácter preliminar, y tienden a aclarar los puntos más esenciales. La alta variabilidad de T. tuberosum requiere un estudio más detenido. Aquí se ha trabajado, por limitaciones materiales, con muestras pequeñas, intentando descubrir métodos de trabajo, y los resultados obtenidos son de valor limitado, pero se espera que den guía para trabajos futuros.

CLASIFICACION DE LOS CLONES. En el estudio de la variabilidad de T. tuberosum se ha tratado de tomar en cuenta aquellos caracteres que ofrecen una mayor constancia y fácil identificación.

Las diferencias en la morfología, como forma y tamaño de los tubérculos, tipo de "ojos" y su color, son caracteres importantes para la identificación de clones.

La coloración de los tubérculos es muy variable; oscila desde el casi blanco hasta el rojo violáceo o morado oscuro, pasando por colores intermedarios como el amarillo azufre, amarillo oscuro, anaranjado, rojo violeta claro, etc.

Los clones empleados en este trabajo fueron clasificados en cinco grupos, tomando en consideración la distribución topográfica de las antocianinas en los tubérculos:

Primer grupo C1, comprende los tubérculos en los que no se distingue ninguna coloración dada por antocianinas. El color de los tubérculos es uniforme y varía desde el casi blanco, amarillo claro, amarillo oscuro hasta el anaranjado. En algunos casos se ha observado que los brotes de los tubérculos de este grupo presentan antocianinas (Fig. Nº 11).

Segundo grupo C2, los tubérculos del segundo grupo tienen los "ojos" pigmentados con antocianinas. La pigmentación en algunos casos afecta la epidermis y la corteza, pero generalmente se extiende hasta la médula. El resto del tubérculo es pigmentado como los del primer grupo (Fig. Nº 11).

Tercer grupo C3, los tubérculos de este grupo tienen los "ojos" pigmentados con antocianinas y también toda la epidermis o parte de ella es coloreada, de manera más o menos uniforme, con antocianinas.

Cuarto grupo C4, los tubérculos de este grupo tienen los "ojos" pigmentados con antocianinas y sobre un fondo amarillo o amarillo verdoso se distinguen franjas coloreadas con antocianinas sobre el resto del tubérculo. El color de las franjas afecta sólo la epidermis (Fig. Nº 11).

Quinto grupo C5, está formado por T. tuberosum var. pilifera. Los tubérculos se caracterizan por su color blanco en el extremo distal y el resto del tubérculo está pigmentado de lila o morado. Algunos de los tubérculos de este grupo están completamente pigmentados de lila o morado. Además de la coloración los tubérculos se distinguen por ser encorvados y tener raicillas filamentosas que nacen de los "ojos" (Fot. Nº 2 y Fig. Nº 11).



Figura N° 11.- Esquemas de tubérculos de *T. tuberosum*, pertenecientes a algunos de los grupos descritos en el texto.



