

Influencia del Fotoperíodo en el Crecimiento y Formación de Tubérculos de Ulluco (*Ullucus tuberosus*, Basellaceae), Oca (*Oxalis tuberosa*, Oxalidaceae) y Añu (*Tropaeolum tuberosum*, Tropaeolaceae)¹

R. Kalliola*, P. Jokela*, L. Pietilä*, A. Rousi*, J. Salo*, M. Yli-Rekola*

ABSTRACT

The influence of day length on the growth and tuberization of three Andean tuber crops ulluco, oca and añu was analysed in different light regimes. Ulluco forms aerial stolons in short days (SD) (≤ 12 h), and individuals developed in SD are also shorter, form more shoots (a higher number of shoot apices), have larger leaves and tend to be more trailing than those grown in long days (LD) (> 12 h). Flowering seems to be inhibited in SD. Some clones of ulluco showed promise for tuber production in LD; height of the plant, number of shoot apices, luxuriance and both length and width of the leaves correlated positively with tuberization in LD. In oca, the leaves are longer in SD than in LD plants, but none of the aerial shoot characters studied in añu showed reactions to different light regimes. SD tuberization was satisfactory in all species.

INTRODUCCION

Ulluco (*Ullucus tuberosus* Loz), oca (*Oxalis tuberosa* Mol) y añu (*Tropaeolum tuberosum* Ruiz & Pav) son plantas tuberosas andinas relativamente poco conocidas. Estas especies han sido cultivadas desde la antigüedad en la región andina; y se conocen algunas variedades de las mismas (6, 12, 13, 14, 15, 21, 22, 39). Estas plantas se han cultivado con éxito en otras áreas del mundo de allí la importancia de los estudios básicos sobre su variabilidad y biología en general.

Actualmente, el ulluco es cultivado desde el norte de Argentina hasta Colombia (42) y Venezuela (5). Por su parte, la oca se cultiva desde el norte de Argentina y Chile hasta Venezuela (23, 28, 40), en algu-

COMPENDIO

Se analizó la influencia del fotoperíodo en el crecimiento y formación de tubérculos de las plantas andinas ulluco, oca y añu, al cultivar estas especies bajo diversas proporciones de luz y oscuridad. Las plantas de ulluco sometidas a las condiciones de día corto (SD) (≤ 12 h) desarrollan estolones aéreos, hojas más largas, anchas y gruesas, un mayor número de ápices vegetativos; pero vástagos más bajos y decumbentes, con respecto a las plantas cultivadas bajo condiciones de día largo (LD) (> 12 h). Algunos clones de ulluco en LD presentaron un gran desarrollo de tubérculos, lo cual se correlacionó positivamente con la longitud del vástago, exuberancia, así como longitud y ancho de las hojas. La floración de las plantas en SD parece estar inhibida. La oca presenta una mayor longitud de las hojas bajo condiciones de SD. En cambio en el añu, el fotoperíodo no influye en las características del vástago estudiadas. Todas las especies desarrollaron un mayor número de tubérculos bajo las condiciones SD. La variación entre los clones cultivados fue mayor en el ulluco que en las otras dos especies.

nas zonas de México (8), sur de Europa y Nueva Zelandia (22, 23). La región del cultivo de añu se extiende desde el norte de Argentina ($23^{\circ}30'$) hasta Colombia y Ecuador (10). Esta planta también se cultiva en México (43).

La domesticación de las especies mencionadas no se conoce exactamente, pero se supone que tienen su origen en la región del Altiplano de Perú y Bolivia (14, 15). El ancestro del ulluco es *Ullucus aborigineus* Brück (5), el cual crece en Bolivia, Argentina y Perú. En la región del Altiplano se encuentran ullucos silvestres (7, 21, 24) posiblemente pertenecientes a la misma especie, aunque en su mayoría podrían ser plantas provenientes de cultivos. El origen del añu es la variedad silvestre, que crece en Ecuador, Perú y Bolivia (17, 20). Aún cuando el origen exacto de la oca se desconoce (8, 11), Macbride (25) menciona sobre su recolección en regiones de origen, sin embargo éstas podrían ser solamente plantas provenientes de cultivos.

El origen del ulluco, la oca y el añu se ha establecido en regiones cercanas al Ecuador, lo que indica que estas especies están adaptadas a condiciones de

¹ Recibido para publicación el 15 de marzo 1988

Agradecemos a A. Kasvi por su ayuda en el trabajo de cultivo; a J. Rosales y I. de la Rosa por la revisión del manuscrito. El estudio fue financiado por la Academia de Finlandia y el Fondo de la Universidad de Turku. La traducción del finlandés al español fue realizada por M. Gradistanac.

* Departamento de Biología Universidad de Turku SF-20500 Turku Finlandia.

crecimiento de día corto (SD = "short day"; ≤ 12 h); por ello se puede presumir que estas plantas presenten características excepcionales en su crecimiento, bajo condiciones de días más largos (LD = "long day"; > 12 h).

Los cultivos experimentales del ulluco bajo condiciones LD, realizadas en algunos países europeos, han producido bajos rendimientos y los tubérculos se forman en el último período del verano (18, 41, 44). Lo mismo ocurre con el cultivo de la oca (8), aunque Herklots (12) menciona que ésta ha producido cantidades apreciables de tubérculos en invernaderos en Inglaterra; también se dice que la planta produce tubérculos en Nueva Zelanda. Herklots señala de la misma manera, que el año produce tubérculos en Inglaterra, en donde la especie tiene un uso ornamental. Sin embargo, ninguna de las tres especies ha sido exitosa en cultivos permanentes fuera de su región de origen.

