

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRES
FACULTAD DE AGRONOMIA
CARRERA INGENIERIA AGRONOMICA



TESIS DE GRADO

ESTUDIO MORFOLOGICO Y FISIOLÓGICO DE LOS CULTIVOS
Quinoa, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
PARA ENTENDER LOS MECANISMOS DE ADAPTACION A
FACTORES ABIOTICOS ADVERSOS

Presentado por:

NARCIZO ALAÑA CONDORI

LA PAZ – BOLIVIA
2005

Universidad Mayor de San Andrés
Facultad de Agronomía
Carrera de Ingeniería Agronómica

ESTUDIO MORFOLOGICO Y FISIOLOGICO DE LOS CULTIVOS
Quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
PARA ENTENDER LOS MECANISMOS DE ADAPTACION A FACTORES ABIOTICOS
ADVERSOS

Tesis de Grado presentado como requisito
Parcial para optar el Título de
Ingeniero en Agronomía

NARCIZO ALAÑA CONDORI

Tutor:

Ing. M.Sc. Hugo D. Bosque Sánchez

Asesores:

Ph.D. Abul Kalam Kurban

Lic. Esp. Esther Valenzuela Celis

Lic. Emilia Garcia Estigarribia

Comité Revisor:

Ph.D. Alejandro Bonifacio

Ing. M.Sc. Wilfredo Rojas

Ing. M.Sc. Felix Mamani Reynoso

.....
V_oB_o Ing. M.Sc. Jorge Pascuali Cabrera
DECANO
FACULTAD DE AGRONOMIA

DEDICATORIA

A mis queridos padres "Leo y Goya", por su constante apoyo moral y material.

A mis hermanos (as): Juana, Alberto, Freddy y Maria; por su apoyo y comprensión.

A mis sobrinos (as): Carmen, Javier, Nelson, Luis, Rolando, Tatiana, Jerry, Alejandra y Juan José; por ser parte de mi vida.

¡GRACIAS....!!

AGRADECIMIENTO

A la Universidad Mayor de San Andrés; en especial a la Facultad de Agronomía; Carrera de Ingeniería Agronómica, por mi formación profesional.

A todos los docentes de la Carrera de Ingeniería Agronómica, por haberme transmitido sus conocimientos durante mis años de estudio

A mi tutor; Un profundo agradecimiento al Ing. M.Sc. Hugo Bosque Sánchez por su apoyo, enseñanza y dedicación al guiarme en el trabajo de tesis.

A mis asesoras: Agradezco a la Lic. Esp. Esther Valenzuela Celis y Lic. Emilia García Estigarribia, muchísimas gracias, por su dedicación y amplia visión sobre el tema. Sobre todo por su paciencia, durante la realización del presente trabajo.

A mis revisores:

Ing. M.Sc. Felix Mamani Reynoso, por el detalle y paciencia en las observaciones realizadas para una mejor redacción.

Ing. M.Sc. Wilfredo Rojas, por sus sugerencias y correcciones realizadas en el trabajo de edición del documento final.

Ph.D. Alejandro Bonifacio, por la atención prestada al presente trabajo de tesis.

A toda mi familia; deseo expresar un profundo agradecimiento, en especial a mis padres Leocadio Alaña y Gregoria Condori; por brindarme su amor y constante colaboración en todos mis años de estudio y en la culminación del presente trabajo.

A todos mis amigos: Ruy Pugarico, Willy Cori, Alejandro Coarite, Roberto Cordero, Edgar Alanoca, Reynaldo Cutile, Oscar Ramos, Carmen Rospigliosi, Silvia Alanoca, Gloria, etc., gracias por compartir momentos inolvidables en mi vida universitaria. En especial al grupo "The Knives": Sergio Pérez Limache, J. Cristóbal Rojas Roque y Pablo Mamani Tonconi, por haber vivido junto a mi tantos momentos inolvidables dentro y fuera de la universidad.

Finalmente un agradecimiento sincero a todas las personas que me colaboraron en una u otra forma en la realización del presente trabajo

INDICE GENERAL

	Página
CONTENIDO	i
INDICE DE CUADROS	iv
INDICE DE FIGURAS	v
INDICE DE ANEXOS	vii
RESUMEN	ix
SUMMARY	x
1. INTRODUCCION	1
OBJETIVOS	2
Objetivo General	2
Objetivos Específicos	2
2. REVISION DE BIBLIOGRAFIA	3
2.1. Importancia de los Cultivos Andinos	3
2.2. Morfología de la hoja	3
2.3. Anatomía de la hoja	4
2.3.1. Sistema epidérmico foliar	5
2.3.1.1. Estomas	5
2.3.1.2. La cutícula	8
2.3.2. Sistema fundamental foliar	8
2.3.3. Sistema vascular foliar	10
2.3.3.1. Vaina del haz	10
2.3.3.2. Anatomía kranz	12
2.4. Fisiología de la hoja	13
2.4.1. Consumo de CO ₂ en plantas C ₃ y plantas C ₄	13
2.5. Antecedentes de estudios relacionados	15

3.	MATERIALES Y METODO	17
3.1.	Localización de la zona de crecimiento y desarrollo de los cultivos	17
3.1.2.	Localización del trabajo de investigación	17
3.1.3.	Fisiografía y suelo de la zona de crecimiento y desarrollo de los cultivos	18
3.1.4.	Flora y vegetación de la zona de crecimiento y desarrollo de los cultivos	18
3.1.5.	Características climáticas de la zona de crecimiento y desarrollo	19
3.2.	Materiales	19
3.2.1.	Material biológico	19
3.2.2.	Material de laboratorio	20
3.3.	Metodología	21
3.3.1.	Condiciones de campo	21
3.3.1.1.	Crecimiento y desarrollo de los cultivos en estudio	21
3.3.1.2.	Siembra	21
3.3.1.3.	Labores culturales	21
3.3.1.4.	Obtención de muestras	21
3.3.2.	Condiciones de laboratorio	22
3.3.2.1.	Fijación de los tejidos de las hojas	22
3.3.2.2.	Procedimiento para caracterizar la anatomía foliar de los especímenes en estudio	23
3.3.2.3.	Procedimiento para caracterizar el tipo y distribución de estomas en las hojas de los especímenes en estudio	23
3.3.8.	Procedimiento para determinar indirectamente la absorción de CO ₂ en plantas C ₃ y C ₄	26
4.	RESULTADOS Y DISCUSION	28
4.1.	Características morfológicas	28
4.1.1.	Forma de la hoja y/o foliolo	28
4.1.2.	Características de la cutícula	34
4.1.3.	Forma de las células de la epidermis	35
4.1.4.	Forma de las células del parénquima en empalizada y esponjoso	37

4.1.5.	Disposición anatómica de las hojas	41
4.1.6.	Características de los estomas	45
4.2.	Características fisiológicas	56
4.2.1.	Relación anatómica con la fisiología	56
4.2.2.	Medición indirecta de la absorción de CO ₂	59
5.	CONCLUSIONES	61
6.	RECOMENDACIONES	64
7.	BIBLIOGRAFIA	65

INDICE DE CUADROS

	Página
Cuadro 1. Características diferenciales de las tres principales vías fotosintéticas de asimilación de carbono	14
Cuadro 2. Material biológico empleado en el presente trabajo de investigación	19
Cuadro 3. Obtención de muestras de las especies de los cultivos en estudio	22
Cuadro 4. Regresión lineal para calcular: cuantos espacios ocupa un milímetro a 320x de aumento	25
Cuadro 5. Morfología de la hoja y/o foliolo de las especies de los cultivos en estudio	28
Cuadro 6. Grosor de cutículas de las especies de los cultivos en estudios	34
Cuadro 7. Morfología de las células de la epidermis de las especies de los cultivos en estudio	35
Cuadro 8. Morfología de las células del parénquima en empalizada y esponjoso de las especies de los cultivos en estudio	37
Cuadro 9. Tipos anatómicos foliares de las especies de los cultivos en estudio	41
Cuadro 10. Localización de estomas de las especies de los cultivos en estudio	45
Cuadro 11. Tipo de estomas de la epidermis adaxial foliar de las especies de los cultivos en estudio	46
Cuadro 12. Tipo de estomas de la epidermis abaxial foliar de las especies de los cultivos en estudio	46
Cuadro 13. Relación anatómica con la fisiología de las especies de los cultivos en estudio	56
Cuadro 14. Absorción indirecta de CO ₂ de las especies de los cultivos en estudio	59

INDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Hoja simple, hoja palmaticompuesta y hoja pinnaticompuesta	4
Figura 2. Sistema de tejidos de una hoja	4
Figura 3. Tipos de estomas	7
Figura 4. Tipos anatómicos de hojas	9
Figura 5. Vaina de los haces	11
Figura 6. Comparación de la anatomía de secciones transversales de plantas C ₃ y plantas C ₄	13
Figura 7. Ubicación del área de estudio de investigación	17
Figura 8. Hoja de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd)	29
Figura 9. Hoja de la cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen)	30
Figura 10. Hoja del tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i> Sweet)	30
Figura 11. Hoja de la oca (<i>Oxalis tuberosa</i> Mol.)	31
Figura 12. Hoja del olluco (<i>Ullucus tuberosus</i> Loz.)	32
Figura 13. Hoja del isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i> R. et P.)	32
Figura 14. Hoja de la maca (<i>Lepidium meyenii</i> Walp.)	33
Figura 15. Sección transversal de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd), mostrando la estructura de la cutícula	34
Figura 16. Sección transversal de la hoja de quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd)	41
Figura 17. Sección transversal de la hoja de cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen)	42
Figura 18. Sección transversal de la hoja de tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i> Sweet)	43
Figura 19. Sección transversal de la hoja de oca (<i>Oxalis tuberosa</i> Mol.)	43
Figura 20. Sección transversal de la hoja de olluco (<i>Ullucus tuberosus</i> Loz.)	43
Figura 21. Sección transversal de la hoja de isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i> R. et P.)	43
Figura 22. Sección transversal de la hoja de maca (<i>Lepidium meyenii</i> Walp.)	44
Figura 23. Epidermis adaxial de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd)	47
Figura 24. Epidermis abaxial de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd)	47
Figura 25. Epidermis adaxial de la cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen)	48
Figura 26. Epidermis abaxial de la cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen)	48
Figura 27. Epidermis adaxial del tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i> Sweet)	49
Figura 28. Epidermis abaxial del tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i> Sweet)	49

Figura 29.	Epidermis adaxial de la oca (<i>Oxalis tuberosa</i> Mol.)	50
Figura 30.	Epidermis abaxial de la oca (<i>Oxalis tuberosa</i> Mol.)	50
Figura 31.	Epidermis adaxial del olluco (<i>Ullucus tuberosus</i> Loz.)	51
Figura 32.	Epidermis abaxial del olluco (<i>Ullucus tuberosus</i> Loz.)	51
Figura 33.	Epidermis adaxial del isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i> R. et P.)	52
Figura 34.	Epidermis abaxial del isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i> R. et P.)	52
Figura 35.	Epidermis adaxial de la maca (<i>Lepidium meyenii</i> Walp.)	53
Figura 36.	Epidermis abaxial de la maca (<i>Lepidium meyenii</i> Walp.)	53
Figura 37.	(a) Pseudovaina del haz de la quinua (<i>Chenopodium quinoa</i> Willd); (b) Pseudovaina del haz de la cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i> Aellen); (c) Vaina del haz del tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i> Sweet)	58
Figura 38.	(a) Vaina del haz de la oca (<i>Oxalis tuberosa</i> Mol.); (b) Vaina del haz del olluco (<i>Ullucus tuberosus</i> Loz.); (c) Vaina del haz del isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i> R. et P.); (d) Vaina del haz de la maca (<i>Lepidium meyenii</i> Walp.)	58

ANEXOS

- ANEXO 1. Morfología de la hoja y/o foliolo.
- ANEXO 2. Grosor de cutículas de superficies adaxiales foliares de los cultivos de quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 3. Grosor de cutículas de superficies adaxiales foliares de los cultivos de quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 4. Densidades de venas foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 5. Frecuencias estomáticas de superficies adaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 6. Frecuencias estomáticas de superficies abaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 7. Longitudes de células oclusivas de superficies adaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 8. Longitudes de células oclusivas de superficies abaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 9. Longitudes de ostiolos de superficies adaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.
- ANEXO 10. Longitudes de ostiolos de superficies abaxiales foliares de los cultivos de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.

- ANEXO 11. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo de la quinua y el maíz.
- ANEXO 12. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo de la cañahua y el maíz.
- ANEXO 13. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo del tarwi y el maíz.
- ANEXO 14. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo de la oca y el maíz.
- ANEXO 15. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo del olluco y el maíz.
- ANEXO 16. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo del isaño y el maíz.
- ANEXO 17. Condiciones iniciales y finales de pH, para determinar la absorción indirecta de CO₂, entre el cultivo de la maca y el maíz.
- ANEXO 18. Familias y géneros que presentan la anatomía kranz.
- ANEXO 19. Preparación del Alcohol – formol – acético (F A A)

RESUMEN

El trabajo de investigación “Estudio morfológico y fisiológico de los cultivos: quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca, para entender los mecanismos de adaptación a factores abióticos adversos”, fue realizado en el Campus Universitario de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA), ubicado en la zona de Cota – Cota al sud este de la ciudad de La Paz. Geodésicamente situado a 16°32’ Latitud Sur, 68°08’ Longitud Oeste y a una altitud de 3400 m.s.n.m.. El material biológico estuvo formado por las especies andinas: quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.) y maca (*Lepidium meyenii* Walp.) .

Con el objetivo de contribuir a entender los mecanismos de adaptación de los cultivos: quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; a factores abióticos adversos, se efectuó su siembra el 20 de octubre de 2003. Al cabo de 40 días desde la siembra se procedió a la recolección de hojas de cada especie y posteriormente se llevó las hojas al laboratorio para su respectivo estudio.

El estudio de la morfología y fisiología de las especies de los cultivos, presentó los siguientes resultados y conclusiones principales:

Adaptaciones a la sequía: El olluco, la quinua y la cañahua, por presentar hojas suculentas y carnosas, tienen la capacidad de adaptarse a condiciones de sequía. Por su parte la maca presenta una reducción del área foliar, condición que le atribuye similares capacidades. Además de estas características las hojas de estos especímenes coinciden con la presencia de una cutícula de mayor grosor. Y el parénquima en empalizada bi y triestratificados tiene la capacidad de retener mayor cantidad de agua en los tejidos de la hoja (quinua, tarwi, olluco y maca) y más aún en parénquima en empalizada biestratificados desarrollados en ambas superficies (cañahua). Esta característica, permite que los especímenes que lo presentan tengan la capacidad de adaptarse a condiciones de sequía.

Adaptaciones a suelos salinos: La presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo de la quinua y la oca, explicaría la capacidad de estos especímenes a adaptarse a condiciones edáficas salinas, ya que dichas drusas están compuestas generalmente por oxalatos de calcio (sales).

Adaptaciones a bajas temperaturas: La presencia de espacios intercelulares “grandes” en el parénquima en empalizada y esponjoso del olluco y el tarwi, ejerce una función aislante para disminuir el efecto de las bajas temperaturas. En la quinua y la oca la presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo disminuye el punto de crioscopia, es decir, tienen la capacidad de adaptarse a condiciones extremas de bajas temperaturas.

Adaptaciones a la altura: Los especímenes que presentan mayor número de estomas por unidad de área tienen la capacidad de adaptarse a mayores altitudes sobre el nivel del mar, este parece ser el caso de maca. Y los especímenes que presentan drusas en el interior de sus tejidos tienen la capacidad de adaptarse a condiciones de altura sobre el nivel del mar.

Distribución ecológica: Los especímenes identificados como plantas C_3 , tienen una tasa fotosintética media y por lo tanto una amplia distribución, es decir, tiene la capacidad de adaptarse fisiológicamente a diferentes ambientes: QUINUA, CAÑAHUA, OCA E ISAÑO.

Los especímenes identificados como plantas facultativas ($C_3 - C_4$), tiene una tasa fotosintética variable, es decir, se comportan fisiológicamente como plantas C_3 , en regiones donde existe mayor presión parcial de CO_2 y como plantas C_4 , en regiones de menor presión parcial de CO_2 : TARWI Y MACA.

El espécimen identificado como planta C_4 , tiene una tasa fotosintética alta y la capacidad de adaptarse fisiológicamente a regiones tropicales abiertas y hábitat áridos, sin disminuir su capacidad fotosintética alta: OLLUCO.