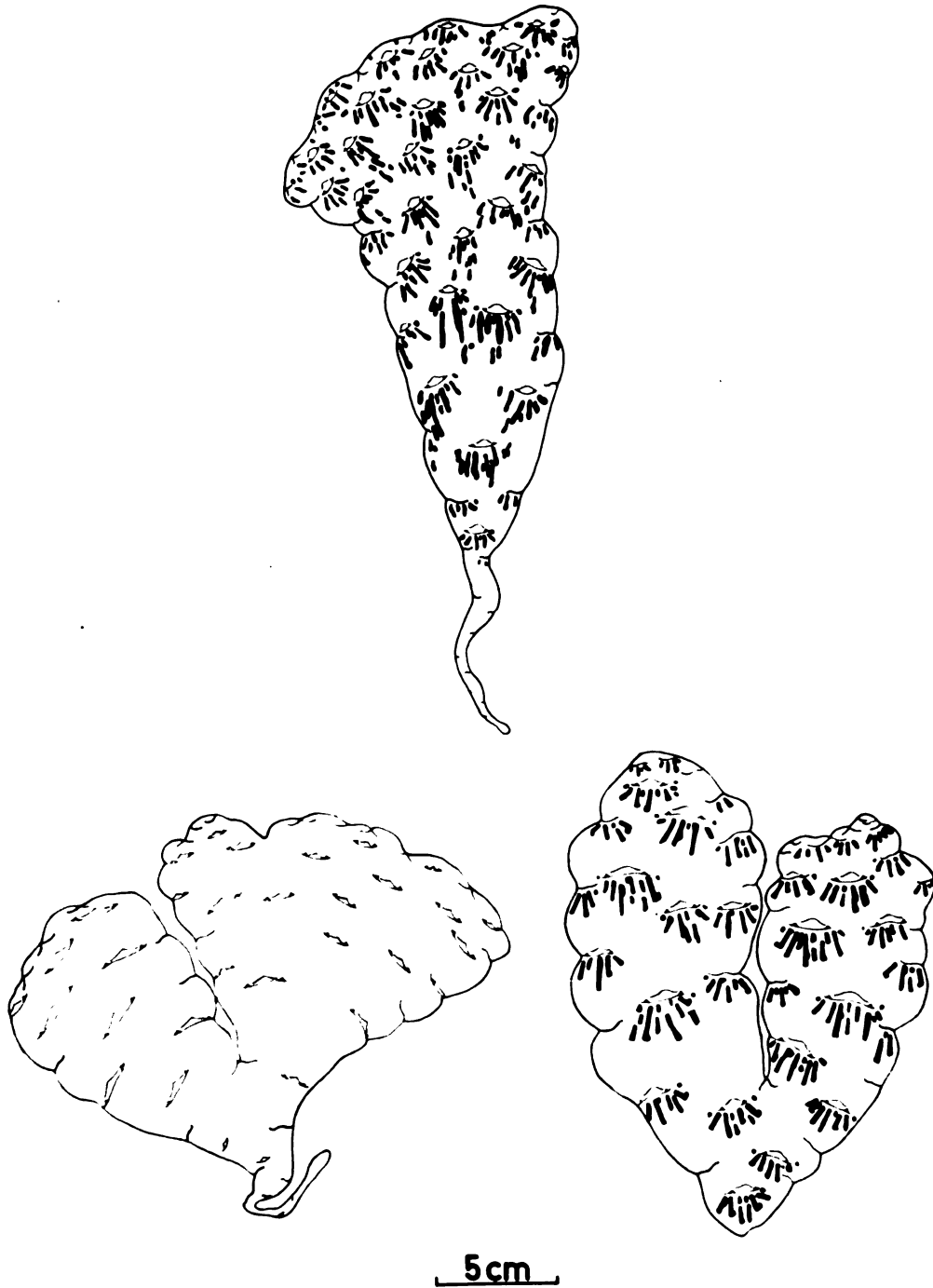


Figura N° 12.- Esquemas de tubérculos, fasciado (arriba) y fasciado-ramificados (abajo).



Fotografía Nº 2.- Tubérculos de T. tuberosum var. pillifera, pertenecientes al grupo C5.

Basándose en los anteriores cinco grupos, es posible caracterizar diferentes clones dentro de esos grupos, empleando otras características como la intensidad de coloración, forma del tubérculo; tamaño y forma de los "ojos", etc.

En relación a la forma, los tubérculos pueden ser cónicos, cilíndricos o casi esferoidales, presentándose formas intermedias. También es frecuente encontrar tubérculos fasciados así como fasciados ramificados (Fig. Nº 12).

Los tallos aéreos presentan mucha variación en el color. En las observaciones realizadas se ha podido notar que, en general, la coloración del tubérculo corresponde a la del tallo aéreo,

DETERMINACION DE LA GRAVEDAD ESPECIFICA. Se determinó la gravedad específica en diez tubérculos de algunos clones. Los promedios de estas determinaciones se incluyen en la Tabla Nº 1.