Los cultivos bajo condiciones LD producen pocos tubérculos, pues la producción depende del fotoperiodo. El ulluco está adaptado a un período de 10 horas de luz, condición necesaria para una producción óptima de tubérculos (22, 33). Kay (18) menciona que la oca requiere un período de luz de nueve horas para la formación óptima de tubérculos, mientras que en el año este período de luz es de 10-12 horas (18, 33). El ulluco requiere de un período de cultivo de cuatro a seis; la oca de ocho meses y el año siete meses (18).

En el presente estudio se describe el crecimiento y la formación de los tubérculos de ulluco, oca y año en cultivos bajo condiciones SD y LD. Esta última condición, resulta de cultivar las plantas bajo el régimen de luz natural presente en el ambiente. El estudio es parte de un extenso programa de la Universidad de Turku, cuyo objetivo principal es investigar la biología básica de estas plantas (29, 34, 35, 36). El objetivo de nuestros estudios posteriores será la investigación de los factores que intervienen tanto en la floración y formación del fruto del ulluco, así como la variabilidad de la oca y el año bajo diferentes condiciones de crecimiento.

MATERIALES Y METODOS

El material estudiado proviene de las localidades peruanas Puno, Juliaca y Cuzco y crece en alturas que se ubican entre los 3 000 y 4 000 metros sobre el nivel del mar. Ante el período de cultivo se extiende de seis a siete meses (7, 22). El material está representado por 17 grupos de origen con caracterís-

ticas diferentes (34, 36). Cada grupo incluye varios clones pertenecientes probablemente a un mismo cultivo; se enumeraron un total de 288 clones.

Los tubérculos se cultivaron en el jardín botánico de la Universidad de Turku (Fig. 1). La temperatura promedio diaria en Turku alcanza valores mayores a 10°C aprox. durante cuatro meses del año (2), período óptimo para el cultivo y crecimiento de las plantas (período de cultivo). Sin embargo, este período óptimo de cultivo, ha sido alargado mediante la utilización de dos tipos de invernadero, uno con luz artificial controlada (Philips floralux 40 W) y otro en condiciones no controladas.

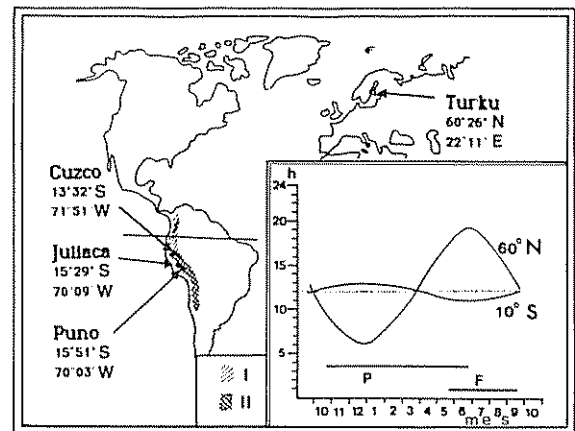


Fig. 1 Lugares de origen del material de estudio y ubicación de la ciudad de Turku. I = región de cultivos de ulluco, oca y año; II = región de cultivo de ulluco y oca. La figura también muestra la duración de la luz solar (h/día) en latitudes 10°S y 60°N (I), y los períodos de cultivo en Perú (P) y Finlandia (F).

En varios experimentos las plantas fueron pre-cultivadas en pequeñas macetas de plástico o barro, luego fueron transplantadas al suelo en el invernadero no controlado o en campo. El suelo utilizado es de tipo arcilloso (Cuadro 1) y su composición química es más fértil que en la región de origen.

En el tratamiento de SD se cubrieron las plantas con un plástico negro, lo cual produjo un incremento en la temperatura interior de $4-5^{\circ}\text{C}$ con respecto al exterior. El tratamiento LD consistió en someter a las plantas bajo condiciones naturales de luz (14-20 horas de luz).

Experimentos

Experimento 1: Influencia del tratamiento de SD sobre los vástagos y la formación de tubérculos. Se

Cuadro 1. Análisis químico del suelo en los experimentos y en un campo de ulluco en Perú (Huasac, Departamento Cuzco, 13° 30'S, 71° 40'W). n = número de muestras.

Experim.	n	Conductividad	pH	Ca'	K'	P''	Mg'	N
		10 x mS/cm		mg/l	mg/l	mg/l	mg/l	mg/l
1	3	3.0-4.2	7.5-7.6	5500-6000	280-490	45-60	255-270	20-56
2	1	6.0	5.2	2000	520	16	290	145
4	1	4.8	6.5	2300	325	17	285	85
Perú	7	0.9-3.7	4.8-5.3	350-1250	70-380	2-7	40-215	?

' intercambiable.

'' soluble

precultivaron durante dos meses los clones de los diversos grupos de origen (10 a 30 clones por cada grupo de origen, y una a dos plantas por clon); y posteriormente se transplantaron al invernadero no controlado donde recibieron el tratamiento SD a los 15 meses del trasplante. Se evaluaron dos veces las características del vástago: al iniciarse el tratamiento ("LD") y un mes después de su aplicación ("SD"). Los tubérculos se colectaron a los seis meses de iniciarse el cultivo.

Experimento 2: Cultivo en el campo bajo el régimen natural de luz (LD). Los tubérculos fueron cultivados bajo condiciones naturales; las características del vástago se evaluaron a los dos meses y los tubérculos se cosecharon a los cuatro meses.

Experimento 3: Influencia de la duración del tratamiento SD sobre formación de tubérculos. El tratamiento SD (invernadero no controlado) se aplicó en ullucos del clon Juliaca-0317, durante 1.5; 2.5 y 3.5 meses. En cada grupo los tubérculos se colectaron a los cuatro meses de iniciarse el cultivo.