SUMMARY

Investigation worked Morphology and physiology studied of the quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño and maca, for understanding the mechanisms of adaptation to factors a biotic ad verses, was to realized in the Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) Campus Universitario, located in Cota – Cota zone to southeast of the La Paz city. Geographically situated to 16°32' Latitude south, 68°08' Longitude west and 3400 m.o.l.s. The biology material was composed for the Andinas spiciness: quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.) and maca (*Lepidium meyenii* Walp.) .

With the objective to understand contribute the adaptation mechanisms of the quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño and maca; to factors a biotic ad verses, it was effected its sowing on October 20th, 2003. After to 40 days from the sowing it was proceeded to harvest the leaves of each species and then it carries the leaves to laboratory for its study.

Morphology and physiology studied of the species, to present the following results and conclusions principals.

Adaptation to drought: The olluco, the quinua and the cañahua, for presenting leaves juicies and pilpies, they have the capacity of adaptation to drought condition. For its part the maca present a reduction of leaf area, condition that the attributes similars capacities. Furthermore of the spiciness leaves characteristics to coincide with the present of a cutlet of greater thickness. And the palisade tissue plurilayer has the capacity of kept greater quantity of water in leaf tissues (quinua, tarwi, olluco and maca) and most in palisade tissue bilayer to develop in both surfaces (cañahua). This characteristic let that the species that present to have the capacity of adapt to drought condition.

Adaptation to salts soils: The present of drusas en the within of mesophyll cells of the quinua and the oca, would explain the capacity of these spiciness for adapt to conditions of salts soils, just that these drusas are fixed for calcium oxalate.

Adaptation to temperature low: The present of intercellular air-spaces “big” in the palisade tissue and spongy mesophyll of the olluco and the tarwi, exercise a function of isolation for diminishing the effect of the temperature low. In the quinua and the oca the present of drusas in the within of mesophyll cells diminished the cryoscopy point, having the capacity of adapt to conditions extremes of temperature low.

Adaptations to high: The species that present greater stomatas number for area united have the capacity of adapt to highs greater over the sea level, this seem is the case of maca. And the species that present drusas in the within of its tissues have the adapt capacity to conditions of high over the sea level.

Ecological distribution: The species identified as plants C₃, have a rate photosynthetic stocking and therefore an ample distribution, it is say, have the capacity of adapt physiologically to different atmospheres: QUINUA, CAÑAHUA, OCA E ISAÑO.

The species identified as plant facultative (C₃ – C₄), have a rate photosynthetic variable, it is say, it behave physiologically as plants C₃, in regions where there is high pressure partial of CO₂ and as plants C₄, in regions de down pressure partial of CO₂: TARWI Y MACA.

The species identified as plant C₄, has a rate photosynthetic high and the capacity of adapt physiologically to tropical regions opens and arid habitats, without diminish its high photosynthetic capacity: OLLUCO.

1. INTRODUCCION

La quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.) y maca (*Lepidium meyenii* Walp.); constituyen cultivos originarios de la Zona Alto Andina de Sud América, considerado como uno de los ocho centros de domesticación de plantas cultivadas del mundo y que recursos como la papa y el maíz, originarios de esta ecorregión contribuyen a la alimentación del mundo (Tapia, 1997).

Estas especies de reconocido valor alimenticio se perfilan como cultivos potenciales y prometedores, para convertirse en productos alimenticios para el consumo humano en el ámbito mundial, debido a que poseen características muy particulares en cuanto a resistencia y tolerancia a factores limitantes como clima y suelo. Sin embargo, han estado relegados de la atención de las instituciones, tanto en la producción como en la investigación.

Los procesos de domesticación del maíz y la papa, se iniciaron al mismo tiempo que la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; pero los estudios e investigaciones realizadas para los primeros, lograron constituirlos en los principales alimentos de la humanidad.

Además el conocimiento de la morfología y anatomía de la planta nos permite entender mejor los procesos fisiológicos. Por tal motivo el presente trabajo de investigación tiene el propósito de presentar las características anatómicas, morfológicas y fisiológicas foliares de los cultivos en estudio, para entender los mecanismos de adaptación a factores abióticos adversos, y de esta manera contribuir al conocimiento de estos cultivos desde un punto de vista anatómico, morfológico y fisiológico, que permita diferenciar plantas de alta, media o baja eficiencia fotosintética para las condiciones ecológicas de la región Andina y el hábitat propio de cada especie en estudio.

Considerando la importancia del conocimiento de la anatomía y morfología de la planta para entender los procesos fisiológicos de los cultivos en estudios. El presente trabajo de investigación propone los siguientes objetivos.

OBJETIVOS

Objetivo General

- Contribuir a entender los mecanismos de adaptación a factores abióticos adversos de los cultivos: quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.

Objetivos Específicos

- Caracterizar la anatomía y morfología foliar de los cultivos en estudio.
- Caracterizar el tipo y distribución de estomas en las hojas de los cultivos en estudio.
- Determinar la vía metabólicas C_3 o C_4 de los cultivos en estudio.
- Relacionar las características morfológicas y fisiológicas con su distribución ecológica.

2. REVISION DE BIBLIOGRAFIA

2.1. IMPORTANCIA DE LOS CULTIVOS ANDINOS

En los granos de la quinua y la cañahua se concentran una importante cantidad de proteínas. El contenido de proteínas y grasas de estos granos es más alto que el de los cereales. El grano del tarwi es rico en proteínas y grasa. Su contenido proteico es incluso superior al de la soya y su contenido en grasas es similar. La oca, el isaño y el olluco son buenas fuentes de energía debido a su contenido de carbohidratos. Como en todos los tubérculos, las cantidades de proteínas y grasas son bajas. La maca presenta un contenido de 14% en proteína y de 78% en carbohidratos; es además rica en glucósidos, alcaloides y taninos. El alto valor en calcio y hierro son las principales ventajas de este cultivo andino (Tapia, 1997).

Debido a éstas características, en la actualidad todos los países Alto Andinos han volcado su interés a la investigación y mejoramiento de los Cultivos Andinos, logrando acumular una importante información, lo cual ha despertado una enorme conciencia pública para la utilización de los productos de los Andes, no solo por su riqueza nutricional, sino porque en un futuro no muy lejano serán la solución para la crisis alimentaría que se avecina (Morales, 1988).

2.2. MORFOLOGIA DE LA HOJA

Según Raven (1992), la hoja de las dicotiledóneas consta normalmente de una parte dilatada, el limbo, o lámina, y de una especie de pie o peciolo. En la base de algunas hojas se desarrollan unas estructuras foliáceas o en forma de pequeñas escamas denominadas estípulas. Por su composición las hojas de las dicotiledóneas pueden ser simples o compuestas. En las hojas simples los limbos no están divididos en partes distintas, aunque pueden ser profundamente lobulados. Los limbos de las hojas compuestas están divididos en foliolos, cada uno de ellos usualmente posee su propio pequeño peciolo (que se denomina peciolulo). Se pueden distinguir dos tipos diferentes de hojas compuestas: las pinnaticompuestas y las palmaticompuestas.

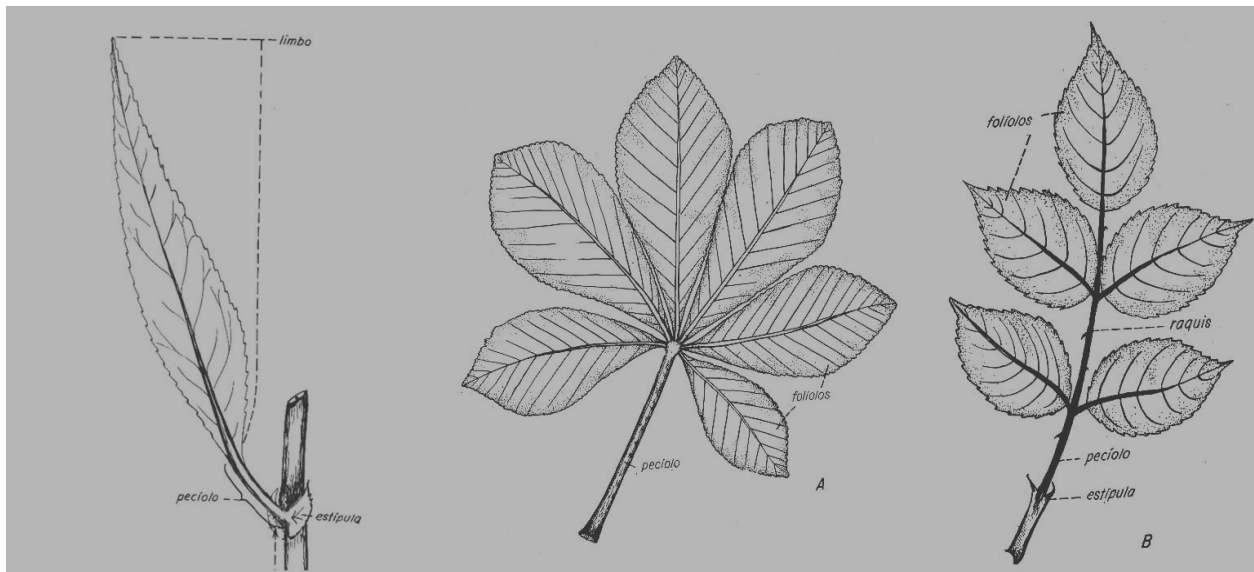


Figura 1. Hoja simple (izquierda); Hoja palmaticompuesta (centro); Hoja pinnaticompuesta (derecha).
(Según la ilustración de Hill, Overbolls , Popp y Grove, 1964)

Las características morfológicas del limbo, del margen del limbo, de la forma del ápice y de la base de la hoja, etc., se detallan en el ANEXO 1.

2.3. ANATOMÍA DE LA HOJA

La anatomía de la hoja ésta constituida por tres sistemas de tejidos: Sistema epidérmico, sistema fundamental y sistema vascular (figura 2).

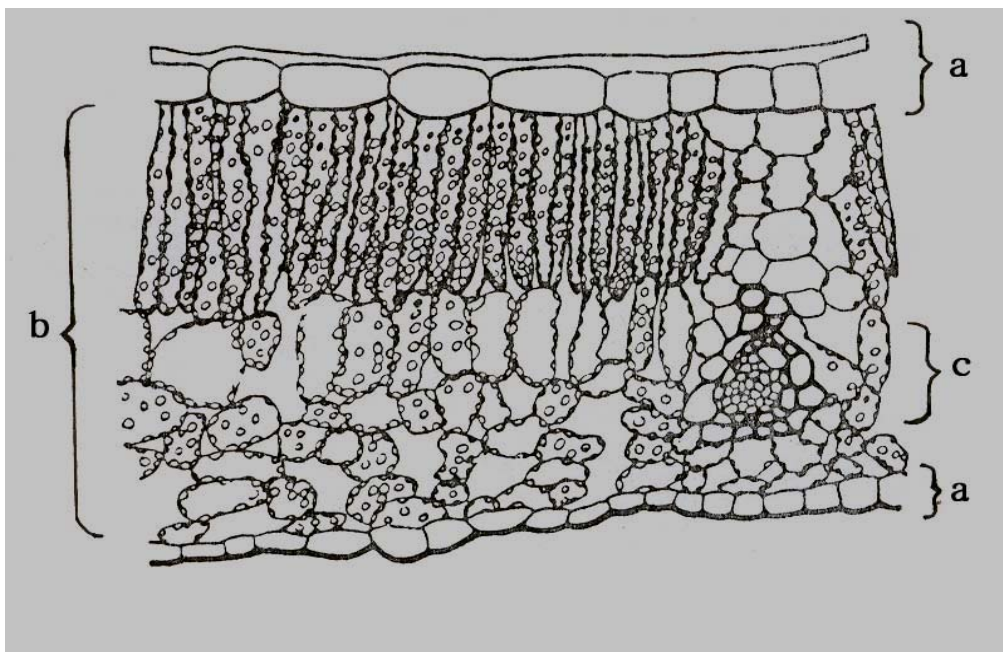


Figura 2. Sistema de tejidos de una hoja: (a) Sistema epidérmico, (b) Sistema fundamental, (c) Sistema vascular. (Según la ilustración de Salisbury, 1994).

2.3.1. SISTEMA EPIDERMICO FOLIAR

En las hojas se distinguen dos epidermis: la epidermis superior o adaxial y la epidermis inferior o abaxial. Lo más corriente es que ambas epidermis sean unistratas. Muchas veces estas dos capas unistratas son diferentes estructuralmente. La epidermis superior suele presentar células más grandes y una cutícula gruesa y al inferior células más pequeñas, cutícula delgada y estomas. Si bien esta es la tendencia más generalizada, existen excepciones. Por ejemplo, hay hojas con células grandes en la epidermis inferior y estomas en la superior, o en ambas epidermis; en ocasiones, las epidermis de la hoja son pluriestratificadas, especializándose, en muchos casos, como tejido acuífero. También es corriente encontrar, en ambas caras de la hoja, distintos tipos de tricomas que, en conjunto, constituyen el indumento. Las paredes de las células epidérmicas a veces están muy lignificadas, provocando así una textura coriácea en la hoja; existen, sin embargo, otros factores responsables de la textura coriácea. Las paredes de las células epidérmicas pueden ser rectas u onduladas (Lindorf, 1984).

2.3.1.1. ESTOMAS

Son pequeñas aberturas en la epidermis que sirven para el intercambio gaseoso. Estas aberturas están flanqueadas por dos células reniformes llamadas células oclusivas o guardianas, capaces de expandirse o contraerse de acuerdo a cambios en su turgencia. Es muy característico el hecho de que estas células presentan paredes desigualmente engrosadas, siendo la más delgada la pared más alejada del poro o abertura estomática, mientras que la pared que limita con el poro es la más gruesa. Muchas veces, rodeando a las células oclusivas, se encuentran dos o más células de forma diferente a las demás células epidérmicas. Esas células son llamadas células acompañantes, anexas o adjuntas, y se cree que cumplen alguna función en el mecanismo estomático (Lindorf, 1984).

Con respecto a la locación de los estomas Rodríguez (2000), indica que en las hojas verdes se presentan en ambas caras (*hoja anfiestomática*), o en una sola, ya sea en la superior (*hoja epistomática*), o, de modo más general, en la inferior (*hoja hipostomática*).

De acuerdo al número y la disposición de las células acompañantes Lindorf (1984), distingue los siguientes tipos:

- a) Tipo anomocítico: las células oclusivas están rodeadas por un cierto número de células que no difieren del resto de las células epidérmicas, es decir, no hay células acompañantes.
- b) Tipo anisocítico: las células oclusivas están rodeadas de tres células acompañantes dispuestas en espiral, de las cuales una es usualmente de menor tamaño.
- c) Tipo paracítico: cada célula oclusiva está limitada por una o más células acompañantes, que tienen su eje mayor paralelo al de las oclusivas.
- d) Tipo diacítico: cada estoma está rodeado por dos células acompañantes, cuya pared común está en posición perpendicular al eje longitudinal del estoma.
- e) Tipo tetracítico: cada estoma está rodeado por cuatro células acompañantes en pares perpendiculares, dos laterales y dos terminales.
- f) Tipo actinocítico: cada estoma está rodeado por varias células acompañantes alargadas radialmente.
- g) Tipo ciclocítico: cada estoma está rodeado por cuatro o más células acompañantes que forman uno o dos anillos a su alrededor.
- h) Tipo helicocítico: cada estoma está rodeado por una hélice de cuatro o más células. Este tipo es común en familias donde aparece el tipo anisocítico.