Los datos de la Tabla Nº 1 representan la gravedad específica de los 24 clones utilizados en el estudio.

Los valores de la gravedad específica son relativamente bajos en comparación con los de la papa, que de acuerdo a Kelly (24), varían de 1.050 a 1.110.

Es de hacer notar que los tubérculos de algunos clones presentan numerosos espacios intercelulares llenos de aire que alteran la determinación de la gravedad específica. Por esta razón los valores obtenidos pueden ser relativamente bajos.

TABLA N° 1. Promedio de valores de la gravedad específica en veinticuatro clones de T. tuberosum.

Clon	Promedio Gravedad específica	Clon	Promedio Gravedad específica
C1N	1.010	C3G	1.020
C1P	1.010	C3J	1.020
C1Q	1.010	C4I	1.020
C3B	1.010	C5J	1.020
C5L	1.010	C1JA	1.030
C1B	1.010	C3F	1.030
C1S	1.010	C4G	1.030
C2G	1.010	C2F	1.040
C4B	1.020	C2E	1.040
C4Y	1.020	C5F	1.040
C1E	1.020	C2B	1.050
C1L	1.020	C3I	1.050

NUMERO DE "OJOS" DE LOS TUBERCULOS. Se ha tratado de relacionar el número de "ojos" de los tubérculos con el peso de los mismos. Con este objeto se ha calculado un índice, que resulta de dividir el peso de cada tubérculo (en gramos) por el número de "ojos" del mismo. Por consiguiente, el índice expresa la relación peso de tubérculo por cada "ojo".

En el gráfico N° 1 se puede observar la variación del índice en once plantas diferentes de T. tuberosum. Cada planta representa un clon distinto. Se han incluido los valores correspondientes a diez tubérculos por planta.

También, se ha calculado el coeficiente de correlación "r", en algunos de los clones de T. tuberosum, con objeto de tener una medida del grado de relación lineal que existe entre las variables peso de tubérculo y número de "ojos" del mismo.

Los datos obtenidos se anotan en la Tabla N<sup>o</sup> 2.

TABLA N<sup>o</sup> 2. Coeficientes de correlación "r" entre el peso y el número de "ojos" de los tubérculos, de dieciséis clones de T. tuberosum.

Clon	Coeficiente de correlación "r"
C2F1	0.93 ++
C5L	0.90 ++
C5A	0.86 ++
C2A	0.83 ++
C3J	0.80 ++
C4F	0.80 ++
C4O	0.80 ++
C1AA	0.80 ++
C1X	0.70 +
C3A	0.66 +
C1Q	0.60
C5F	0.50
C2BI	0.50
C5C	0.42
C2J	0.37
C4I	0.20

++ = Significativo al 1% de probabilidad o altamente significativo.  
+ = Significativo al 5% de probabilidad.

Los valores de los coeficientes de correlación hallados oscilan entre 0.93, que indica una correlación muy fuerte y 0.20, que indica una correlación débil. Sería interesante repetir el trabajo bajo un diseño estadístico adecuado.

RENDIMIENTO DE LOS CLONES. Los 77 clones de T. tuberosum, empleados en el estudio fueron cultivados en el Volcán Irazú, en un suelo aparentemente uniforme.

Cada clon está representado por diez plantas que fueron plantadas juntas. Aunque la distribución de los clones

fue al azar, por falta de repeticiones no es posible someter los datos de rendimiento a un análisis estadístico.

El promedio de rendimiento de las diez plantas de cada clon figura en la Tabla No. 3. Además, se anotaron datos del número promedio de tubérculos por planta y también el peso promedio de éstos.

Los clones están agrupados de acuerdo a la clasificación en grupos, basada en la coloración (C1, C2, C3, C4 y C5). Dentro de cada grupo se agruparon los clones según el peso promedio de rendimiento.