Experimento 4: Influencia del fotoperíodo en algunos clones de ulluco. Estacas de cuatro clones de ulluco (20 estacas por clon) fueron precultivadas y transplantadas a un suelo arenoso en el invernadero no controlado. Las plantas experimentales recibieron al cabo de 15 meses el tratamiento SD; se comparan las características del vástago y la tuberización con plantas control no sometidas al tratamiento.

Las observaciones sobre la influencia del fotoperíodo en el vástago están basadas en evaluaciones cuantitativas y cualitativas (Cuadro 2) realizadas durante la estación de crecimiento. Las informaciones sobre las hojas están basadas en medidas de las tres hojas más grandes cada planta. Las pruebas estadísticas utilizadas incluyen análisis de variancia (Anova; 1 vía), prueba de Kruskal-Wallis y correlación de Spearman y se realizaron a través de los programas del paquete estadístico BMDP (9).

RESULTADOS

Ulluco

En el Cuadro 3 se comparan las características del vástago de ullucos cultivados en el invernadero bajo condiciones SD y LD. Los resultados demuestran que los vástagos en SD son más bajos, pero el número de ápices es mayor; las hojas son más anchas, largas y gruesas. La relación entre el largo y el ancho de éstas permanece constante.

Comparando las características de los vástagos en el experimento 1 antes del tratamiento de SD con aquéllas un mes después, y con el experimento 2, se demuestra que los vástagos en SD presentan una mayor decumbencia y numerosos estolones aéreos (Cuadro 4). Las hojas en SD son de mayor tamaño, aunque en el campo, éstas eran más largas que en SD.

Los ullucos desarrollan muchas flores bajo LD, tanto en el campo como en el invernadero. En el ex-

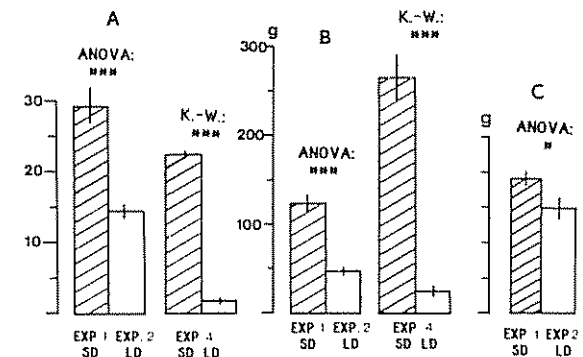


Fig. 2. Ulluco, producción de tubérculos en tratamientos de SD y LD de los experimentos 1 (SD, invernadero no controlado, N = 88), 2 (LD, en el campo, N = 76) y 4 (SD y LD, invernadero no controlado, N = 66). A = número de tubérculos; B = peso total de los tubérculos; C = peso promedio de los tubérculos.

Cuadro 2. Clasificación de las características de los vástagos en las diferentes especies.

Característica	Ulluco	Oca	Añu
Exhuberancia	1-3 (todas las especies: poco desarrollo-bien desarrollado)	1-3	1-3
Grado de decumbencia	1-4 (recto-rastrero)	-	-
Forma de la planta	- (de crecimiento bajo-erecto)	1-3	-
Color del tallo	1-3 (claro-rojo)	1-5 (verde-rojo oscuro)	1-4 (verde-negro)
Papiloidad del tallo	1-5 (ausente-abundante)	-	-
Cantidad de estolones aéreas	1-5 (ausente-abundante)	-	-
Presencia de tallos fasciculados	- (ausente-abundante)	1-3	-
Pubescencia del tallo	- (ausente-abundante)	1-3	-
Pubescencia de las hojas	- (ausente-abundante)	1-3	-
Rugosidad de las hojas	1-3 (lisa-rugosa)	-	-
Color de la cara superior de las hojas	-	1-3 (amarillento-rosado)	1-3 (amarillento-rosado)
Presencia de manchas en las hojas*	1-2 (ausentes-manchadas)	-	-
Color de la cara inferior de las hojas	1-6 (todas las especies: verde-violeta)	1-3	1-3

* Infección por virus?

perimento 1 las plantas no florecieron luego de iniciarse el tratamiento SD, aunque lo hicieron antes de éste. En el tratamiento de SD la abscisión de las flores fue más rápida.

Al comparar la producción de tubérculos en cultivos de SD y LD se observa una menor cosecha en LD (Fig. 2). En días largos existe una correlación positiva ($r = 0.484^*$) entre el número de clones que forman tubérculos y el peso promedio de los mismos (Fig. 3). Las diferencias entre los clones en general eran grandes; las mismas, en cuanto a la producción de tubér-

culos en LD, también pueden ser grandes dentro de un sólo grupo de origen (Fig. 4).

En el Cuadro 5 se muestran las correlaciones entre el número y peso total de los tubérculos producidos con las características del vástago. El largo del vástago, el número de los ápices, el ancho de las hojas y la exhuberancia de la planta se correlacionan positivamente con ambos factores, mientras que la rugosidad de las hojas muestra una correlación negativa. La producción de los tubérculos es mayor cuando el tratamiento SD es aplicado en plantas más jóvenes (Fig. 5).