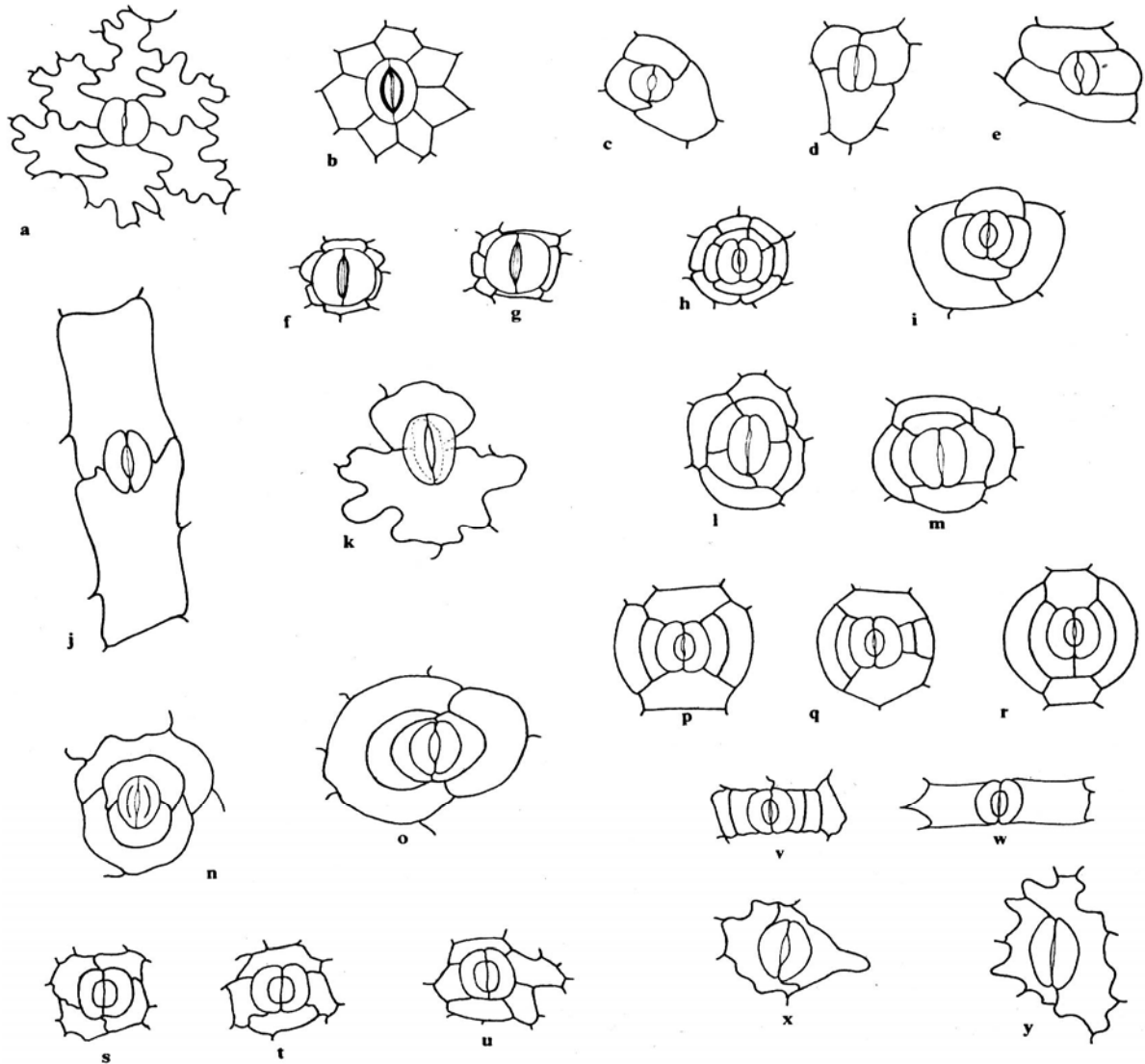


Figura 3. Tipos de estomas. (a) anomocítico, *Clatha palustris* L. (Ranunculaceae); (b) actinocítico, largos estomas de *Lansea stulmannii* (Engl.) (Anacardiaceae); (c – e) anisocítico, *Brassica oleraceae* L. (Brassicaceae); (f – h) ciclocítico, (f – g) *Parishia maingayi* Hook f., (h) *Schinopsis marginata* Engl. (Anacardiaceae); (i) helicocítico, *Begonia argenteo – guttata* (Begoniaceae); (j, k) diacítico. (j) *Dianthus* sp (clavel cultivado) (Caryophyllaceae), (k) *Stachys officinalis* (L.) Trev. (Laminaceae); (l) ciclocítico y staurocítico y (m) ciclocítico y tetracítico, *Piper betle* L. (Piperaceae); (n) dialelocítico, *Plectranthus australis* (laminaceae); (o) paralelocítico, *Portulaca oleraceae* L. (Portulacaceae); (p – r) hexacítico, Stapelieae (Asclepiadaceae); (s – u) Saturicítico, *Norantea guianensis* (Marcgraviaceae); (v – y) paracítico, (v, w) *Dracontomelon* spp. (Anacardiaceae); (x, y) laterocítico, *Calystegia sepium* L. (Convolvulaceae). ((p – r) redibujado de D. V. Field 1967.) (Según las ilustraciones de Metcalfe, 1988).

La misma autora menciona que en muchos casos, las monocotiledóneas y las dicotiledóneas se pueden distinguir de acuerdo a la distribución de sus estomas en la epidermis: en las primeras, la disposición es generalmente paralela, muy regular, coincidiendo con la disposición de sus nervios; en las dicotiledóneas la disposición suele ser menos regular.

2.3.1.2. LA CUTICULA

Las membranas superiores o externas de las células epidérmicas de la superficie superior de la hoja presentan un espesamiento debido a una capa especial incolora denominada cutícula (Hill, 1964). La cutícula varía sensiblemente de espesor en las distintas plantas, ya que condiciones ambientales y otros factores desconocidos influyen sobre su desarrollo. La superficie de la cutícula puede ser lisa, o presentar varias protrusiones, pliegues o grietas (Esau, 1968), y generalmente está constituida por una sustancia cerosa impermeable, denominada cutina, que impide la desecación de los tejidos subyacentes y los protege hasta cierto punto de las acciones mecánicas y de otras lesiones (Hill, 1964).

2.3.2. SISTEMA FUNDAMENTAL FOLIAR

Según Lindorf (1984), el sistema fundamental está representado en la hoja por el mesófilo o clorénquima, confinado entre las epidermis superior e inferior. Sus células son parenquimáticas y están asociadas a las funciones de fotosíntesis, almacenamiento y transporte. En muchas plantas, el mesófilo se encuentra diferenciado en dos tipos de parénquima: el parénquima en empalizada, formado por células columnares cuyos ejes longitudinales se encuentran en ángulo recto con la epidermis; y el parénquima esponjoso, constituido por células estrelladas o más o menos lobuladas, dispuestas laxamente dejando numerosos espacios intercelulares.

La misma autora menciona que en ciertas plantas, en la capa del parénquima en empalizada que limita con el esponjoso se diferencian algunas células con forma de embudo y con pocos cloroplastos; ellas usualmente están conectadas con varias células de la capa superior en empalizada y se supone que funcionan como colectores de los carbohidratos elaborados por estas últimas. Las “células colectoras”, como se les ha llamado a éstas células especiales del parénquima en empalizada, están, a menudo, conectadas a los haces vasculares, directamente o mediante células del parénquima esponjoso.

El parénquima en empalizada se presenta generalmente en el lado adaxial de la hoja y el esponjoso en el abaxial. Las hojas con esta disposición se llaman **bifaciales** o **dorsiventrales**; son frecuentes en la mayoría de las dicotiledóneas, pero las encontramos también en monocotiledóneas y en algunas gimnospermas y pteridófitos. En algunos casos, el límite entre ambos parénquimas no es muy claro ya que las células en empalizadas más internas pueden parecerse gradualmente a las del esponjoso. Si el tejido en empalizada se encuentra en ambos lados de la hoja y el esponjoso en el centro, se habla de hojas **equifaciales** o **isolaterales**, características de muchos xerófitos. En muchas monocotiledóneas, como también en ciertas dicotiledóneas, gimnospermas y pteridófitos (con microfilos o macrofilos), el mesofilo no está diferenciado en parénquima en empalizada y parénquima esponjoso, sino que es uniforme; en este caso puede hablarse también de hoja equifacial o isolateral (Lindorf, 1984).

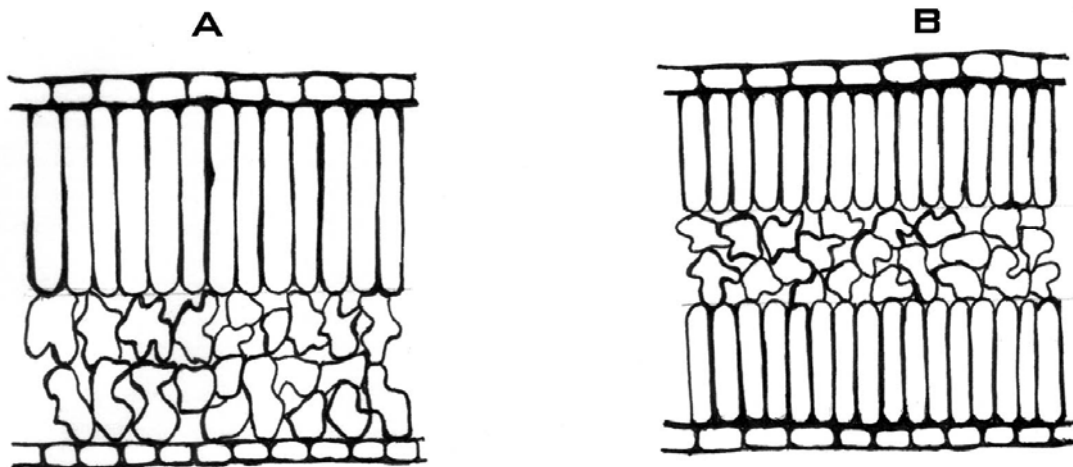


Figura 4. Tipos anatómicos de hojas. (a) Hoja bifacial o dorsiventral: hoja con parénquima en empalizada en una cara de la lámina y mesófilo esponjoso en la otra; por lo tanto, las superficies dorsal y ventral son diferentes. (b) Hoja equifacial o isolateral: hoja con tejido en empalizada en ambas caras de la lámina (Según la ilustración de Cutler, 1987).

2.3.3. SISTEMA VASCULAR FOLIAR

Según Raven et al. (1992), el mesofilo de la hoja se halla atravesado en toda su extensión por numerosos haces vasculares, o nervios, que representan una continuidad con el sistema vascular del tallo. Los nervios contienen xilema y floema que por lo general son completamente de origen primario. Las terminaciones de los nervios en las hojas de las dicotiledóneas con frecuencia sólo contienen elementos traqueales, aunque algunas veces pueden contener tanto elemento xilemáticos como floemáticos.

En la mayoría de las hojas de las dicotiledóneas (con excepción de las muy reducidas o aciculares) el polo floemático se observará en la cara abaxial (inferior o dorsal) de la hoja y el xilema en la cara adaxial (superior o ventral). En algunas hojas existen también haces concéntricos anficribales o anfivasales (Cutler, 1987 y Lindorf, 1984).

2.3.3.1. VAINA DEL HAZ

Según Cutler (1987), menciona que el floema y el xilema no son los únicos tejidos presentes en los nervios. Ellos constituyen el cuerpo central en torno del cual se encuentran las vainas de células especializadas. Existen dos tipos principales de vainas, las vainas esclerenquimáticas (mestoma) y las parenquimáticas. La vaina esclerenquimática (mestoma) esta compuesta de fibras y/o esclereidas. Las paredes de estas células que lindan con el floema o xilema son algunas veces más gruesas que las demás. La vaina parenquimática se compone normalmente de células mucho más anchas con paredes más delgadas y por lo general relativamente poco lignificadas.

Al respecto Lindorf (1984), menciona que los haces vasculares de la hoja se encuentran envueltos o rodeados de capas celulares particulares llamadas vainas del haz. Se distinguen: una vaina de parénquima y una vaina de mestoma (esclerénquima). En las dicotiledóneas normalmente sólo se presenta la vaina de parénquima. En muchas gramíneas se presentan dos vainas concéntricas y adyacentes: la más externa al haz vascular es la de parénquima y la más interna es la de mestoma; en los haces más pequeños la vaina de mestoma puede faltar. En muchas ciperáceas la vaina de mestoma está por fuera de la vaina de parénquima.

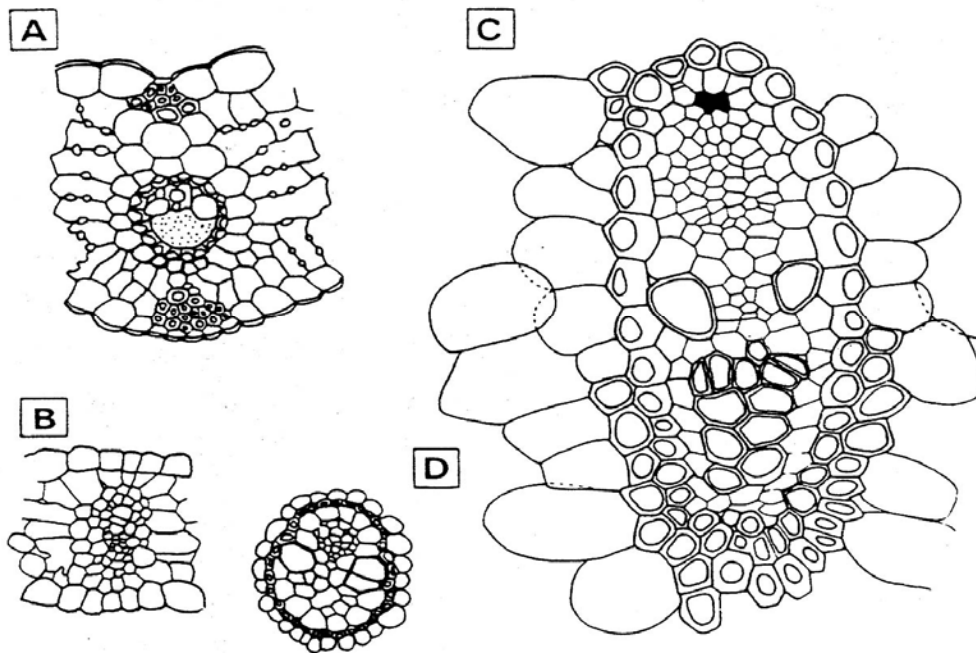


Figura 5. Vaina de los haces. (a) *Briza maxima*, vaina interior del mestoma (esclerénquima), vaina exterior del parénquima, cordones abaxiales y adaxiales de esclerénquima y clorénquima radial (x 120). (b) *Gloriosa superba* (x 120), vaina parenquimática únicamente. (c) *Cymophyllus fraseri*, vaina interior de esclerénquima bien desarrollado, vaina exterior de parénquima interrumpida (x 120). (d) *Fimbristylis*, tres vainas: interior de parénquima, le siguen la vaina del mestoma y la exterior de parénquima (x 218) (Según las ilustraciones de Cutler, 1987).

También Raven (1992), menciona que los tejidos vasculares de los nervios raramente quedan expuestos a los espacios intercelulares del mesofilo. Los grandes nervios están rodeados por células del parénquima que contienen pocos cloroplastos, mientras que los nervios pequeños están rodeados por una o varias capas de células dispuestas en forma compacta formando una vaina vascular. Las células de la vaina vascular con frecuencia se parecen a las células del mesofilo dentro del cual están los nervios pequeños. Las vainas vasculares se extienden hasta el final de los nervios, asegurando que ninguna parte del tejido vascular quede expuesto al aire en los espacios intercelulares y que ninguna sustancia entre o salga de los tejidos vasculares sin haber pasado antes a través de ellas. Por lo tanto, la vaina vascular tiene una función análoga a la de la endodermis de la raíz. En muchas hojas las vainas vasculares están conectadas con la epidermis superior o con la inferior, o con las dos, a través de las células similares a las de la vaina. Tales conexiones reciben el nombre de extensiones de las vainas vasculares. Además de proporcionar soporte mecánico a la hoja, aparentemente también conducen agua a la epidermis en las dicotiledóneas.

2.3.3.2. ANATOMIA KRANZ

Según Metcalfe (1988), el término estructura de kranz, es de origen alemán, que significa estrictamente “corona”. Se aplica a las hojas que muestran en una sección transversal los medianos y pequeños haces vasculares rodeados individualmente por círculos de tejido verde. Una inspección más precisa nos muestra que los círculos verdes constan de una vaina parenquimática de células conspicuas que contienen cloroplastos más grandes que el tejido del mesófilo. Con mucha frecuencia las células del mesófilo, externo a la vaina del haz, están en forma empalizada y dispuesto de una manera radial alrededor de los haces vasculares, de ésta manera las células del mesófilo parecieran entrar en la composición de los círculos verdes que rodean los haces vasculares. Las células empalizadas del mesófilo están, además, situadas así con sus extremos internos al lado de los haces vasculares (chocan con las células de la vaina del haz). Al mismo tiempo los extremos exteriores de la capa más externa de células empalizadas están en contacto con la epidermis, o toca la hipodermis si la hoja tiene uno.