Como puede apreciarse, hay clones con rendimientos parecidos como los C3J y C3F, sin embargo, los pesos promedio de los tubérculos son diferentes.

TABLA N° 3. Pesos promedio de diez plantas de cada clon, en gramos; número promedio de tubérculos por planta y peso promedio por tubérculo, en gramos.

Clon	Peso promedio por planta.	Promedio N° tubérculos por planta.	Peso promedio de un tubérculo.
CLG	505	12	42
CLAA	517	15	33
CLI	617	18	34
CLR	625	18	34
CLJA	655	12	55
CLX	746	37	20
CLW	802	13	61
CLF	933	12	78
CLJB	968	20	48
CLB	1,013	19	53

Clon	Peso promedio por planta.	Promedio N° tubérculos por planta.	Peso promedio de un tubérculo.
C1K	1,144	17	67
C1H	1,156	14	83
C1E	1,170	18	65
C1L	1,210	36	33
C1AI	1,454	23	63
C1O	1,500	30	65
C1A	1,505	25	60
C1S	1,510	44	34
C1Z	1,556	28	55
C1P	1,565	26	60
C1U	1,702	27	63
C1C	1,873	33	57
C1Q	2,105	37	56
C2H	232	5	47
C2P	431	8	54
C2O	511	19	27
C2N	909	18	51
C2L	1,125	18	63
C2M	1,157	32	36
C2A	1,160	30	37
C2F	1,423	23	62
C2B	1,520	23	63
C2D	1,672	21	79
C2G	1,768	25	71
C2I	1,800	28	64
C2K	1,848	33	56
C2C	1,875	26	70
C2E	2,000	24	83
C2J	2,563	33	78
C3D	731	14	52
C3C	796	18	44
C3G	817	16	51
C3E	986	14	70
C3A	1,290	20	75
C3J	1,600	48	35
C3B	1,680	21	80
C3F	1,781	23	77
C3I	2,244	37	61
C4J	218	7	31
C4K	555	10	56

---

Clon	Peso promedio por planta.	Promedio Nº tuber- culo por planta.	Peso promedio de un tubérculo.
C4D	584	7	31
C4A	592	13	46
C4G	680	10	68
C4C	1,074	14	76
C4W	1,080	20	54
C4E	1,110	16	69
C4I	1,200	22	55
C4S	1,454	15	97
C4R	1,478	21	70
C4F	1,481	23	64
C4H	1,518	23	66
C4L	1,577	20	79
C4B	1,610	29	56
C4P	1,927	23	84
C4Q	2,130	30	69
C4U	2,138	27	79
C4V	2,196	35	63
C4M	2,626	37	70
C4O	2,630	28	94
C4X	3,424	37	93
C5J	286	10	29
C5F	310	6	51
C5G	400	7	57
C5L	550	15	37
C5K	599	37	36
C5E	790	17	55
C5H	905	19	47