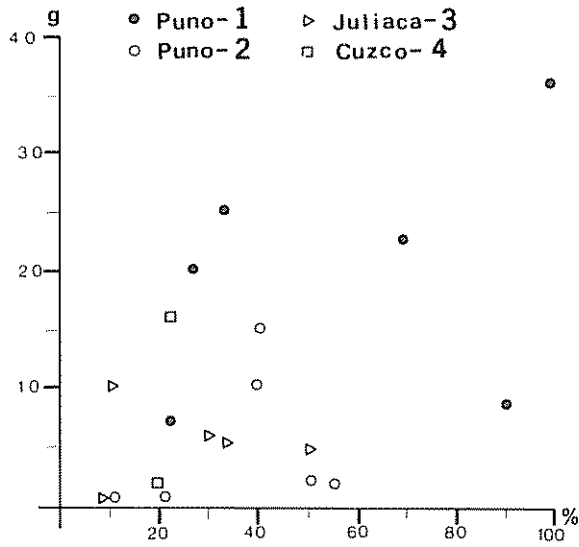


Fig. 3 Ulluco, producción de tubérculos en cultivos de LD en el experimento 4. Cada punto representa un clon (N = 27-58). Eje X: el porcentaje de plantas que produjeron tubérculos; eje Y: producción promedio de tubérculos por planta

Cuadro 3. Ulluco, características del vástago (promedio \pm S.E.) en los tratamientos de SD y en LD (experimento 4). La significación de las diferencias entre tratamientos fue probada por análisis de variancia: - ($P > 0.1$), o ($P \leq 0.1$), * ($P \leq 0.05$), ** ($P \leq 0.01$) y *** ($P \leq 0.001$).

	SD	LD	Significación
Altura de la planta (cm)	35.7 \pm 0.7	52.8 \pm 1.2	***
Número de ápices	15.3 \pm 0.7	14.0 \pm 0.7	**
Peso fresco del vástago (g)	242 \pm 11	227 \pm 11	-
Largo de las hojas (mm)	56.1 \pm 0.8	45.7 \pm 0.8	***
Ancho de las hojas (mm)	58.9 \pm 0.8	46.8 \pm 0.7	***
Relación largo: ancho de las hojas	0.96 \pm 0.01	0.98 \pm 0.01	-
Grosor de las hojas (mm)	1.22 \pm 0.02	1.16 \pm 0.02	**
N	186	187	

Oca

Comparando las características de los vástagos antes del tratamiento de SD con aquéllas un mes después, y con el experimento 2, se demuestra que las hojuelas intermedias de las hojas trifoliadas se han alargado durante el tratamiento (Cuadro 6), y también el porte de la oca es más erecto.

En nuestros experimentos la oca floreció esporádicamente, por lo tanto no fue posible evaluar la importancia del fotoperíodo en su floración.

Contrario a lo que ocurre en SD y en LD la oca no desarrolla tubérculos (Fig. 6) aunque los tallos subterráneos presentan engrosamientos

Año

En general, las características estudiadas del vástago no presentan diferencias con respecto a los tratamientos de SD aplicados (Cuadro 7). Sin embargo, en el cultivo del invernadero no controlado algunas características (largo y ancho de hojas, color del tallo, exuberancia) presentan variaciones de otro tipo.

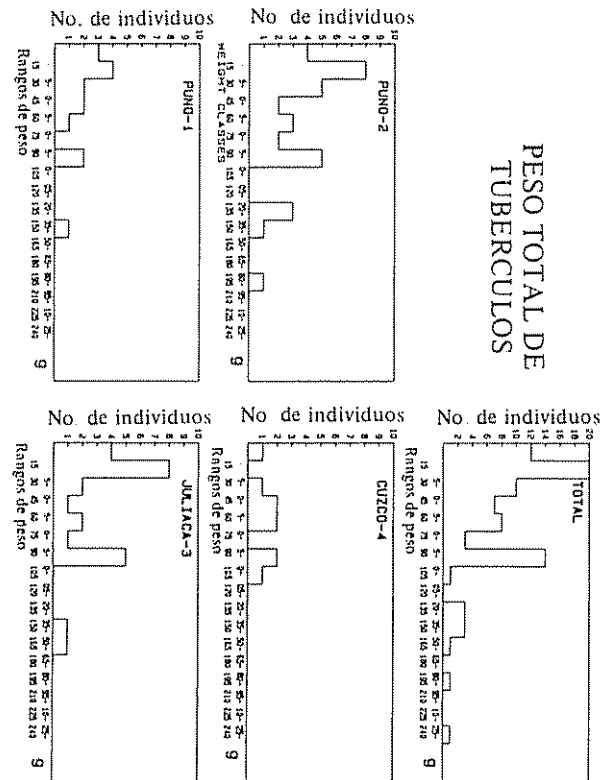


Fig. 4. Ulluco, producción de tubérculos de diferentes grupos de origen en el experimento 2 (LD en campo). Cada individuo representa un clon

Puesto que en el caso del año sólo 10 individuos desarrollaron flores, no es posible concluir sobre el efecto del fotoperiodo en la floración.

En LD la formación de tubérculos se encuentra en la mayoría de los casos inhibida (Fig. 7). Algunas plantas de año en LD presentan engrosamiento de sus raíces y los tubérculos producidos son largos, delgados y suaves. Los tubérculos de SD son claviformes y duros.