En la anatomía C_4 , las células del mesófilo, en vez de formar el parénquima esponjoso y en empalizada, se asocian alrededor de los haces conductores formando una vaina espesa de células clorofílicas grandes con los cloroplastos agrupados en la periferia y con paredes celulares más gruesas profusamente atravesadas por plasmodesmos que comunican las células de la vaina y las del mesófilo. Rodeando los haces vasculares se encuentran células clorofílicas más pequeñas, las células de la vaina. Los cloroplastos de las células de la vaina suelen ser más grandes, tienen poco grana y acumulan almidón. Los de las células del mesófilo son de tamaño más normal, tienen abundante grana y no presentan almidón (Azcon-Bieto, 2000).

Comparada con la anatomía C_3 , las células del parénquima se organizan en dos tejidos distintos, la capa empalizada y el parénquima esponjoso, y hay espacios aéreos conspicuos (Bidwell, 1993).

Considerando las características de las plantas C_3 y C_4 , la distribución de las células del mesófilo puede indicar si una planta sigue el camino fotosintético C_3 o si esta operando el sistema Kranz, plantas C_4 (Cutler, 1987).

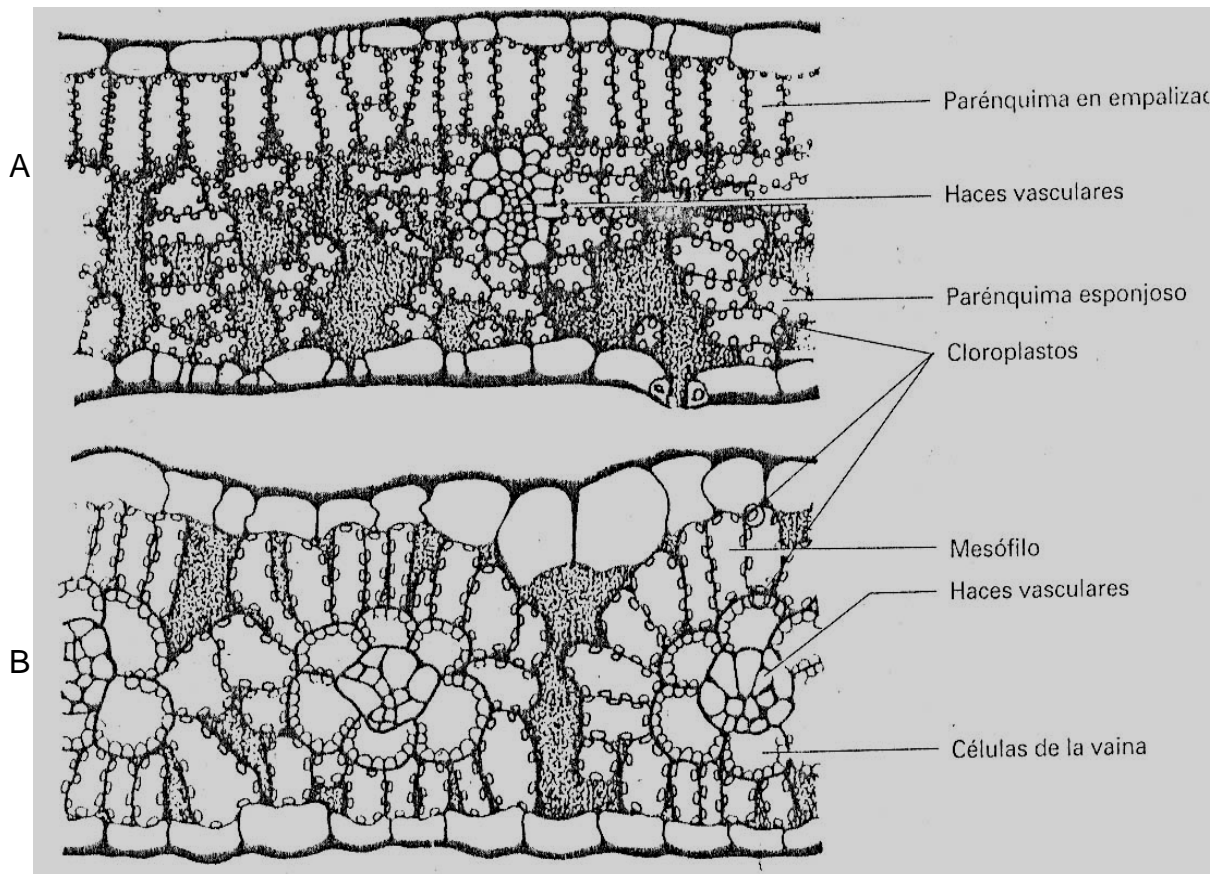


Figura 6. Comparación de la anatomía de secciones transversales de hojas: (a) plantas C₃ y (b) plantas C₄ (Según la ilustración de Azcon-Bieto y Talon, 2000).

2.4. FISIOLÓGIA DE LA HOJA

2.4.1. CONSUMO DE CO₂ EN PLANTAS C₃ Y PLANTAS C₄

Según Lira (1994), las plantas C₃ tienen tasas altas de actividad fotosintética a altos puntos de compensación del dióxido de carbono. Por lo contrario, las plantas C₄ tienen tasas altas de fotosíntesis a bajos puntos de compensación de dióxido de carbono.

Al respecto Bidwell (1993), menciona que las plantas C₄ son más capaces que las plantas C₃ de absorber CO₂ a partir de concentraciones bajas. Esto quiere decir que pueden mantener altas tasas fotosintéticas cuando sus estomas se encuentran casi cerrados, lo que es una ventaja para las plantas que viven en climas secos y calientes.

El mismo autor menciona que en las hojas C_3 , el CO_2 tiene que difundir por debajo de un somero gradiente de concentración desde fuera de las hojas al sitio de la carboxilasa en los cloroplastos de las células fotosintéticas. En las plantas C_4 la anatomía Kranz suministra una vía corta para la difusión del CO_2 porque los espacios subestomáticos son pequeños y el CO_2 solo necesita difundirse hacia el citoplasma de células mesofílicas. Los ácidos C_4 que transportan CO_2 a las células de la vaina vascular difunden por debajo de gradientes más pronunciados mantenidos por los diferenciales de concentración en sus sitios de síntesis y de descarboxilación.

También Salisbury (1994), menciona que muchas veces, la fotosíntesis en plantas C_3 se ve limitada por los niveles de CO_2 atmosférico, pero las plantas C_4 están menos limitadas por el CO_2 , ya que lo bombean de manera efectiva hacia la células de la vaina del haz cuando transportan ácidos málico y aspártico a aquellas células. Este bombeo concentra CO_2 en las células de la vaina del haz, donde se utiliza en el ciclo de Calvin, por lo que el CO_2 limita la fotosíntesis con menor frecuencia en las C_4 que en las C_3 . Para una mejor comprensión en el Cuadro 1, se detallan las características diferenciales de las tres principales vías fotosintéticas.

Cuadro 1. Características diferenciales de las tres principales vías fotosintéticas de asimilación de carbono

VIA	C_3	C_4	CAM
Enzima responsable de la carboxilación	Rubisco	PEP-carboxilasa	Ambas: rubisco y PEP-carboxilasa
Anatomía	Normal	Kranz	Suculenta
Tasa de fotosíntesis	Media	Alta	Baja
Inhibición de la fotosíntesis por el O_2	Sí	No	Sí durante el día, no durante la noche (caso de la fijación de CO_2)
Eficiencia en el uso del agua	Baja	Media	Alta
Distribución geográfica	Amplia	Áreas tropicales abiertas y hábitat áridos	Regiones y hábitat áridos

FUENTE: Fundamentos de Fisiología Vegetal de Azcon-Bieto y Talon, 2000.

2.5. ANTECEDENTES DE ESTUDIOS RELACIONADOS

Morfología: De una manera general en el trabajo realizado por Tapia (1997) titulado: AGRONOMÍA DE LOS CULTIVOS ANDINOS, se hace una descripción de las características botánicas de las hojas de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca.

Y de una manera más específica podemos citar el trabajo de Calle (1980) titulado: MORFOLOGIA Y VARIABILIDAD DE LA CAÑAHUA (*Chenopodium pallidicaule*) CULTIVADA EN EL ALTIPLANO BOLIVIANO, en donde menciona que las hojas de esta especie son alternas, dimorfas, las hojas terminales son sésiles, angosta-ovadas de lámina gruesa, las hojas centrales y básales son pecioladas de ápice obtuso, trinervadas, trilobadas. Por otro lado en el trabajo de VIMOS (1988) titulado: CARACTERIZACION Y EVALUACION PRELIMINAR AGRONOMICA DE 90 ENTRADAS DE MELLOCO (*Ullucus tuberosus* Loz.) DEL BANCO DE GERMOPLASMA DEL INIAP, indica que la mayoría de las hojas tenían formas cordado (61%), semi-reniforme (32%) y ovato-cordada (4%). Y así podemos citar a Gross (1982) describiendo la morfología de la hoja del tarwi, a Cárdenas (1989), citado por Quispe (1997) en la oca, a Espinoza (1988) en la maca.

Anatomía: Se tiene el trabajo realizado por Gandarillas (1984) titulado: ESTUDIO DE LA ESTRUCTURA ANATOMICA DE LOS ORGANOS DE LA PLANTA DE LA QUINUA, en donde menciona que en la epidermis de las hojas, se observan células alargadas con las paredes engrosadas. El mesófilo está compuesto de tejido esponjoso y en empalizada, con células de formas poliédricas y también prismáticas en el primer caso y de forma prismática en el segundo. En los haces vasculares se observa elementos traquiales y cribosos, en las que se distinguen las vainas que los rodean.

Fisiología: No se encontró trabajo específicos en fisiología pero sí estudios anatómicos relacionados con la fisiología, así por ejemplo el trabajo realizado por Zvietcovich (1985), titulado: IDENTIFICACION DEL COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO DE LA QUINUA (*Chenopodium quinoa* Willd) Y CAÑIHUA (*Chenopodium pallidicaule* Aellen) COMO PLANTAS EFICIENTES “C₄” O INEFICIENTES “C₃”, en donde señala que de acuerdo al tipo anatómico de las hojas, la quinua y la cañihua son plantas ineficientes “C₃”

fundamentalmente por la ausencia de la vaina de los haces y la presencia bien definida del parénquima en empalizada. Por su parte Dizes y Bonifacio (1991) en el trabajo titulado: ESTUDIO EN MICROSCOPIA ELECTRONICA DE LA MORFOLOGIA DE LOS ORGANOS DE LA QUINUA (*Chenopodium quinoa Willd*) Y DE LA CAÑIHUA (*Chenopodium pallidicaule Aellen*) EN RELACION CON LA RESISTENCIA A LA SEQUIA, indican que la quinua y la cañihua muestran la estructura anatómica típica de las plantas con el metabolismo C₃, particularmente por la presencia de un parénquima en empalizada con muchas capas de células dispuestas perpendicularmente a la epidermis, y un parénquima esponjoso, pero sin vaina perivascular.

3. MATERIALES Y METODO

3.1. LOCALIZACION DE LA ZONA DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS CULTIVOS

El crecimiento y desarrollo de los cultivos se realizó en los predios de la Facultad de Agronomía del Campus Universitario de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA), ubicado en la zona de Cota – Cota al sud este de la ciudad de La Paz. Geodésicamente situado a $16^{\circ}32'$ Latitud Sur, $68^{\circ}08'$ Longitud Oeste y a una altitud de 3400 m.s.n.m. (Guzmán, 2000).

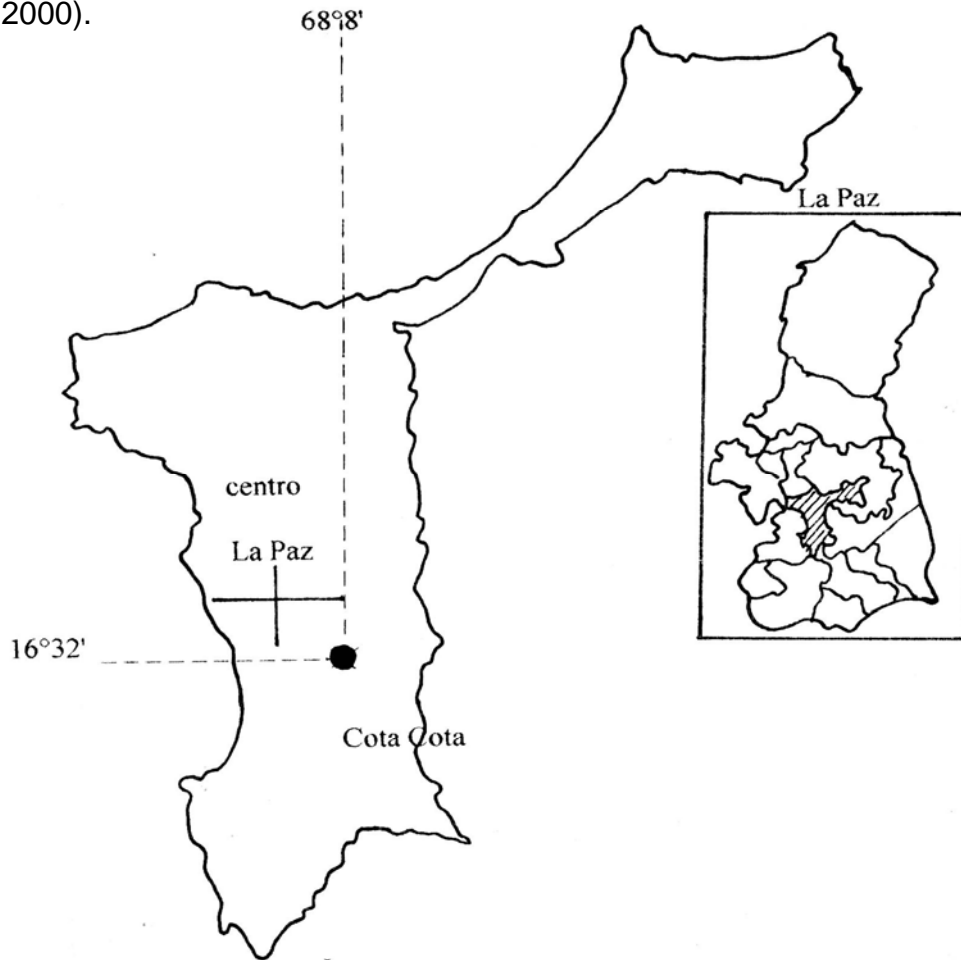


Figura 7. Ubicación del área de estudio de investigación (I G M, 1998; citado por Guzmán, 2000)

3.1.2. LOCALIZACION DEL TRABAJO DE LABORATORIO

El trabajo de laboratorio se realizó en las instalaciones de la Carrera de Biología, Facultad de Ciencias Puras y Naturales del Campus Universitario de Cota - Cota, dependiente de la UMSA.

3.1.3. FISIOGRAFIA Y SUELO DE LA ZONA DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS CULTIVOS

Esta región se caracteriza por la presencia de formaciones montañosas poco elevadas, de relieve irregular y muy pedregosas. Las unidades geomorfológicas comprenden lechos de ríos, terrazas y planicies, abanicos aluviales, quebradas laterales, y las laderas que, por su puesto, dominan. El sustrato está formado en su mayor parte por roca sedimentaria, del tipo de conglomerado poco consolidado, con suelos franco-arenosos y, en algunas partes, arcillosos. Debido a la naturaleza del sustrato, la erosión hídrica y la eólica son intensas, determinando la formación de sistemas columnas y cárcavas más o menos profundas. El suelo en algunos sectores es alcalino y presenta eflorescencia de sales (Beck, 1991).

3.1.4. FLORA Y VEGETACION DE LA ZONA DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS CULTIVOS

La vegetación consta en su mayor parte de arbustos espinosos de los géneros *Adesmia* (Legum.), *Proustia* y *Dasyphyllum* (Comp.); cactáceas rastreras y columnares, como especies de *Opuntia*. A parte de los eucaliptos, que son introducidos, los árboles nativos son escasos y de poca altura. Crecen principalmente en las planicies y en laderas poco inclinadas de las colinas bajas. En forma aislada, crecen en los mismos lugares individuos de un pequeño árbol espinoso, el “algarrobo”, *Prosopis laevigata*, var. *andicola* (Leg. Mimos.), el “molle”, *Schinus molle*. En los lechos secos de los ríos, con suelo arenoso, crece la “chacataya”, *Dodonaea viscosa* (Sapind), y el “sanu sanu”, *Ephedra americana* (Ephedr.). Otros arbustos, comunes en las laderas y abanicos aluviales, son *Baccharis boliviensis* (Comp.), *Agalinis lanceolata* (Scroph.), *Calceolaria sparsiflora*, “zapatilla” (Scroph.), (Beck y Garcia, 1991).