---

---



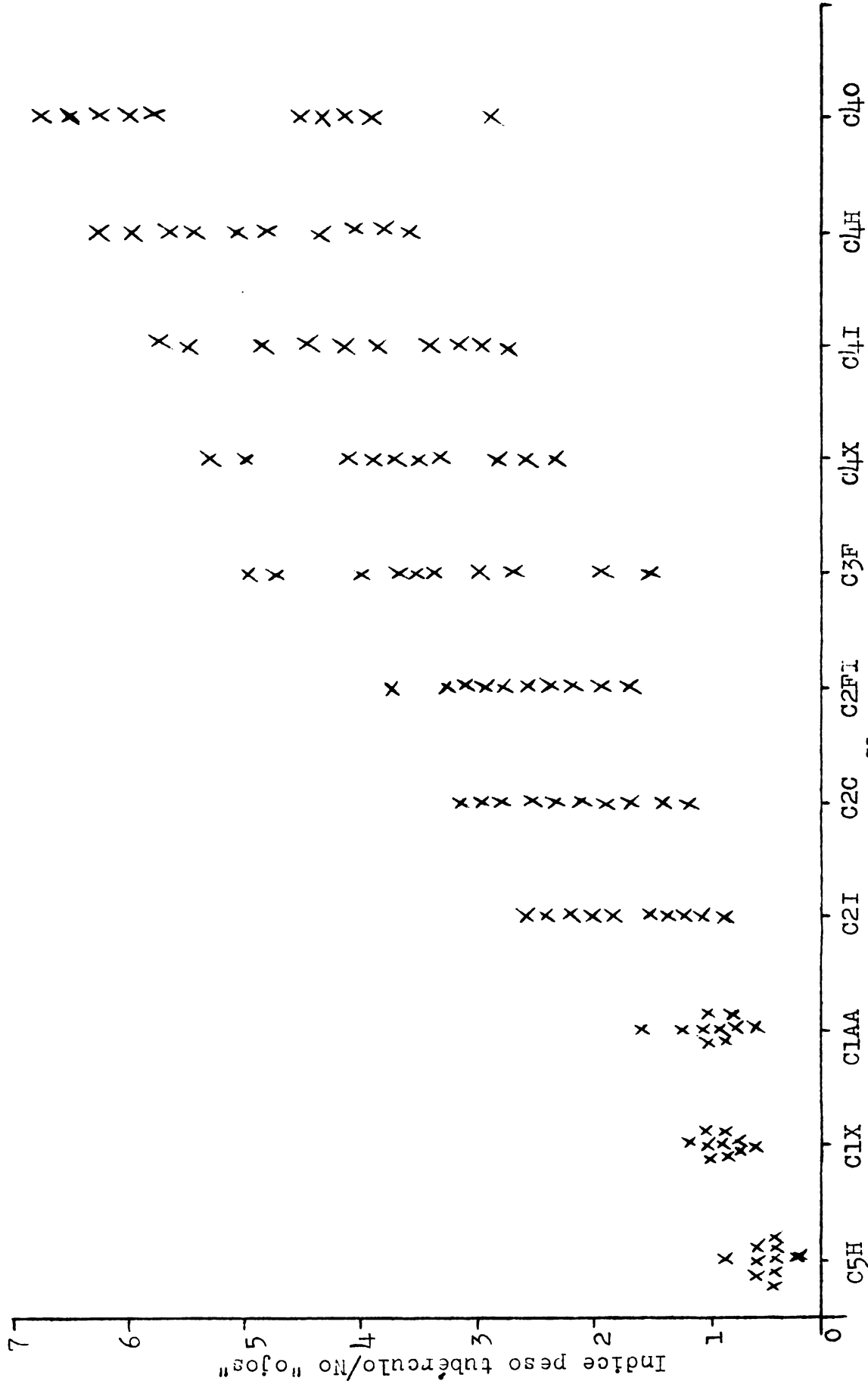


Gráfico No 1.- Variación del índice peso tubérculo (gramos)/número de "ojos", de las plantas de T. tuberosum, pertenecientes a 11 clones.

## RESUMEN Y CONCLUSIONES

Del estudio de la morfología, anatomía y variabilidad de Tropaeolum tuberosum R. et P., se ha llegado a las siguientes conclusiones:

1. El crecimiento del vástago de Tropaeolum tuberosum parte del ápice que mide, aproximadamente, 80 micras de altura y 140 micras de ancho, y da lugar a la formación de tallos y hojas. En corte transversal del tallo, después del crecimiento secundario, se distinguen los siguientes tejidos: epidermis, colénquima, corteza, endodermis, periciclo, cilindro vascular y médula. En relación al concepto de estela el tallo es una sifostonela ectofloemática. Los tallos y los tubérculos tienen marcada tendencia a la fasciación.

2. Las hojas son peltadas con la base transversalmente truncada. Se han encontrado hojas trilobadas, tetralobadas y pentalobadas. La lámina foliar tiene una estructura anatómica típica de las hojas de simetría bifacial.