DISCUSION

Los resultados indican una evidente dependencia de las tres especies por el fotoperiodo, tanto en las características del vástago como en la producción de los tubérculos. En los cultivos de SD los ullucos son más decumbentes y cortos que en LD y sus hojas son de mayor tamaño. Muchos estolones aéreos se forman en SD sin embargo, el ulluco no florece. Los vástagos de LD son de porte erecto y fuerte. La cosecha en SD resulta hasta diez veces más grande que en LD. Las diferencias entre clones diferentes son grandes en la producción de tubérculos en LD. La producción de tubérculos es mayor cuanto más tiempo las plantas puedan crecer bajo la influencia de la inducción necesaria para la formación de los mismos. Nuestras observaciones son parecidas a observaciones anteriores sobre la respuesta del ulluco al fotoperiodo (27, 33)

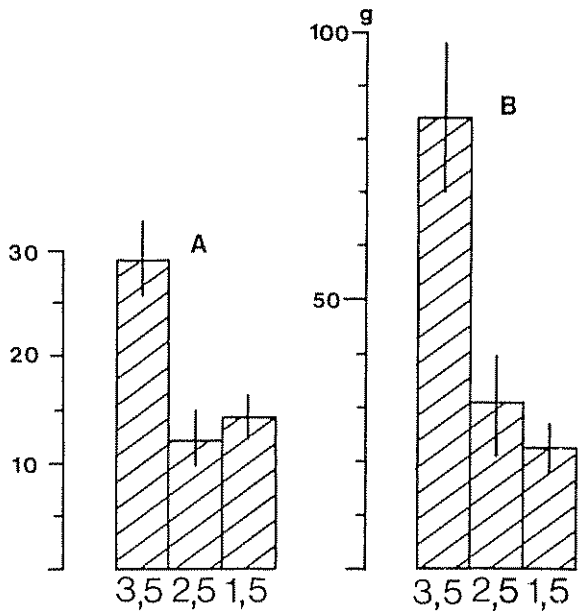


Fig 5 Ulluco, influencia de la duración del tratamiento SD (números indican meses) sobre la producción de tubérculos en el experimento 3 (invernadero no controlado; N = 11 en cada tratamiento). A = número de tubérculos; B = peso total de los tubérculos

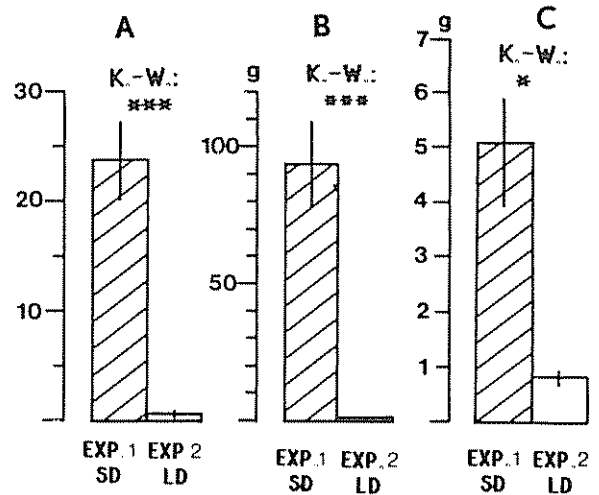


Fig 6 Oca, producción de tubérculos en cultivos SD en invernadero no controlado (experimento 1, N = 39) y en cultivos LD en el campo (experimento 2, N = 50). A = número de tubérculos; B = peso total de los tubérculos; C = peso promedio de los tubérculos

Los vástagos de oca y año responden menos a los cambios del fotoperiodo que los de ulluco, aunque las hojuelas intermedias de oca son en SD más largas que en LD. La influencia del fotoperiodo en la formación de los tubérculos es muy evidente en ambas especies, siendo la producción de tubérculos en LD casi totalmente inhibida. Las plantas de SD produjeron

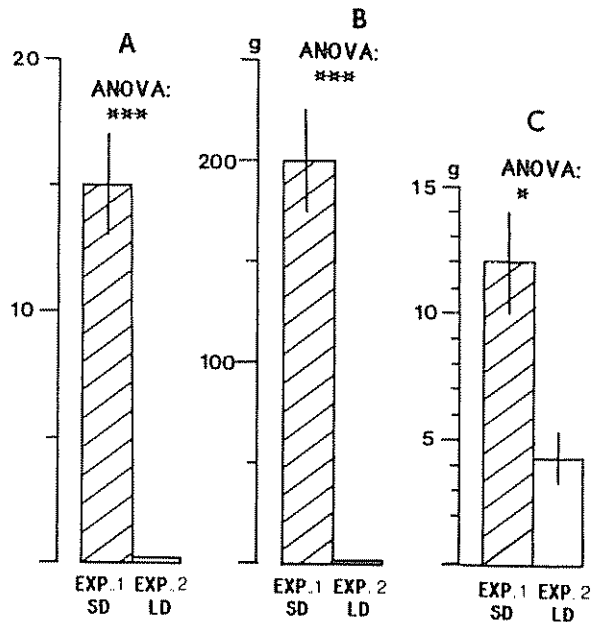


Fig 7 Año, producción de tubérculos en cultivos SD en invernadero no controlado (experimento 1; N = 28) y en cultivos LD en el campo (experimento 2, N = 49). A = número de tubérculos; B = peso total de los tubérculos; C = peso promedio de los tubérculos

Cuadro 4. Ulluco, características del vástago (promedio \pm S.E.; en características clasificadas mediana \pm "error pseudoestandarizado" (9)) en los experimentos 1 (primero LD, luego SD; invernadero no controlado) y 2 (LD, en campo). La significación de las diferencias entre tratamientos fue probada por análisis de variancia: o utilizando la prueba de Kruskal-Wallis (K). Símbolos - Cuadro 3.