Los mismos autores mencionan que en las quebradas se encuentra un sub - arbusto aromáticos de flores de color intenso: *Salvia bangii* (Lab.). En estos lugares y también al borde de los ríos crece la “sehuenka”, *Cortaderia jubata*, gramínea alta con largas inflorescencias plumosas de color blanco grisáceo. Tanto en las laderas como en las terrazas y planicies al pie de las laderas, la cubierta vegetal es discontinua, formada

por hierbas pequeñas, algunas de las cuales son rastreras, como *Dichondra argentea* (Conv.), *Richardia coldenioides* (Rub.); hierbas pubescentes como las compuestas *Gnaphalium cheiranthifolium*, las conocidas “huira huira”.

3.1.5. CARACTERISTICAS CLIMATICAS DE LA ZONA DE CRECIMIENTO Y DESARROLLO DE LOS CULTIVOS

Las condiciones climáticas son de cabecera de valle, los veranos son calurosos con temperaturas que alcanzan 31 °C; en la época invernal la temperatura puede bajar hasta -5 °C. En los meses de agosto a noviembre se presentan vientos fuertes de noroeste a este. La temperatura media es de 13.5 °C; con una precipitación media de 400 mm. Las heladas se manifiestan en 15 días del año, con temperatura por debajo de 0°C (Guzmán, 2000).

3.2. MATERIALES

3.2.1. MATERIAL BIOLÓGICO

El material biológico empleado en el presente trabajo de investigación, se detalla en el Cuadro 2.

Cuadro 2. Material biológico empleado en el presente trabajo de investigación

Especie	Semilla	Procedencia
Quinua (<i>Chenopodium quinoa</i>)	Semilla botánica Variedad Sajama	Proveniente de la Fundación PROINPA – LA PAZ.
Cañahua (<i>Chenopodium pallidicaule</i>)	Semilla botánica Ecotipo Saiwa	Proveniente de la Fundación PROINPA – LA PAZ.
Tarwi (<i>Lupinus mutabilis</i>)	Semilla botánica Accesión 293	Proveniente de la Estación Experimental de Belén, Facultad de Agronomía (UMSA).
Oca (<i>Oxalis tuberosa</i>)	Tubérculo Ecotipo Keny	Microcentro Diversidad RTs Provincia Muñecas
Olluco (<i>Ullucus tuberosus</i>)	Tubérculo Clon Amarillo	Microcentro Diversidad RTs Provincia Muñecas
Isaño (<i>Tropaeolum tuberosum</i>)	Tubérculo Maswa zapallo	Microcentro Diversidad RTs Provincia Muñecas
Maca (<i>Lepidium meyenii</i>)	Semilla botánica Ecotipo Crema	Proveniente de la ONG: UNNA – CITYN

3.2.2. MATERIAL DE LABORATORIO

El material de laboratorio utilizado en el presente estudio fue:

a) **Material Óptico**

Se utilizó un microscopio óptico de: 128x, 320x y 800x de aumento.

b) **Material fotográfico**

Se utilizó una cámara foto – microscópica de Esc. 1:1

c) **Material de disección y montaje**

Se utilizó el siguiente material: porta y cubre objetos, goteros, vasos de precipitados de 100 ml, varillas de vidrio, tapones de corcho, cápsulas petri, espátula y aguja enmangada, bisturí o escalpelo, navaja histológica, pinzas de disección, tijeras de disección y cajas de plástico.

d) **Substancias químicas**

Reactivos. Se utilizaron los siguientes reactivos: alcohol de distinta concentración (50%, 70% y 95%), hipoclorito de sodio, agua destilada, formol al 40%, ácido acético glacial y ácido clorhídrico.

Fijadores. Se utilizaron los siguientes fijadores: alcohol al 70% y FAA (alcohol – formol - ácido acético). El FAA se preparó según las indicaciones del Manual de Prácticas de Laboratorio de Morfología y Anatomía Vegetal de Rodríguez y Villarroel (1998), (ANEXO 19).

3.3. METODOLOGIA

3.3.1. CONDICIONES DE CAMPO

3.3.1.1. PREPARACION DEL TERRENO

Inicialmente, la preparación del terreno se llevó a cabo en el mes de septiembre del 2003. Esta actividad consistió en una roturación profunda, posteriormente se desterronó y finalmente fue nivelado el terreno. Todo el trabajo fue realizado manualmente.

3.3.1.2. SIEMBRA

La siembra de las especies se efectuó el 20 de octubre de 2003. Los cultivos de la quinua y la cañahua, se sembraron a chorro continuo a una distancia entre surcos de 30 cm y para los cultivos del tarwi, oca, olluco, isaño y maca, se utilizaron surcos a una distancia de 25 cm y entre especies de 20 cm.

3.3.1.3. LABORES CULTURALES

- a) Raleo:** Al cabo de 35 días de la siembra, para los cultivos de la quinua, cañahua y tarwi, se procedió al raleo de plantas, en forma manual.
- b) Desmalezamiento:** El control de malezas se efectuó en forma manual de acuerdo a la presencia de las mismas (para todos los cultivos).
- c) Aporque:** El aporque se realizó en dos oportunidades: la primera a los 45 días de la siembra y la segunda al comienzo de la floración (para todas las especies).

3.3.1.4. OBTENCION DE MUESTRAS

La recolección de las hojas de cada especie se realizó en tres etapas (Cuadro 3), con tijeras de disección y navajas, para ser llevadas posteriormente al laboratorio, en bolsitas de papel aluminio.

Cuadro 3. Obtención de muestras de los cultivos en estudio

Especie	Fecha	Estadio
Quinua	29 – XI – 2003 30 – XII – 2003 27 – II – 2004	Seis hojas verdaderas Panojamiento Grano lechoso – pastoso
Cañahua	29 – XI – 2003 30 – XII – 2003 27 – II – 2004	Ramificación Floración Grano pastoso
Tarwi	29 – XI – 2003 30 – XII – 2003 27 – II – 2004	Hojas verdaderas Formación del racimo en el tallo central Maduración de vainas
Oca	5 – I – 2004 7 – II – 2004 30 – III – 2004	Formación de estolones Inicio de Floración Madurez fisiológica
Olluco	5 – I – 2004 7 – II – 2004 30 – III – 2004	Formación del botón floral Floración Madurez fisiológica
Isaño	5 – I – 2004 7 – II – 2004 30 – III – 2004	Formación de estolones – tuberización Formación de botón floral Fructificación
Maca	29 – XI – 2003 30 – XII – 2003 27 – I – 2004	Fase vegetativa Fase vegetativa Fase vegetativa

NOTA: Se recolectaron en tres oportunidades, para ver si existían diferencias anatómicas. Además la recolección de las hojas se realizó de la parte media de la planta.

3.3.2. CONDICIONES DE LABORATORIO

3.3.2.1. FIJACION DE LOS TEJIDOS DE LAS HOJAS

Para fijar los tejidos se utilizaron, para todos los especímenes, dos diferentes reactivos: alcohol al 70% y alcohol – formol – acético (FAA).

El alcohol al 70% endureció los tejidos provocando cambios en las formas. En cambio al utilizar FAA, se seccionaron los tejidos, sin provocar cambios y se dejaron en el reactivo para las respectivas observaciones.

Las hojas se cortaron en porciones pequeños para permitir una rápida penetración del fijador. Se mantuvieron los pedazos de las hojas en el fijador por 42 horas como mínimo antes de ser usado. Las muestras seccionadas, fueron extraídas del frasco con pinzas y se lavaron con agua corriente durante media hora a una hora.

3.3.2.2. PROCEDIMIENTO PARA CARACTERIZAR LA ANATOMIA FOLIAR DE LOS ESPECIMENES EN ESTUDIO: Según las recomendaciones de Cutler (1987).

Preparación de los tapones de zanahoria para sostener las hojas a cortar

De las porciones de zanahoria se cortaron discos de aproximadamente 3 a 4 mm de espesor con una navaja. Las rodajas de zanahoria se cortaron a lo largo del diámetro y las dos mitades se colocaron lado a lado.

Cortes transversales de las hojas

Las hojas se plegaron una o varias veces formando un sándwich con la zanahoria. Para aumentar la probabilidad de obtener buenos cortes se colocaron varias porciones de hojas entre los discos de zanahoria.

Cada sección cortada se deslizó sobre la hoja de la cuchilla lubricada con alcohol al 50%. Luego, se transportaron suavemente con un pincel a una cápsula petri con alcohol al 50%.

Aclaración de los tejidos

Los cortes fueron transferidos del alcohol al 50% con un pincel o pinzas finas a un platillo con agua. Con una aguja de disección o unas pinzas finas, se colocaron luego en un recipiente con hipoclorito de sodio sin diluir. Después de 5 minutos de inmersión de los tejidos en el blanqueador, los cortes se lavaron con agua destilada.

3.3.2.3. PROCEDIMIENTO PARA CARACTERIZAR EL TIPO Y DISTRIBUCIÓN DE ESTOMAS EN LAS HOJAS DE LOS ESPECIMENES EN ESTUDIO: Según las recomendaciones de Cutler (1987).

La superficie que se estudió (generalmente la parte media del limbo) se colocó cara abajo sobre un azulejo o placa de vidrio y se mojó con algunas gotas de hipoclorito de sodio. Un extremo se sujetó firmemente con un corcho y el otro se raspó suavemente con una hoja de afeitar. La navaja estaba a 90° respecto al plano de la hoja. Se raspó suavemente mientras se iba agregando más hipoclorito, lo necesario para mantener la

hoja bien húmeda. Si la hoja no se rompe a causa del raspado, se obtiene un área limpia y delgada. Esta técnica se utilizó para las hojas de cañahua, oca, y maca; debido a que las epidermis de estas especies se encuentran adheridas a los tejidos fundamentales de la hoja. En cambio en la quinua, tarwi, olluco e isaño; la técnica del raspado fue innecesario debido a que sus epidermis se desprendieron sin mayores problemas de los tejidos fundamentales. Para esta técnica se debe doblar la hoja (fresca) hasta que se rompa la superficie o cortar la superficie y sacar directamente, tirando una parte de la hoja hacia abajo con respecto a la otra parte, o tomar con las pinzas una capa superficial lo más delgada posible y desprenderla tirándola hacia atrás. La parte desprendida, se colocó en un recipiente con hipoclorito de sodio por unos minutos (con el fin de aclarar los tejidos) y luego se lavó con agua en una caja petri. También se aseguró que la superficie raspada o sacada directamente esté colocada correctamente hacia arriba.

Montaje: Según las recomendaciones de Rodríguez y Villarroel (1998).

- a) El material que se observó al microscopio se llevó a una cubeta con agua. Para su montaje se introdujo un porta-objetos en la cubeta de manera que forme un plano inclinado.
- b) Se llevó el material, con la aguja enmangada sobre el porta objetos, trasladándola con movimiento ascendente hasta el centro de éste.
- c) Sujetando suavemente con la aguja enmangada el material que se colocó sobre el porta-objetos se saca suavemente de la cubeta. La separación del porta-objetos del agua fue de forma lenta, pero continua, procurando no perturbar el líquido.
- d) Se dejó escurrir el agua del porta-objetos, con lo que el material depositado quedó fijado.
- e) El porta-objetos se colocó sobre el pocillo de montar preparaciones microscópicas.
- f) Se colocó un cubre-objetos limpio apoyando primeramente un borde del mismo, sobre el porta-objetos dejándolo caer con un movimiento rápido.

- g) Con la aguja enmangada se oprimió ligeramente el cubre-objetos para eliminar el exceso de agua y las burbujas de aire que pudieran haber quedado en la preparación.
- h) La preparación se guardó en posición horizontal en la caja de preparaciones, para evitar desplazamientos del cubre-objetos.

Toma de fotografías

La preparación se colocó sobre la platina, sujetándola con las pinzas, para ser enfocada primeramente con el menor aumento. Posteriormente se incrementó a 128x y 320x de aumento girando el revolver (para obtener una imagen nítida se manipuló los tornillos macro y micrométricos). Finalmente se procedió a conectar la cámara al microscopio, para su respectiva “toma de fotografía”.

Conversión de datos obtenidos

Para obtener el tamaño real de lo observado en el microscopio, se colocó en la platina “papel milimetrado”, para ser observado a través del ocular graduado. De esta manera se pudo contar cuantos espacios ocupa un milímetro a 50,4x y 128x de aumento. Finalmente para calcular cuantos espacios ocupa un milímetro a 320x de aumento, se realizó una regresión lineal, tal como se muestra en al Cuadro 4.

Cuadro 4. Regresión lineal para calcular: cuantos espacios ocupa un milímetro a 320x de aumento

X Aumento	Y Espacios	X*Y	X²	a = 7,38 b = 1,20 Y = Espacios X = Aumento Y = a + b X Y = 7,38 + 1,20 X
50,40	68,00	3427,2	2540,16	
128,00	161,33	20650,24	16384	
178,40	229,33	24077,44	18924,16	

- Para 50,4x de aumento: 1mm = 68,00 espacios.
- Para 128x de aumento: 1mm = 161,33 espacios.
- Para 320x de aumento: 1mm = 392,26 espacios.

- La equivalencia que se utilizó para obtener micras (μ) fue: $1\text{mm} = 1000\mu$.
- Para calcular el área que se observaba a través del ocular graduado, se utilizó la formula: $A = \pi r^2$
- Los datos numéricos que se detallan en los resultados, son promedios de diez observaciones.

3.3.2.4. PROCEDIMIENTO PARA DETERMINAR INDIRECTAMENTE LA ABSORCIÓN DE CO₂ EN PLANTAS C₃ Y C₄: Según las recomendaciones de Urcullo (1995)

Para la determinación indirecta de la absorción de CO₂, se midió el pH. El pH de la solución nos determinó la concentración parcial del CO₂ en la fase gaseosa. Este valor nos indico hasta qué punto la planta capto CO₂ de su ambiente.

- a) Se preparó una solución indicadora de concentración de CO₂ pesando 84 mg de NaHCO₃ y 7,46 g de KCl. Disolver cada producto en 100 ml de agua, luego se mezclo y se completo a 1 litro con agua destilada. Se añadieron unas gotas de azul de bromotimol ya preparado hasta lograr una coloración azul media (ni muy débil ni muy intensa). Se midió el pH de esta solución, dejando abierto el matraz donde se preparó para que se equilibre con la atmósfera del lugar. Para preparar la solución de azul de bromotimol se disolvió 0.1 g de azul de bromotimol en 100 ml de agua destilada, agregando una traza (o 1 gota por litro) de hidróxido de amonio para virar la solución a color azul intenso. Cuando la presión parcial de CO₂ va subiendo la solución se va haciendo más ácida y el color de la solución se vuelve amarillo, y cuando baja la concentración de iones H⁺ por la desaparición del CO₂, el color se vuelve primeramente verde, después azul y la solución es más básica.
- b) Se prepararon 2 recipientes de plástico. Se lleno cada uno con agua corriente hasta 2/3 de su volumen. En uno de ellos se introdujo una rama de cada especie andina y en el otro una rama de maíz. Es importante que se corte la planta del tamaño adecuado dentro del agua para que no penetre aire, que la planta no este doblada y que todas las ramas tengan el mismo número aproximado de hojas y de la misma edad.

- c) Se introdujo cada uno de los recipientes en un frasco transparente de mayor tamaño, se colocó en el frasco grande 10 ml de la solución preparada como en el inciso a. Se cerraron los recipientes herméticamente. El frasco exterior no debe ser muy grande.
- d) Se expusieron los recipientes con una especie andina y otro con maíz a la luz intensa (del sol) por el lapso de dos horas como mínimo.
- e) Al final del experimento, se midieron el pH y la temperatura de la solución desarmando el sistema. Para determinar los valores de consumo de mg CO₂ /litro se utilizaron los valores de la Tabla 1 (temperatura de 20°C).