3. Tropaeolum tuberosum, tiene un sistema caular de raíces adventicias. En un corte transversal de la raíz se notan los siguientes tejidos: rizodermis, corteza, endodermis, periciclo y cilindro central. En relación al concepto de estela la raíz es una protostela diarca.

4. Los estolones son de origen caular y su estructura anatómica es similar a la del tallo.

5. Los tubérculos son tallos modificados, en cuyo interior se acumula materiales de reserva. El tejido vascular es similar al del tallo aéreo, pero proporcionalmente se forma

mayor cantidad de floema que xilema. Se encuentra mayor cantidad de almidón en la corteza que en la médula. Los gránulos de almidón son pequeños (10 a 15 micras de diámetro) y tienen forma esférica.

6. Las flores son zigomorfas con 1 ó 2 espolones de naturaleza axial. El número de órganos florales varía con el número de espolones.

7. El fruto es un esquizocarpo, formado por 3 ó 4 mericarpos, que se separan al llegar a la madurez.

8. Es posible clasificar los clones en grupos, basándose en la distribución de las antocianinas en los tubérculos y en otras características como la forma, tipo de "ojos", etc.

9. La gravedad específica de veinticuatro clones estudiados osciló entre 1.010 a 1.050.

10. La relación de peso a número de "ojos", parece ser relativamente constante dentro de cada clon, o sea que a mayor peso de tubérculo existe mayor número de "ojos".

11. Los coeficientes de correlación "r", entre el peso y el número de "ojos" de los tubérculos, en dieciséis clones de T. tuberosum, oscilaron entre 0.93 a 0.20. Sería interesante repetir el trabajo, bajo un diseño estadístico adecuado.

12. Se ha podido notar una gran variabilidad en el rendimiento de las plantas estudiadas, no así como en el número de tubérculos por planta y el peso promedio de los tubérculos.

## SUMMARY AND CONCLUSIONS

The study of the morphology, anatomy and variability of Tropaeolum tuberosum R. et P. yielded the following results:

1. The apical bud (meristem), which measures about 80 microns in height and 140 microns in width, produces the stem and leaves of Tropaeolum tuberosum. In a cross section of the stem, after the secondary growth has come to rest, the following tissues can be distinguished: epidermis, colenchyma, cortex, endodermis, pericycle, vascular cylinder and pith. According to the stelar concept, the stem is a ectophloic siphonostele. Stems and tubers show a marked tendency towards fasciation.

2. The leaves are peltated, with their base transversally truncated. They can be trilobated, tetralobated or pentalobated. The blade exhibits the typical anatomical structure of that of a bifacial leaf.

3. The species Tropaeolum tuberosum has a caulinar system of adventitious roots. In a cross section of a root the following tissues are present: rhizodermis, cortex, endodermis, pericycle and central cylinder. According to the stelar concept, the root is a diarch protostele.

4. The stolons are of caulinar origin and their anatomical structure is similar to that of a stem.

5. The tubers are modified stems, in the interior of which reserve materials accumulate. Their vascular tissue is similar to the one of an areal stem but proportionally more phloem is formed than xileme. There exists a larger amount of

starch in the cells of the cortex than in the pith. The starch grains are small (10 to 15 microns in diameter), and have a round shape.

6. The flowers are zygomorphous, with one or two spurs of axial nature. The number of members of the flowers varies according to the number of spurs.

7. The fruit is a schizocarp formed by 3 to 4 mericarps, which separate upon reaching maturity.

8. It is possible to classify the clones into several groups according to the distribution of the anthocyanins over the tubers, using also other characteristics, such as form of the tubers, type of "eyes", etc.

9. The specific gravity of 24 clones studied, varied between 1.010 and 1.050.

10. The correlation between tuber weight and number of "eyes" per tuber seems to be relatively constant within a given clone; this means that the bigger the weight of the tuber, the greater the number of "eyes".