	Exp. 1		Exp. 2	Significación	
	LD (A)	SD (B)	LD (C)	A-C	B-C
Características medidas					
Altura de la planta (cm)	17.4 \pm 0.8	22.0 \pm 1.0	22.5 \pm 0.7	(***)	-K
Número de ápices	13.5 \pm 1.1	24.1 \pm 2.1	20.9 \pm 1.7	(***)	-
Longitud de estolones aéreos (cm)	0.1 \pm 0.1	6.3 \pm 0.6	0.0 \pm 0.0	-K	**K
Largo de las hojas (mm)	31.6 \pm 1.2	41.0 \pm 1.2	46.7 \pm 1.5	***	**
Ancho de las hojas (mm)	29.2 \pm 1.1	37.6 \pm 1.1	39.5 \pm 1.1	***	-
Relación largo: ancho de las hojas	1.1 \pm 0.0	1.1 \pm 0.0	1.2 \pm 0.0	***	***
Grosor de las hojas (mm)	1.14 \pm 0.03	1.14 \pm 0.02	0.89 \pm 0.02	***	***
Características clasificadas					
Exhuberancia	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.0	-K	-K
Grado de decumbencia	1.0 \pm 0.0	3.0 \pm 0.3	1.0 \pm 0.0	*K	**K
Color del tallo	3.0 \pm 0.0	3.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.3	**K	-K
Papilosidad del tallo	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.3	1.0 \pm 0.3	-K	-K
Cantidad de estolones aéreos	1.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.3	1.0 \pm 0.0	-K	**K
Rugosidad de las hojas	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	-K	-K
Presencia de manchas en las hojas	1.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	**K	-K
Color de la cara inferior de las hojas	3.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	-K	-K
N	78	75	75		

una cosecha suficiente de tubérculos. La variabilidad genética de nuestro material experimental de oca y ñuño por su parte no ha sido tan grande como la del ulluco, y en ello podrían radicar las pocas diferencias encontradas entre clones diferentes en la formación de tubérculos en LD.

Un importante estudio referente a las reacciones de estas tres especies con el fotoperiodo es el de Rasumov (33). Sus resultados indican que el ulluco no forma tubérculos en LD, pero su floración es abundante. En el régimen diario de 10 horas los ullucos no florecen, pero forman muchos tubérculos. En el régimen de 12 horas las plantas florecen y también producen tubérculos. Las ocas de LD son erectas y con hojas grandes. En plantas SD el tallo principal detiene su crecimiento vertical, los tallos secundarios casi no forman hojas nuevas, sino que también el crecimiento de las hojas anteriores es inhibido. Se forman ramas alargadas, postrantes, con hojas reducidas. Cuando estas ramas alcanzan el suelo, forman un tubérculo translocando o reservas de nutrimentos al mismo. Rasumov hizo además varios experimentos en los cuales modificaba el régimen de luz durante la estación del crecimiento; los vástagos reaccionan rápidamente a estos cambios.

Cuadro 5. Ulluco, correlaciones entre las características del vástago (correlación de Spearman) y el número y producción de tubérculos en el experimento 2 (LD, en campo). Símbolos - Cuadro 3.

	Número de tubérculos	Producción de tubérculos
Altura de la planta	0.487 ***	0.555 ***
Número de ápices	0.622 ***	0.540 ***
Largo de las hojas	0.289 *	0.393 **
Ancho de las hojas	0.364 **	0.416 ***
Grosor de las hojas	-0.090	0.107
Exhuberancia	0.437 ***	0.498 ***
Grado de decumbencia	0.061	-0.057
Color del tallo	0.081	-0.015
Papilosidad del tallo	0.055	0.095
Rugosidad de las hojas	-0.222 °	-0.254 *
Color de la cara inferior de las hojas	0.010	-0.016

Cuadro 6. Oca, características del vástago (promedio \pm S.E.; en características clasificadas mediana \pm "error pseudoestandarizado") en los experimentos 1 (primero LD, luego SD; invernadero no controlado) y experimento 2 (LD, en campo). Símbolos - Cuadros 3 y 4.

	Exp. 1		Exp. 2	Significación	
	LD (A)	SD (B)	LD (C)	A-C	B-C
Características medidas					
Altura de la planta (cm)	28.4 \pm 1.6	54.0 \pm 2.1	55.7 \pm 1.9	(***)	-
Número de tallos	2.8 \pm 0.3	3.0 \pm 0.2	3.5 \pm 0.3	(-)	-
Largo de hojuelas intermedias (mm)	21.8 \pm 0.6	26.6 \pm 0.5	24.4 \pm 0.4	***K	***
Características clasificadas					
Exhuberancia	3.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.3	-K	-K
Forma de la planta	2.0 \pm 0.3	3.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.3	-K	**K
Color del tallo	2.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.3	-K	-K
Presencia de tallos fasciculados	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	-K	-K
Pubescencia del tallo	2.0 \pm 0.0	3.0 \pm 0.3	2.5 \pm 0.3	-K	-K
Pubescencia de hojas	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.0	-K	-K
Color de la cara superficial de las hojas	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	1.0 \pm 0.0	*K	-K
Color de la cara inferior de las hojas	2.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.3	-K	oK
N	44-45	45	44		

Estos resultados demuestran que las reacciones de ulluco, oca y ñu a los cambios del régimen del día son un fenómeno completo que afecta desde las hojas a las estructuras subterráneas, como en el caso de la papa (*Solanum tuberosum*) (16, 19, 37). Se conoce que en experimentos *in vitro* con ulluco el aumento de citoquinina y benzaldehído promueven la tuberización en LD (3).

En nuestros experimentos hemos observado que las estacas colectadas de individuos bajo tratamiento SD generalmente forman pequeños tubérculos a expensas de la degradación de la parte aérea. Las estacas de individuos de LD desarrollan un vigoroso sistema radical.