Tabla 1. Valores de pH de una solución de XHCO₃ en dependencia del contenido de CO₂ de la fase gaseosa por encima de la solución: Todos los valores en mg CO₂/l

PH	Temperatura (°C)			
	0	10	20	30
7.2	3.18	3.99	5.08	6.18
7.3	2.53	3.17	4.03	4.91
7.4	2.02	2.52	3.20	3.90
7.5	1.61	1.99	2.54	3.10
7.6	1.29	1.63	2.02	2.51
7.7	1.03	1.29	1.64	1.99
7.8	0.82	1.03	1.30	1.59
7.9	0.65	0.82	1.03	1.26
8.0	0.52	0.66	0.82	1.00
8.1	0.42	0.53	0.67	0.80
8.2	0.33	0.42	0.53	0.65
8.3	0.27	0.33	0.42	0.51
8.4	0.21	0.26	0.33	0.41
8.5	0.17	0.21	0.27	0.32

FUENTE: Urcullo S, 1995. (Guía de Laboratorio Fisiología Vegetal)

4. RESULTADOS Y DISCUSION

Para la descripción de las variables, se ha visto por conveniente dividir este acápite en dos partes, en la primera se interpretará la anatomía y morfología foliar de las especies de los cultivos en estudio, tomando en cuenta las siguientes características morfológicas: forma de la hoja y/o foliolo, características de la cutícula, forma de las células de la epidermis, forma de las células del parénquima en empalizada y esponjoso, disposición anatómica de las hojas, características de los estomas; en la segunda parte se interpretará la fisiología, tomando en cuenta las siguientes características fisiológicas: relación anatómica con la fisiología y la medición indirecta de la absorción de CO₂.

4.1. CARACTERISTICAS MORFOLOGICAS

4.1.1. FORMA DE LA HOJA Y/O FOLIOLO

Los datos de la forma de la hoja y/o foliolo de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 5.

Cuadro 5. Morfología de la hoja y/o foliolo de las especies de los cultivos en estudio

Caracteres	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Por su Composición	Simple	Simple	Compuesta	Compuesta	Simple	Simple	Compuesta
Por la forma del limbo y/o foliolo.	Lanceolada y Romboidal	Romboidal	Oblanceolada	Obcordada	Cordada y Reniforme	Peltada	Profundamente lobulada
Por la forma de la nervadura.	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada	Pinnati-nervada
Por la forma del ápice.	Agudo y atenuado	Agudo	Agudo	Retuso	Agudo y obtuso	Cuspidado redondo	Agudo
Por la base de la hoja.	Obtuso	Obtuso	Atenuado	Agudo	Agudo	—————	—————
Por la forma del borde.	Dentado	Pinnati-lobulada	Entero	Entero	Entero	Pinnati-lobulada	Pinnati-secta

FUENTE: Elaboración propia.

La hoja de la **quinua** es simple: por la forma del limbo, presenta un carácter dimorfo debido a que las hojas de la parte apical presentan una forma lanceolada, en cambio las hojas de la parte basal, presentan una forma romboidal (Figura 8), aspecto corroborado por Nelson (1968), citado por Tapia (1997) quien indica que, las hojas son de carácter

polimorfo en una sola planta: las hojas basales son romboides, mientras que las hojas superiores, generalmente alrededor de la inflorescencia, son lanceoladas. La hoja romboidal, presenta una nervadura pinnatinervada, ápice agudo, base obtusa, borde dentado. La hoja lanceolada es pinnatinervada, con ápice atenuado, base obtusa y borde dentado.



Figura 8. Hoja lanceolada (izquierda) y romboidal (derecha) de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd) (ESC. 1:1); l: limbo; p: peciolo.

Las hojas apicales de la **cañahua** no presentan peciolo, es decir, las hojas son sésiles a diferencia de las hojas basales de la planta, donde se puede observar claramente que las hojas son pecioladas, aseveración corroborada por León (1964), citado por Tapia (1997) quien indica que cerca al ápice, el peciolo es casi descubierto y las hojas son sésiles y protegen a la inflorescencia. Por su parte Calle (1980), menciona que las hojas terminales son sésiles, y las hojas centrales y basales son pecioladas. Morfológicamente la hoja simple de la cañahua, presenta una forma del limbo romboidal, nervadura pinnatinervada, ápice agudo, base obtusa y un borde pinnatilobulado, con tres lóbulos generalmente (Figura 9), de la misma manera León (1964), citado por Tapia (1997), menciona que en la parte superior la hoja se divide en tres lóbulos, rara vez con dientes.

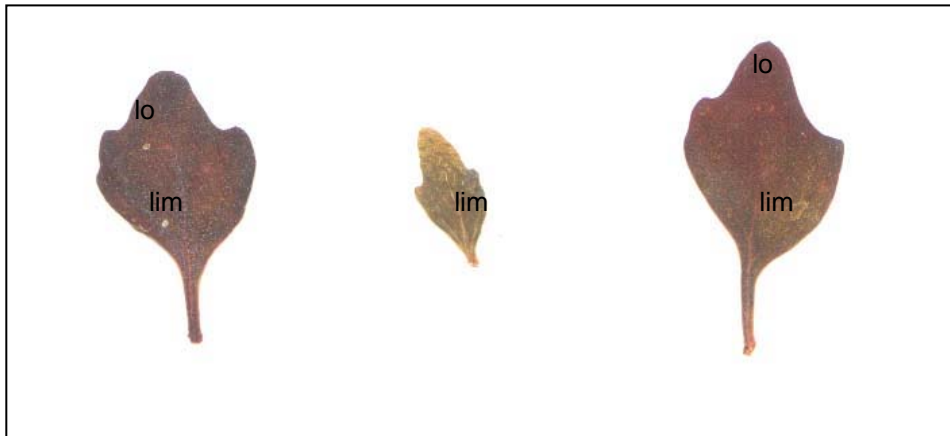


Figura 9. Hoja peciolada (derecha e izquierda) de la cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen) y sésil (centro) (ESC. 1:1); lo: lóbulos; l: limbo; p: peciolo.

La hoja palmaticompuesta (digitada) del **tarwi** presenta siete, ocho y nueve folíolos, aseveración corroborada por Gross (1982), quien señala que en algunos casos el número de folíolos puede ser de cinco a doce. Por su parte Quispe (1997), indica que la hoja del tarwi es digitada, generalmente con ocho folíolos. Los folíolos son oblanceolados, a diferencia de Gross (1982), quien afirma que los folíolos varían entre ovalados a lanceolados, esta diferencia encontrada, fundamentalmente se atribuye a que el citado autor no menciona la variedad o procedencia de la semilla. Además los folíolos, presentan una nervadura pinnatinervadas, ápice agudo, base atenuada y borde entero (Figura 10).

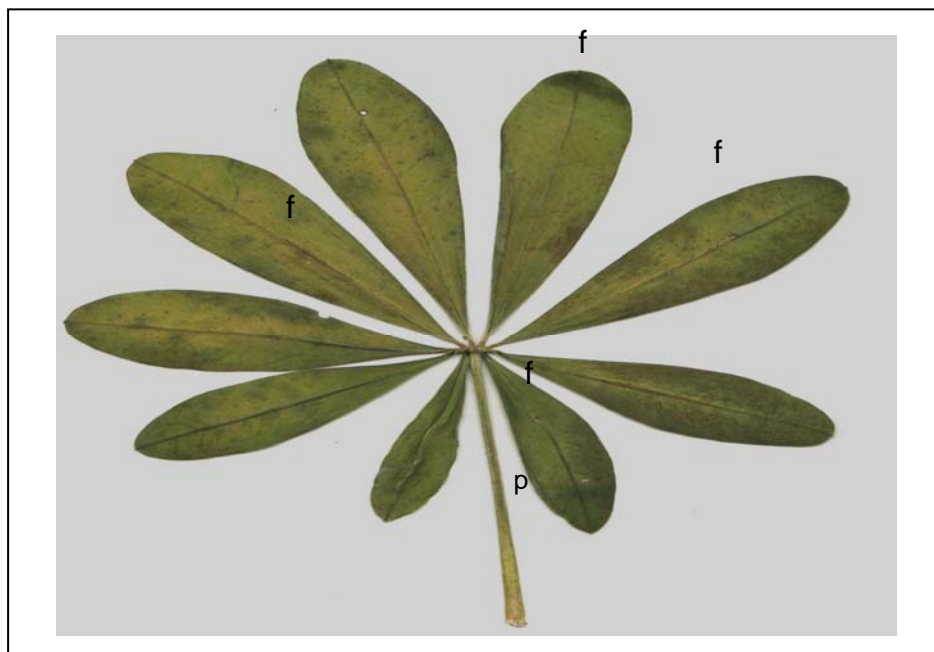


Figura 10. Hoja del tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet) (ESC. 1:1); f: folíolo; p: peciolo.

La hoja palmaticompuesta (digitada) de la **oca** está compuesta por tres folíolos, aspecto corroborado por León (1968), citado por Tapia (1997) quien indica que la hoja de la oca es muy característica, trifoliada con peciolo de longitud muy variable (2 a 9 cm) y pubescente. Por su parte Cárdenas (1989), citado por Quispe (1997), indica que las hojas de la oca están colocadas a lo largo del tallo espaciadas por entrenudos, los peciolos de 2 a 20 cm de longitud y la lámina es de mayor tamaño en la base de la planta. Además los folíolos, presentan una forma obcordada, nervadura pinnatinervada, ápice retuso, base agudo y borde entero (Figura 11).



Figura 11. Hoja de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.) (ESC. 1:1); f: folíolo; p: peciolo.

La hoja del **olluco** es simple y suculenta: por la forma de la lámina, presenta un carácter polimorfo debido a que algunas hojas son cordadas y otras son semi-reniformes, al respecto Tapia (1997) menciona que la lámina es acorazonada. Por su parte Vimos et al. (1988) al analizar 50 caracteres, manifiestan que la mayoría de las hojas tenía formas cordada (61%), semi-reniforme (32%) y ovato-cordada (4%). Además las hojas, presenta una nervadura pinnatinervada, ápice agudo y/o obtuso y una base aguda, aseveración corroborada por Cárdenas (1969), citado por Callisaya (1998) quien menciona que las hojas presentan un ápice obtuso o redondeado y una base cuneada; el borde de la hoja es entero (Figura 12).

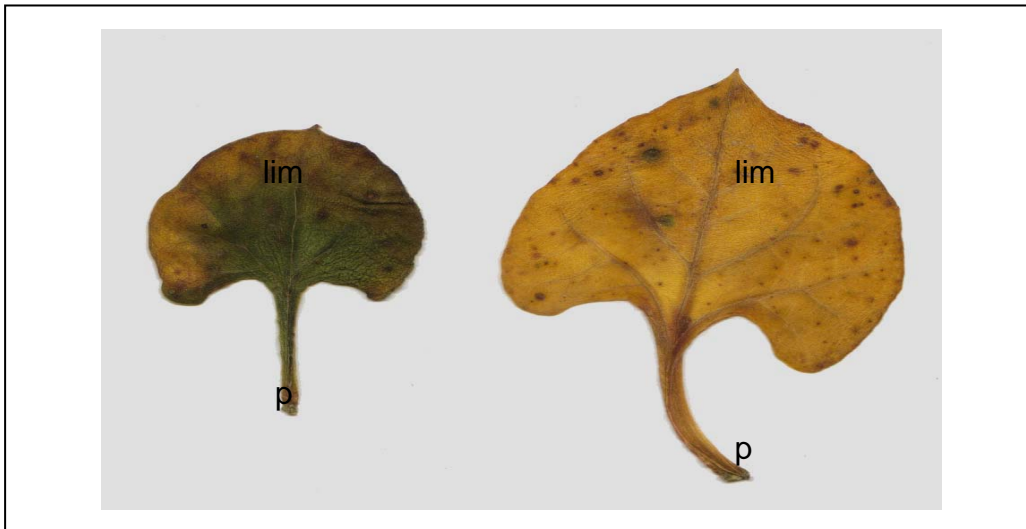


Figura 12. Hoja del olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.) (ESC. 1:1); l: limbo; p: peciolo.

La hoja del **isaño** es simple y peltada, al respecto Tapia (1997) menciona que las hojas de la mashwa (isaño) son alternas, simples y con un peciolo bastante alargado. Además la hoja del isaño, presenta una nervadura palmatinervada, borde pinnabífido (regularmente 3 a 5-bifidas e irregularmente 4-bifidas), (Figura 13).

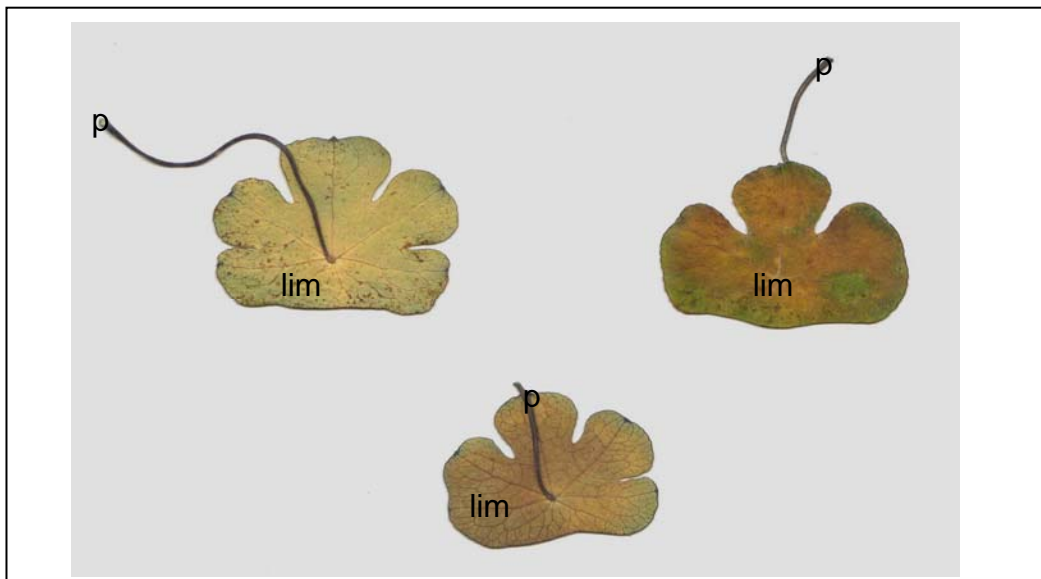


Figura 13. Hoja del isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.) (ESC. 1:1); l: limbo; p: peciolo.

La hoja de la **maca** es pinnaticompuesta debido a que el peciolo se prolonga en raquis, aspecto corroborado por Espinoza (1988) quien afirma que la hoja de la maca tiene un raquis plano en forma de roseta y de color verde intenso. El limbo se encuentra dividido en folíolos dispuestos en forma opuesta. Cada folíolo, a su vez, está dividido en

segmentos foliares con bordes profundamente lobulados. La forma de los folíolos es lineal, ápice agudo, borde entero y en general la hoja compuesta presenta una nervadura pinnatinervada (Figura 14).



Figura 14. Hoja de la maca (*Lepidium meyenii* Walp.) (ESC. 1:1); f: folíolo; p: peciolo; r: raquis

Las características morfológicas observadas nos permiten afirmar que el olluco, quinua y cañahua, por presentar un carácter suculento y carnosos, en el orden descrito anteriormente, almacenan mayor cantidad de agua dentro sus células foliares y por lo tanto tienen la capacidad de adaptarse a medios secos, característica de las halófitas y plantas sometidas a condiciones de sequía, conforme al reporte de Cutler (1987). Por su parte la maca presenta una reducción del área foliar, condición que le atribuye similares capacidades.

Por otro lado la gran cantidad de cristales de oxalato sobre las hojas de la quinua, cañahua y oca, dan apariencia de un espejo que refleja la radiación solar recibida, reduciendo de esta manera el proceso de la transpiración y más aún en el caso de la oca, por presentar gran cantidad de tricomas. Dicha característica les permiten retener mayor humedad en la superficie de la hoja.

4.1.2. CARACTERISTICAS DE LA CUTICULA

Las superficies foliares (cutícula) de las especies de los cultivos: quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; son lisas, debido a que se observó que a un aumento de 800x, la cutícula no presenta, para ninguno de los especímenes en estudio, irregularidades en su superficie (Figura 15), al respecto Dizes y Bonifacio (1991) menciona que la superficie de la cutícula de la quinua y cañahua a menudo está marcada de estrías, pero algunas variedades son casi lisas.