11. The coefficient of correlation, "r", between weight and number of "eyes" of the tubers, varied between 0.93 and 0.20 in 16 clones of Tropaeolum tuberosum. It would be interesting to repeat this work using an adequate statistical design.

12. Among the different plants studied, large differences in the total yield were found, but smaller ones referring to number of tubers and the average tuber weight per plant.

## LITERATURA CITADA Y CONSULTADA

1. ARTSCHWAGER, ERNST F.. Anatomy of the potato plant; with special reference to the ontogeny of the vascular system. *Journal of Agricultural Research* 14(6):221-252. 1918.
2. BLOOD, P. T. & PRINCE, F. S. Cooking quality of potatoes. *New Hampshire Agricultural Experiment Station , Bulletin* 324:26-35. 1940.
3. BOIS, DESIRE G. Les plantes alimentaires chez tous les peuples et á travers les ages. Paris, Paul Lechevalier, 1927. v. 1, pp. 77-79.
4. BUKASOV, S. M. The cultivated plants of México, Guatemala, and Colombia. 15. Tubérculos de la zona de la papa. (Original no disponible para consulta; traducción del ruso por V. Gheorghianov en: León, Jorge, Cárdenas, Martín & Orbegoso, Guillermo. Estudios sobre tubérculos alimenticios de los Andes. Comunicaciones de Turrialba no. 63:33-41. 1958.
5. CARDENAS, MARTIN. Plantas alimenticias nativas de los Andes de Bolivia. *Folia Universitaria* (Universidad de Cochabamba, Bolivia). 2(2):36-51. 1948.
6. \_\_\_\_\_ Estudios sobre tubérculos alimenticios de los Andes. II. Informe sobre trabajos hechos en Bolivia sobre oca, ulluco y mashua. *Comunicaciones de Turrialba* no. 63:5-21. 1958.
7. COBO, BERNABE. Historia del Nuevo Mundo. Sevilla, 1891-93. (Original no disponible para consultar; citado por Yacovleff & Herrera (36) ).
8. COCHRAN, W. G. & COX, G. M. Experimental designs. 2nd. ed. New York, John Wiley & Sons, Inc. 1957. 611 p.
9. COOK, O. F. El Perú como centro de domesticación de plantas y animales. Versión castellana del Servicio de Traducciones del Museo Nacional. No. 1. Lima, Imprenta del Museo Nacional. 1937. 41 p.
10. CORE, EARL L. Plant taxonomy. Englewood Cliffs, N. J., Prentice-Hall, 1955. 459 p.
11. DARLINGTON, C. D. & WYLIE, A. P. Chromosome atlas of flowering plants. 2nd. ed. London, George Allen & Unwin Ltd., 1955. 519 p.

12. DOROSHENKO, A. V., CARPETCHENKO, H. D. & NESTEROV, H. I. Influencia de la longitud del día en la producción de tubérculos en papas y otras plantas. Bulletin of Applied Botany, Genetics & Plant Breeding, Leningrad 23(2):31-60. 1930. (Original no disponible para consulta; traducción del resumen en inglés en: León, Jorge, Cárdenas, Martín & Orbegoso, Guillermo. Estudios sobre tubérculos alimenticios de los Andes. Comunicaciones de Turrialba no. 63:45. 1958).
13. EAMES, ARTHUR J. & Mac DANIELS, LAURENCE H. An introduction to plant anatomy. 2nd. ed. New York, Mc Graw-Hill Book Company, Inc., 1947. 427 p.
14. ESAU, KATHERINE. Anatomía vegetal. Versión española por José Pons Rosell. Barcelona, Ediciones Omega, S. A., 1959. 729 p.
15. ESCOBAR V., ISMAEL. Régimen pluviométrico de Bolivia (estudio preliminar). La Paz, Bolivia, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Colonización, 1948. 57 p.
16. \_\_\_\_\_ Contribución al estudio del tiempo en Bolivia. La Paz, Bolivia, Ministerio de Agricultura, Ganadería y Colonización, 1943. 52 p.
17. GREENWOOD, M. L. & OTHERS. The relationship of the specific gravity of six varieties of potatoes to their maliness as assessed by sensory methods. American Potato Journal 29(8):192-196. 1952.
18. HARDENBURG, E. V. Potato production. New York, Comstock Publishing Co., 1949. pp. 229-231.
19. HAYWARD, HERMAN E. Estructura de las plantas útiles. Versión española por Ovidio Núñez. Buenos Aires, Editorial Acme, 1953. 667 p.
20. HEINZE, P. H. & OTHERS. Variations in specific gravity of potatoes. American Potato Journal 29(2):31-37. 1952.
21. HERRERA, FORTUNATO L. Sinopsis de la flora del Cuzco. I. Parte sistemática. Lima, San Martí & Co., 1941. 529 p.
22. \_\_\_\_\_ Plantas alimenticias y condimenticias indígenas del departamento del Cuzco. Perú, Dirección General de Agricultura, Boletín 16(48-51):173-195. 1943.