En estudios con la papa se ha observado un evidente antagonismo entre el crecimiento de las partes terrestres del vástago y la producción de tubérculos: cuanto mayor es la cosecha de tubérculos, menores son las partes terrestres del vástago (4, 31). Nuestros resultados con ullucos cultivados en LD fueron diferentes ya que el largo del vástago, el número de los ápices y la exhuberancia se correlacionaron positivamente con una buena cosecha de tubérculos. Un vástago grande mejora la cosecha de tubérculos. Esto mismo indican también algunos experimentos con la papa (30). Rasumov (33) señala que para una cosecha

características del vástago y la inflorescencia hasta la producción de los tubérculos. La información diaria probablemente se transmite hormonalmente desde las óptima de tubérculos es mejor dejar que las plantas presenten un buen desarrollo de la parte aérea bajo LD antes de comenzar con el tratamiento de SD.

Es interesante hacer comparaciones entre los estudios referentes a la dependencia de ulluco, oca y ñu al fotoperiodo con la subespecie *andigena* de papa (*Solanum tuberosum* ssp. *andigena*). La papa ssp. *andigena* es una planta de día corto, pero con selección en series e hibridación controlada se han podido seleccionar en relativamente poco tiempo, variedades que en LD producen tubérculos (26, 32, 38). La selección de variedades de papas de LD indica la gran variabilidad genética de papa *andigena* en sus características intrínsecas que son dependientes del fotoperiodo. Igualmente, nosotros esperamos que se puedan seleccionar variedades de ulluco, oca y ñu, que en LD serían capaces de producir tubérculos. Ello exige tanto la selección en grandes series de diferentes variedades, como el uso de hibridación controlada. El trabajo de selección es en todos los casos problemático por la falta de suficiente conocimiento acerca de la inflorescencia y la producción de semillas de las especies. En nuestros estudios posteriores trataremos de aumentar la información sobre estos aspectos.

Cuadro 7. Año, características del vástago (promedio \pm S.E.: en características clasificadas mediana \pm "error pseudoestandarizado") en los experimentos 1 (primero LD, luego SD; invernadero no controlado) y experimento 2 (LD, en campo). Símbolos - Cuadros 3 y 4.

	Exp. 1		Exp. 2	Significación	
	LD (A)	SD (B)	LD (C)	A-C	B-C
Características medidas					
Número de ápices	18.1 \pm 1.5	36.6 \pm 4.0	26.6 \pm 4.0	(-K)	(-K)
Número de tallos	4.9 \pm 0.7	1.8 \pm 0.5	1.5 \pm 0.2	(***K)	-
Largo de las hojas (cm)	25.9 \pm 0.8	30.2 \pm 0.9	38.2 \pm 2.1	K	***K
Ancho de las hojas (mm)	33.3 \pm 0.9	38.7 \pm 1.2	50.5 \pm 2.8	***K	***K
Relación largo: ancho de las hojas	0.8 \pm 0.0	0.8 \pm 0.0	0.8 \pm 0.0	-	-
Características clasificadas					
Exhuberancia	2.0 \pm 0.6	2.0 \pm 0.6	3.0 \pm 0.0	*K	**K
Color del tallo	3.0 \pm 0.0	2.0 \pm 0.6	2.0 \pm 0.0	***K	-K
Color de la cara inferior de las hojas	2.0 \pm 0.3	1.0 \pm 0.3	2.0 \pm 0.3	-K	-K
N	17-18	16-18	10-18		

LITERATURA CITADA

- AMIRAN, D.H.K.; SCHICK, A.D. 1961 Geographical Conversion Tables International Geographical Union. Zürich. 315 p.
- ANON. 1983. Almanakka 1984. Universidad de Helsinki; Weilin & Göös. Espoo. 72 p.
- ASAHIRA, I.; NITSCH, J.P. 1968. Tuberization *in vitro*. *Ullucus tuberosus* et Dioscorea. Bulletin Société Botanique de France 115:345-352.
- BAIJAL, B.D.; KUMAR, P.; ALKA; SIDDIGUI, M.A. 1983. Interaction of growth regulators and photoperiods on growth, flowering, stolon development, tuber initiation and yield of potato (*Solanum tuberosum* L.). Indian Journal of Plant Physiology 26(1):61-67.
- BRÜCHER, H. 1967. *Ullucus aborigeneus* spec. nov., die Wilform einer Andinan Kulturpflanze. Berichte der Deutschen Botanischen Gesellschaft 80:376-381.
- BRÜCHER, H. 1977. Tropische Nutzpflanzen. Ursprung, Evolution und Domestication. Springer Verlag. 529 p.
- CALZADA, J.; MANTARI, C. 1954. Cultivo y variedades del olloco en Puno. Vida Agrícola (Perú) 31:139-144; 143-144.
- CIRF; IBPGR. 1982. Descriptores de oca. Roma, Italia, International Board for Plant Genetic Resources (IBPGR). 23 p.
- DIXON, W.J.; BROWN, M.B. 1979. BMDP-79; Bio-medical computer programs; P-series. Ca. University of California Press. 880 p.
- FERNANDEZ, J. 1973. Sobre la dispersión meridional de *Tropaeolum tuberosum* R.P. Boletín de la Sociedad de Argentina de Botánica 15(1):106-112.
- GIBBS, P.E. 1976. Studies on the breeding system of *Oxalis tuberosa* Mol. Flora oder Allgemeine Botanische Zeitung 165:129-138.
- HERKLOTS, G.A.C. 1972. Vegetables in South-East Asia. Hong Kong, George Allen & Unwin Ltd. 525 p.
- HERRERA, 1942. Plantas endémicas domesticadas por los antiguos peruanos. Revista del Museo Nacional 11(1):25-30.
- HODGE, W.H. 1946. Three neglected Andean tubers. Journal of the New York Botanical Garden 47: 214-224.
- HODGE, W.H. 1951. Three native tuber foods of the High Andes. Economic Botany 5:185-201.
- HUSSEY, G.; STACEY, N.J. 1984. Factors affecting the formation of *in vitro* tubers of potato (*Solanum tuberosum* L.). Annals of Botany 53:565-578.