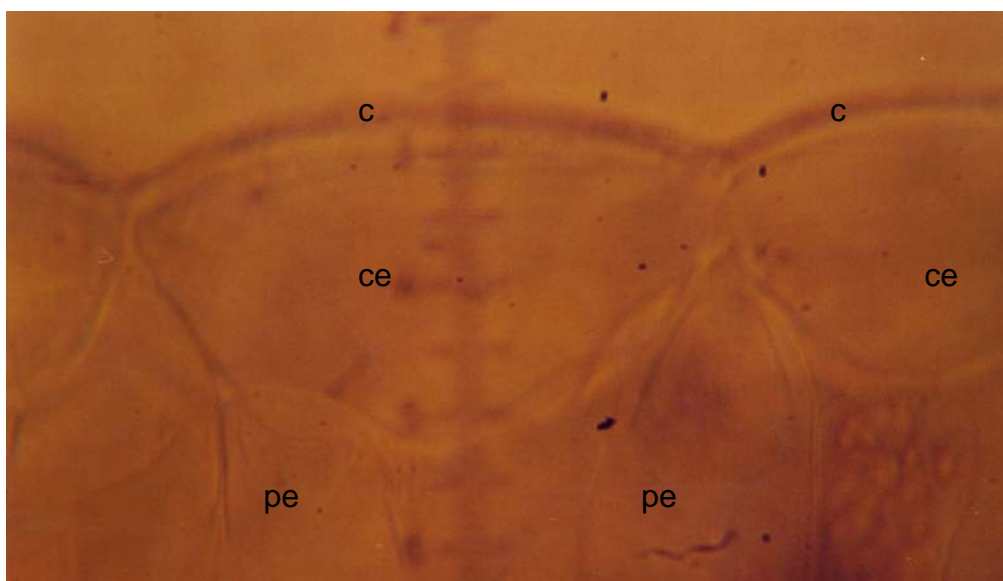


Figura 15. Sección transversal de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), mostrando la estructura de la cutícula, (320x); c: cutícula; ce: célula epidérmica; pe: parénquima en empalizada.

Los datos del grosor de la cutícula de la hoja de quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestran en el Cuadro 6.

Cuadro 6. Grosor de cutículas de las especies de los cultivos en estudios

Superficie	Quinua (μ)	Cañahua (μ)	Tarwi (μ)	Oca (μ)	Olluco (μ)	Isaño (μ)	Maca (μ)
Adaxial	5,58	5,15	3,61	3,09	4,12	2,57	3,61
Abaxial	5,54	3,95	3,09	3,09	5,15	2,32	4,12

FUENTE: Elaboración propia.

La cutícula adaxial presenta un grosor de 5,58 μ para la quinua y 5,15 μ para la cañahua. Mientras la abaxial en estos especímenes es de menor grosor. Sin embargo en los especímenes del olluco y la maca se observa lo contrario, es decir, la cutícula abaxial es de mayor grosor que la adaxial. Además, la cutícula adaxial y abaxial de la oca, presentan el mismo grosor, tal como se aprecia en el Cuadro 6. La presencia de la cutícula adaxial y abaxial en la quinua, es corroborado por Gandarillas (1983), quien indica que sobre la superficie exterior de la hoja de la quinua, se observa una cutícula delgada que está en contacto con el aire.

La cutícula tiene un grosor variable en los distintos especímenes y generalmente es más gruesa en la quinua seguida por la cañahua, olluco y maca; lo que significaría que estos especímenes, en el orden descrito anteriormente, tienen la capacidad de adaptarse a medios secos y/o condiciones de estrés hídrico. Sin embargo el tarwi, oca y especialmente el isaño, son todo lo contrario, por presentar cutículas de menor grosor.

En particular el isaño se caracteriza por presentar una cutícula delgada (Cuadro 6) y un hábito de crecimiento rastrero. Este resultado, si fuese confirmado en experimentos bajo condiciones controladas para el cultivo del isaño, significaría que este espécimen tiene la capacidad de adaptarse a condiciones de semisombra.

4.1.3. FORMA DE LAS CELULAS DE LA EPIDERMIS

Los datos de la forma de las células de la epidermis de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 7.

Cuadro 7. Morfología de las células de la epidermis de las especies de los cultivos en estudio

Epidermis	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Por su disposición	Tabular	Tabular	Tabular	Tabular	Tabular	Tabular	Tabular
Por su composición	Uni-estratificada	Uni-estratificada	Uni-estratificada	Uni-estratificada	Uni-estratificada	Uni-estratificada	Uni-estratificada
Forma de las células	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas	Iso-diamétricas aplanadas
Paredes celulares	Rectas	Rectas	Onduladas	Rectas y onduladas	Rectas	Rectas y onduladas	Onduladas

FUENTE: Elaboración propia.

Las epidermis adaxial y abaxial de la **quinua**, en un corte transversal, son tabular y uniestratificada, compuesta por células isodiamétricas dispuestas en placas aplanadas (Figura 16), al respecto Gandarillas (1983), menciona que en un corte transversal la epidermis de la hoja de la quinua está constituida por células más largas que anchas. En un corte longitudinal, las células de la epidermis adaxial y abaxial de la quinua, presentan paredes celulares con superficies rectas, llegando a formas figuras pentagonales y hexagonales (Figura 23 y 24).

Las células de la epidermis adaxial y abaxial de la **cañahua** (Figura 17, 25 y 26), son semejantes a las de la quinua, al respecto Zvietcovich (1985) afirma que las hojas de quinua así como las de cañahua tienen una estructura semejante.

Las epidermis adaxial y abaxial del **tarwi** (Figura 18, 27 y 28), **olluco** (Figura 20, 31 y 32) y **maca** (Figura 22, 35 y 36), en un corte transversal, presentan una disposición tabular y una composición uniestratificada, compuesta por células isodiamétrica dispuestas en placas aplanadas. Las células de las epidermis adaxial y abaxial, en un corte longitudinal, presentan paredes celulares con superficies onduladas en el caso del tarwi y la maca. En el caso del olluco, presentan paredes celulares con superficies rectas.

Las epidermis adaxial y abaxial de la **oca** (Figura 19, 29 y 30) y del **isaño** (Figura 21, 33 y 34), en un corte transversal, presentan una disposición tabular y una composición uniestratificada, compuesta por células isodiamétricas dispuestas en placas aplanadas. En un corte longitudinal, las células de las epidermis adaxial, presentan paredes celulares con superficies rectas a diferencia de las células de las epidermis abaxial quienes presentan paredes con superficies celulares onduladas.

La epidermis para todos los especímenes en estudio es uniestratificada, pero se advierte una diferencia en tamaño celular y/o grosor de la epidermis. Por ejemplo la epidermis de la quinua, cañahua, tarwi, olluco y maca; es delgada a comparación de las epidermis de la oca y isaño en la cual es gruesa. La diferencia en grosor se atribuye fundamentalmente a la composición del parénquima en empalizada, ya que el parénquima en empalizada de la oca y el isaño es uniestratificada, y el parénquima en empalizada de la quina, cañahua, tarwi, olluco y maca; es bi y triestratificado.

4.1.4. FORMA DE LAS CELULAS DEL PARENQUIMA EN EMPALIZADA Y ESPONJOSO

Los datos de la forma de las células del parénquima en empalizada y esponjoso de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 8.

Cuadro 8. Morfología de las células del parénquima en empalizada y esponjoso de las especies de los cultivos en estudio

Parénquima	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
en Empalizada	Poliédricas Alargadas (cilíndricas)	Poliédricas Alargadas (cilíndricas)	Poliédricas Alargadas (cilíndricas)	Poliédricas alargadas (cilíndricas)	Poliédricas alargadas (cilíndricas)	Poliédricas Alargadas (cilíndricas)	Poliédricas Alargadas (cilíndricas)
Esponjoso	Iso-diamétricas Alargadas	-----	Iso-diamétricas redondeadas	Iso-diamétricas redondeadas	Iso-diamétricas redondeadas	Iso-diamétricas Redondeadas	Iso-diamétricas Redondeadas

FUENTE: Elaboración propia.

a) Parénquima en empalizada

Las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial de la **quinua** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja, al respecto Gandarillas (1983), menciona que las células del parénquima en empalizada tienen la forma de prismas alargadas de diverso ancho (Figura 16).

Las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial y abaxial de la **cañahua** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja. También se debe mencionar que las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial son más alargadas y compactas que las células del parénquima en empalizada de la superficie abaxial, debido a que las células del parénquima en empalizada de la superficie abaxial son menos cilíndricas. Con relación a los espacios intercelulares y cámaras subestomáticas, se encuentran presentes en ambas superficies foliares (adaxial y abaxial), pero son más notorios y más frecuentes en la superficie abaxial de la hoja (Figura 17).

Las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial del **tarwi** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja. Además el parénquima en empalizada no es compacta, presentando espacios intercelulares entre células (Figura 18).

Las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial de la **oca** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja. Y en el interior de estas células se observa la presencia de cristales denominados “*drusas*”, al respecto Fahn (1982), menciona que las masas esféricas llamadas *drusas* están compuestas de sales de calcio (principalmente de oxalato de calcio). El mismo autor menciona que los cristales de oxalato cálcico se encuentran normalmente en la vacuola. Por su parte Cutler (1987), menciona que los cristales están generalmente compuestos por oxalato de calcio y muy raras veces por carbonato de calcio. El parénquima en empalizada es compacto y los espacios intercelulares no son notorios (Figura 19).

Las células del parénquima en empalizada del **olluco** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja. Además el parénquima en empalizada no es compacto y presenta espacios intercelulares entre células e incluso puede llegar a presentar espacios grandes en forma de pequeñas lagunas (Figura 20).

Las células del parénquima en empalizada de la superficie adaxial del **isaño** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja. Además en el interior de éstas células se puede observar la presencia de cloroplastos, localizados por todo el protoplasma, a diferencia de la afirmación de Lindorf (1984), quien indica que los cloroplastos se encuentran ubicados a lo largo de las paredes de las células del parénquima en empalizada, enfrente de los espacios intercelulares, con lo cual se garantiza la llegada del CO₂ a cada cloroplasto. El parénquima en empalizada es compacto y los espacios intercelulares no son notorios (Figura 21).

Las células del parénquima en empalizada de la **maca** son poliédricas alargadas (columnares), cuyos ejes longitudinales se encuentran perpendicularmente a la superficie de la hoja e incluso dan la apariencia de que estas células rodean a los haces vasculares. El parénquima en empalizada es compacto y los espacios intercelulares entre células no son notorios (Figura 22).

b) Parénquima esponjoso

Las células del parénquima esponjoso de la superficie abaxial de la **quinua** son isodiamétricas alargadas y redondeadas con espacios intercelulares y cámaras subestomáticas claramente observables, por su parte Gandarillas (1983) menciona que el parénquima esponjoso esta formado por células poliédricas y también prismáticas, con espacios intercelulares más grandes que en el parénquima en empalizada. Además en el interior de estas células se observa la presencia de “*drusas*” que a diferencia de las drusas de la oca estas se encuentran en el interior de las células del parénquima esponjoso (Figura 16), al respecto Dizes y Bonifacio (1991) menciona que en el parénquima se encuentran cristales de formas y dimensiones diversas.

La **cañahua** no presenta un parénquima esponjoso bien definido, por lo que en el presente trabajo se reporta la presencia de un parénquima en empalizada desarrollada en la superficie abaxial.

Las células del parénquima esponjoso del **tarwi** son isodiamétricas variables, pero generalmente predominan las formas redondeadas. Los espacios intercelulares entre células son mucho más notorios. Con respecto a las cámaras subestomáticas se presentan en ambos parénquimas (empalizada y esponjosa), pero son más frecuentes en la superficie abaxial de la hoja (Figura 18).

Las células del parénquima esponjoso de la **oca** son isodiamétricas variables redondeadas y los espacios intercelulares son notorios. Con respecto a las cámaras subestomáticas, solo se encuentran presentes en el parénquima esponjoso de la hoja (Figura 19).

Las células del parénquima esponjoso del **olluco** son isodiamétricas variables redondeadas. Los espacios intercelulares son notorios y grandes. Con respecto a las cámaras subestomáticas, se presentan ambos parénquimas (en empalizada y esponjoso), pero son más frecuentes y notorios (grandes) en el parénquima esponjoso de la hoja (Figura 20).

Las células del parénquima esponjoso del **isaño** son isodiamétricas variables, pero generalmente predominan las formas redondeadas y rectangulares, y los espacios intercelulares son notorios. Con respecto a las cámaras subestomáticas, solo se encuentran presentes en el parénquima esponjoso de la hoja (Figura 21).

Las células del parénquima esponjoso de la **maca** son isodiamétricas variables y los espacios intercelulares son pequeños debido a que el parénquima esponjoso es compacto. Con respecto a las cámaras subestomáticas estas se encuentran presentes en ambos parénquimas (en empalizada y esponjoso), pero son poco notorios y más frecuentes en el parénquima en empalizada (por el número de estomas) (Figura 22).

Por la presencia de drusas en el interior de las células del parénquima esponjoso en la quinua y en el interior de las células del parénquima en empalizada en la oca, nos permitimos afirmar que estos dos especímenes tienen la capacidad de adaptarse a condiciones edáficas salinas, ya que dichas drusas están compuestas generalmente por oxalatos de calcio (sales). Por otro lado la presencia de drusas disminuye el punto de crioscopia, es decir, estos especímenes tienen la capacidad de adaptarse a bajas temperaturas. Además Gonzales (1988), sugiere que los oxalatos actúan como reservorio de carbono y luego por oxidación se libera CO_2 y que este, luego, entre en el proceso de la fotosíntesis. Esto sería ventajoso dada la baja presión parcial de CO_2 existente en alturas mayores sobre el nivel del mar.

Los espacios intercelulares grandes y frecuentes en el parénquima en empalizada y esponjoso del olluco y el tarwi, podrían ejercer una función aislante para disminuir el efecto de las bajas temperaturas. Este resultado, si fuese confirmado en experimentos bajo condiciones controladas, explicaría el porque estos especímenes se adaptaron a temperaturas características de la zona andina, en donde se desarrollaron dichos cultivos.

4.1.5. DISPOSICIÓN ANATOMICA DE LAS HOJAS

Los datos de la disposición anatómica de las hojas de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestran en el Cuadro 9.

Cuadro 9. Tipos anatómicos foliares de las especies de los cultivos en estudio

Hoja	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Tipo anatómico	Dorsiventral	Isolateral	Dorsiventral	Dorsiventral	Dorsiventral	Dorsiventral	Dorsiventral

FUENTE: Elaboración propia.

La hoja de la **quinua** presenta un parénquima en empalizada biestratificada, desarrollada en la superficie adaxial y un parénquima esponjoso desarrollado en la superficie abaxial. Entre el parénquima en empalizada y esponjoso se encuentran células colectoras, por lo tanto el tipo anatómico de la hoja es bifacial o dorsiventral (Figura 16), aseveración corroborada por Zvietcovich (1985), Gandarillas (1983) y Dizes (1991) quienes afirman la presencia de células del parénquima esponjoso debajo de las células del parénquima en empalizada, compuesta por dos capas de células.