23. HODGE, W. H. Algunos tubérculos olvidados. Medellín, Colombia, Facultad Nacional de Agronomía. Revista 6(22):1-17. 1946.
24. KELLY, W. C. & SMITH, O. Specific gravity determination as an aid in research. American Society for Horticultural Science. Proceedings 44:329-333. 1944.
25. LAWRENCE, GEORGE H. Taxonomy of vascular plants. New York, Macmillan Co., 1951. 823 p.
26. LEON, JORGE, CARDENAS, MARTIN & ORBEGOSO, GUILLERMO. Estudios sobre tubérculos alimenticios de los Andes. Comunicaciones de Turrialba no. 63:49. 1958.
27. PEREZ ARBELAEZ, E. Plantas útiles de Colombia; ensayo de botánica colombiana aplicada. Bogotá, Imprenta Nacional, 1947. 537 p.
28. RAZUMOV, V. Influencia de la longitud del día en la formación de tubérculos. Bulletin of Applied Botany, Genetics & Plant Breeding, Leningrad 27(5):3-46. 1931. (Original no disponible para consulta; traducción del resumen en inglés en: León, Jorge, Cárdenas, Martín & Orbegoso, Guillermo. Estudios sobre tubérculos alimenticios de los Andes. Comunicaciones de Turrialba no. 63:42-44. 1958).
29. SASS, JOHN E. Botanical microtechnique. 3rd. ed. Ames, Iowa State College Press, 1958. 228 p.
30. VANASSE, N. A. & OTHERS. Specific gravity-dry matter relationship in potatoes. American Potato Journal 28(12):781-791. 1951.
31. VAVILOV, N. I. Estudios sobre el origen de las plantas cultivadas. Versión española por Felipe Freier. Buenos Aires, Acme Agency, 1951. 185 p.
32. \_\_\_\_\_ The origin, variation, immunity and breeding of cultivated plants. Translated from the Russian by K. Starr Chester. Waltham, Mass., Chronica Botánica Co., 1951. 364 p.
33. VEGA, GARCILASO DE LA. Comentarios reales. Primera Parte. Lisboa, 1609. Segunda Parte. Córdoba, 1617. (Original no disponible para consultar; citado por Yacovleff & Herrera (36)).



34. WEBERBAUER, AUGUST. El mundo vegetal de los Andes peruanos; estudio fitogeográfico. Lima, Perú, Estación Experimental Agrícola de La Molina, 1945. 776 p.
35. WETTSTEIN, R. Tratado de botánica sistemática. 4a. ed. Traducido por P. Font Quer. Barcelona, Editorial Labor, S. A., 1944. 1039 p.
36. YACOVLEFF, E. & HERRERA, F. L. El mundo vegetal de los Andes peruanos. Revista del Museo Nacional (Perú) 4(1):31-102. 1934-1935.