17. JOHNS, I.; TOWERS, G.H.N. 1981. Isocyanates and thioureas in enzyme hydrolysates of *Tropaeolum tuberosum*. *Phytochemistry* 20(12):2 687-2 689.
18. KAY, D.E. 1973. Root crops. London, Tropical Products Institute Crop and Product Digest no. 2 245 p.
19. KUMAR, O.; WAREING, P.F. 1973. Studies of tuberization in *Solanum andigena* L. Evidence for the existence and movement of a specific tuberization stimulus. *New Phytologist* 72:283-287.
20. LEON, J. 1958. Estudios sobre tubérculos alimenticios nativos de la región andina. *Comunicaciones de Turrialba* 63:1-4.
21. LEON, J. 1964. Plantas alimenticias andinas. Lima, Perú, IICA Boletín Técnico 6. 85 p.
22. LEON, J. 1967. Andean tuber and root crops: origin and variability. *Tropical root and tuber crops. In Proceedings of an International Root Crop Symposium. Trinidad & Tobago* p 118-123.
23. LOOSER, G. 1954. La oca (*Oxalis*) cultivada en Chile. *Revista Argentina de Agronomía* 21(2):61-68.
24. MACBRIDE, J.F. 1937. Flora of Peru. Chicago, Field Museum of Natural History Botanical Series 13(2) Part 3, Publication 370. 661 p.
25. MACBRIDE, J.F. 1949. Flora of Peru. Chicago, Field Museum of Natural History. Botanical Series 13(2) Part 3, Publication 622 777 p.
26. MUÑOZ, F.J.; PLAISTED, R.L. 1961. Yield and combining abilities in andigena potatoes after six cycles of recurrent phenotypic selection for adaptation to long day conditions. *American Potato Journal* 58:469-479.
27. NITSCH, J.P. 1970. Formation de stolons de tubercules chez *Ullucus tuberosus*. Rôle de la photoperiode. *Bulletin Société Botanique de France* 117:493-498.
28. OBREGOSO ALVAREZ, G. 1960. Estudio sobre la oca (*Oxalis tuberosa* Mol) con especial referencia a su estructura y variabilidad. *Agronomía (Peru)* 27(1):28-38.
29. PIETILA, L.; JOKELA, P. 1988. Cultivation of minor tuber crops in Peru and Bolivia. *Journal of Agricultural Science in Finland* 60:87-92.
30. POHJAKALLIO, O.; SALONEN, A.; ANTTILA, S. 1957. Analisis of earliness in the potato. *Acta Agricultura Scandinavica* 7:361-388.
31. PUROHIT, A.N. 1970. The qualitative and quantitative photoperiodic response of indian potato varieties. *New Phytologist* 69:521-527.
32. RASCO, E.T.; PLAISTED, R.L.; EWING, E.E. 1980. Photoperiod response and earliness of *S. tuberosum* spp andigena after six cycles of recurrent selection for adaptation to long days. *American Potato Journal* 57:4 335-4 447.
33. RASUMOV, V. 1932. Influence of alternate daylength on tuber formation. Leningrad, R.S.F.S.R. *Bulletin of Applied Botany* 27(5):3-46.
34. ROUSI, A.; SALO, J.; KALLIOLA, R.; JOKELA, P.; PIETILA, L.; YLI-REKOLA, M. 1986. Variation pattern in ulluco (*Ullucus tuberosus*, Basellaceae), a supposedly asexual Andean tuber crop. *Acta Horticulture* 182:145-152.
35. ROUSI, A.; YLI-REKOLA, M.; JOKELA, P.; KALLIOLA, R.; PIETILA, L.; SALO, J. 1988. The fruit of ullucus (Basellaceae), an old enigma. *Taxon* 37(1):71-75.
36. ROUSI, A.; JOKELA, P.; KALLIOLA, R.; PIETILA, L.; SALO, J.; YLI-REKOLA, M. 1969. Morphological variation among clones of ulluco (*Ullucus tuberosus* Basellaceae) collected in Southern Peru. *Economic Botany*. (In Press).
37. SATTLEMACHER, B.; MARSCHNER, R. 1978. Cytocinin activity in stolons and tubers of *Solanum tuberosum* during the period of tuberization. *Physiologia Plantarum* 44:69-72.
38. SIMMONDS, N.W. 1966. Studies of the tetraploid potatoes III. Progress in the experimental re-creation of the tuberosum group. *Journal of the Linnean Society of London Botany* 59:279-288.
39. SMITH, P.M. 1976. Minor crops. In *Evolution of Crops Plants*. Ed. by N.W. Simmons. London, Longman Group Limited. p. 301-324.
40. TAPIA, M. 1983. Los cultivos andinos. *Minka (Peru)* 16:13-19.
41. WATSON, W. 1985. The melloco. *The Gardeners' Chronicle* 23:216-217.
42. WEBERBAUER, A. 1945. El mundo vegetal de los Andes peruanos. Estudio fitogeográfico. Lima, Perú, Ministerio de Agricultura. 772 p.
43. WILLIAMS, L.O. 1978. The añu in Mexico. *Economic Botany* 32(1):104.
44. VILMORIN, L. 1884. The melloco. *The Gardeners' Chronicle* 5:828.