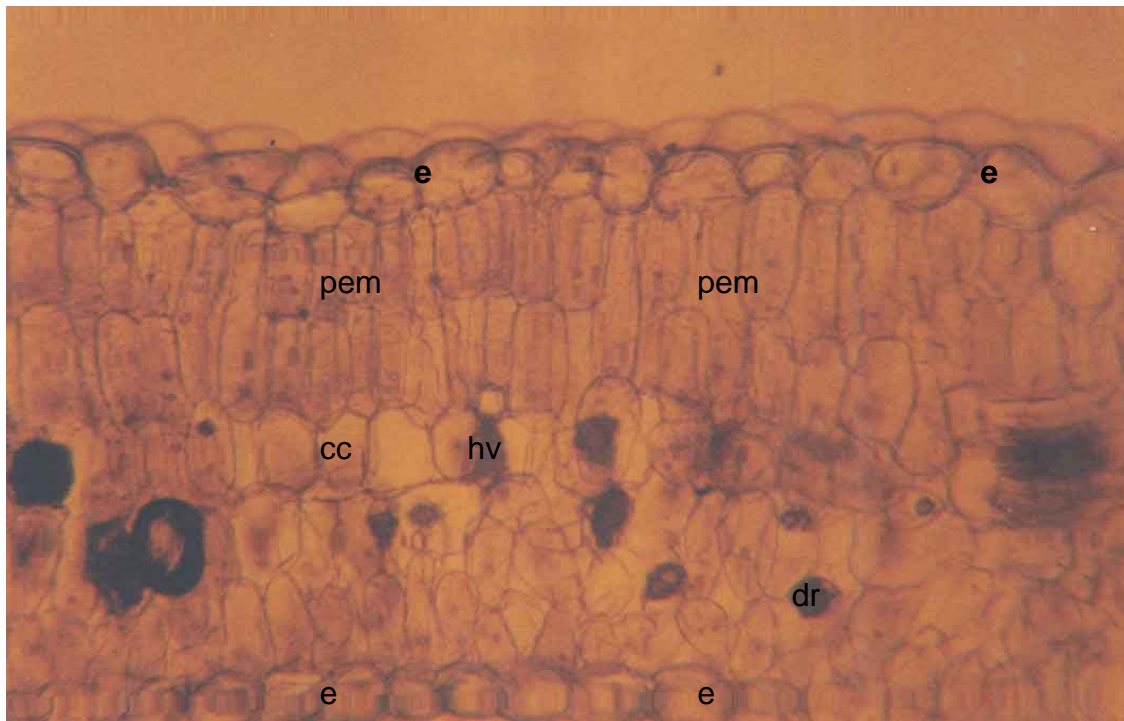


Figura 16. Sección transversal de la hoja de quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), (50,4x); e: epidermis; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; cc: células colectoras; hv: haz vascular; dr: drusas.

La hoja de la **cañahua**, presenta un parénquima en empalizada biestratificada, desarrollada en ambas superficies foliares (adaxial y abaxial), y en el centro de ambos parénquimas en empalizada, se encuentran las células colectoras, por lo tanto el tipo de anatómico de la hoja es equifacial o isolateral (Figura 17). Al respecto Zvietcovich (1985) menciona la presencia de células del parénquima esponjoso desarrolladas en la superficie abaxial, dando apariencia de un estrato de células en empalizada. Por su parte Dizes y Bonifacio (1991) indican que la cañahua presenta un parénquima en empalizada con muchas capas de células, y un parénquima esponjoso.

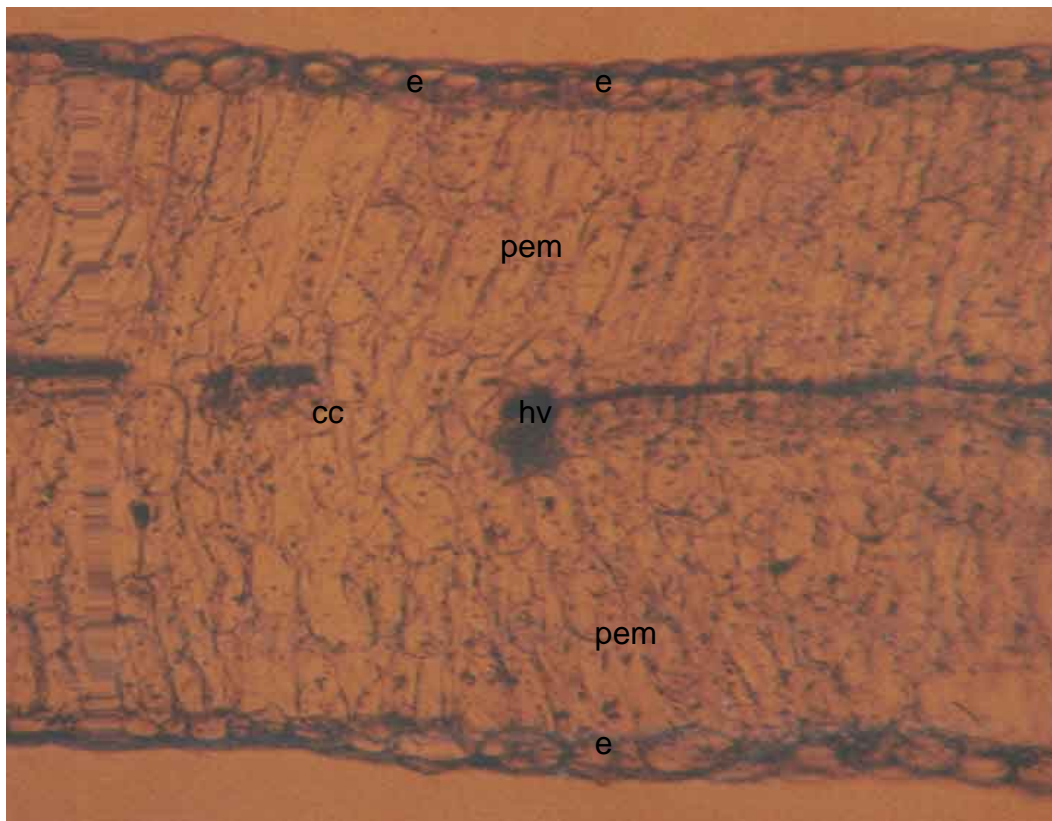


Figura 17. Sección transversal de la hoja de cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), (50,4x).
e: epidermis; pem: parénquima en empalizada; cc: células colectoras; hv: haz vascular.

La hoja del **tarwi** y de la **oca**, presenta un parénquima en empalizada triestratificada y uniestratificada respectivamente desarrollada en la superficie adaxial, y un parénquima esponjoso (para ambos especímenes) desarrollado en la superficie abaxial, por lo tanto el tipo anatómico de la hoja del tarwi y la oca, es bifacial o dorsiventral (Figura 18 y 19).

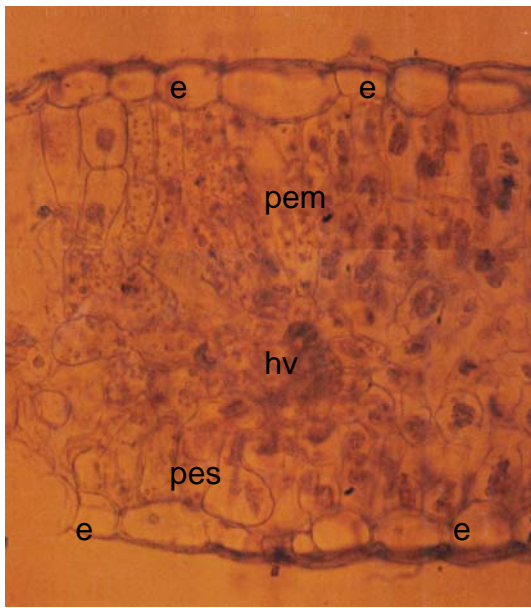


Figura 18. Sección transversal de la hoja de tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), (128x).

e: epidermis; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; hv: haz vascular; dr: drusas.

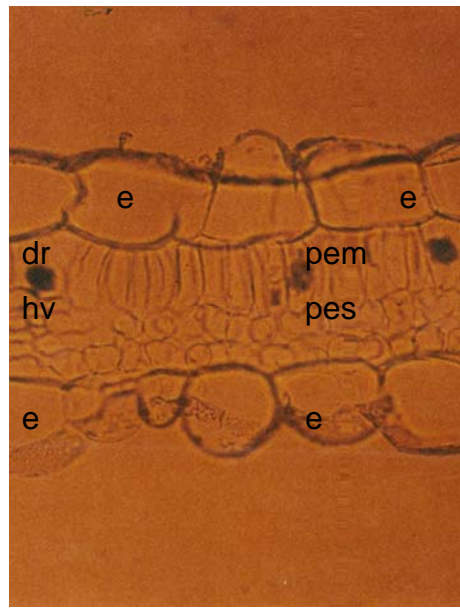


Figura 19. Sección transversal de la hoja de oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), (128x).

La hoja del **olluco** y del **isaño**, presentan un parénquima en empalizada triestratificada y uniestratificada (respectivamente) desarrollada en la superficie adaxial, y un parénquima esponjoso (para ambos especímenes) desarrollado en la superficie abaxial. Y entre el parénquima en empalizada y esponjoso (de ambos especímenes) se encuentran las células colectoras, por lo tanto el tipo anatómico de la hoja del olluco y del isaño, es bifacial o dorsiventral (Figura 20 y 21).

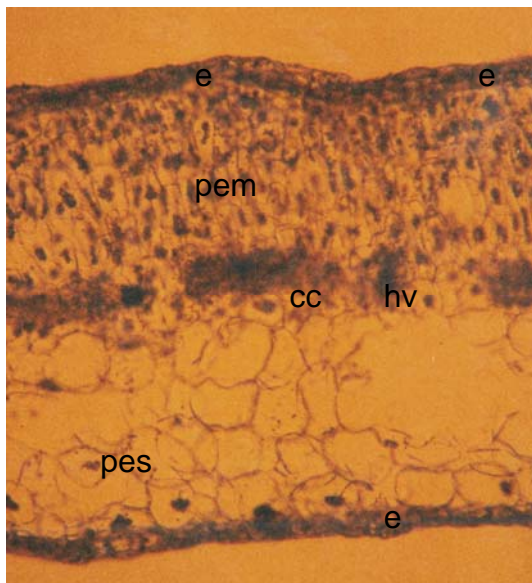


Figura 20. Sección transversal de la hoja de olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), (50,4x).

e: epidermis; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; cc: células colectoras; hv: haz vascular.

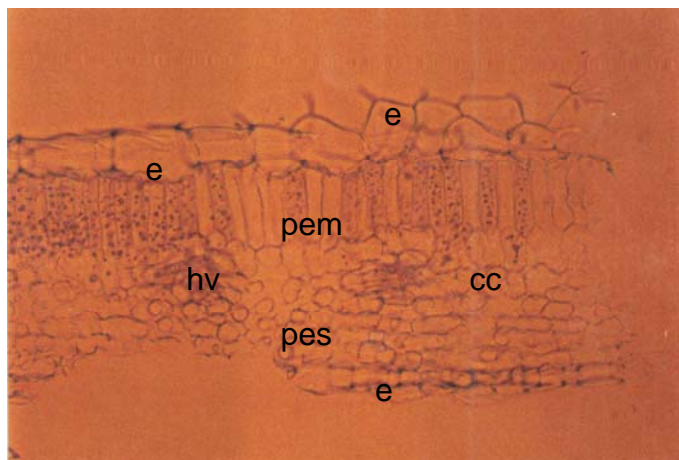


Figura 21. Sección transversal de la hoja de isaño (*Tropaeolum tuberosum* R.et P.), (128x).

La hoja de la **maca**, presenta un parénquima en empalizada triestratificada desarrollada en la superficie adaxial y un parénquima esponjoso compacto desarrollado en la superficie abaxial. Entre el parénquima empalizada y esponjoso se encuentra desarrollado las células colectoras, por lo tanto el tipo anatómico de la hoja es bifacial o dorsiventral (Figura 22). A pesar de diferenciarse los parénquimas en empalizada y esponjoso, se puede advertir que el mesófilo foliar es compacto, dando la apariencia de una planta sometida a condiciones de sequía. Al respecto, Cutler (1987) menciona que el mesófilo compacto con pocos espacios aéreos ha sido considerado asimismo como un carácter xeromórfico.

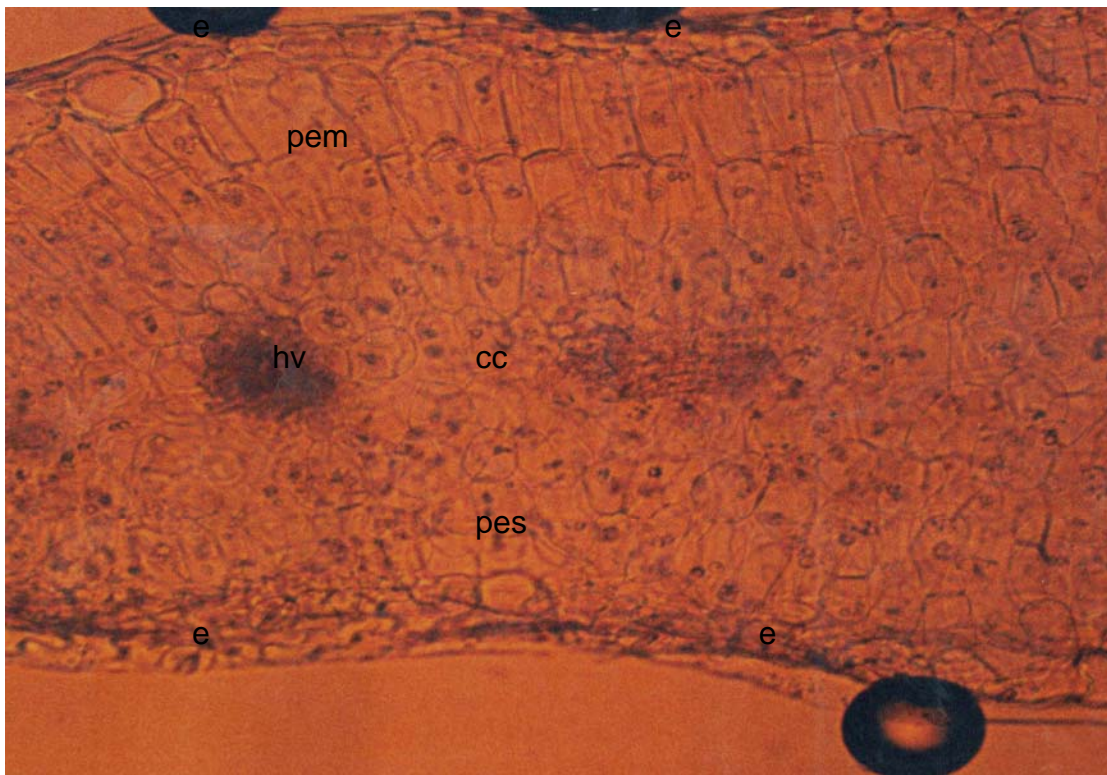


Figura 22. Sección transversal de la hoja de maca (*Lepidium meyenii* Walp.), (128x).
e: epidermis; pem: parénquima en empalizada; pes: parénquima esponjoso; cc: células colectoras;
hv: haz vascular.

La disposición anatómica de las hojas nos permite afirmar, conforme al reporte de Mujica y Jacobsen (1999), que los especímenes que han desarrollado parénquima en empalizada bi y triestratificada; como la quinua, tarwi, olluco y maca, tienen la capacidad de adaptarse a condiciones de sequía, más aún el espécimen de la cañahua por presentar un parénquima en empalizada biestratificado desarrollado en ambas superficies, a diferencia de la oca y el isaño, que presenta un parénquima en empalizada uniestratificado.

4.1.6. CARACTERISTICAS DE LOS ESTOMAS

a) Localización de los estomas

La determinación de la localización de estomas de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 10.

Cuadro 10. Localización de estomas de las especies de los cultivos en estudio

Estomas	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Locación	Anfi-estomática	Anfi-estomática	Anfi-estomática	Hipo-estomática	Anfi-estomática	Hipo-estomática	Anfi-estomática

FUENTE: Elaboración propia.

En las hojas de la **quinua** (Figura 23 y 24), **cañahua** (Figura 25 y 26), **tarwi** (Figura 27 y 28), **olluco** (Figura 31 y 32) y **maca** (Figura 35 y 36), los estomas se encuentran presentes en la superficie adaxial y abaxial, por lo tanto las hojas son del tipo anfiestomática. En las hojas de la **oca** (Figura 29 y 30) y el **isaño** (Figura 33 y 34), los estomas solo se encuentran presentes en la superficie abaxial, por lo tanto las hojas son del tipo hipostomática, al respecto Rodríguez (2000), afirma que la hoja que presenta estomas en ambas epidermis (adaxial y abaxial), se denomina “*hoja anfiestomática*” y cuando solo presentan estomas en la epidermis abaxial, la hoja se denomina “*hoja hipostomática*”. En el caso de la quinua y la cañahua esta aseveración es corroborada por Dizes y Bonifacio (1991), quienes indican que los estomas en estos especímenes se encuentran en las dos caras del limbo en un número mas o menos igual (hojas anfiestomáticas).

La presencia o ausencia de estomas en la superficie adaxial esta determinada por la composición del parénquima en empalizada. Así por ejemplo en un parénquima en empalizada uniestratificada, como de la oca y el isaño, los estomas no se encuentran en la superficie adaxial, debido a que los cloroplastos de las células del parénquima en empalizada pueden obtener CO₂ proveniente del parénquima esponjoso. En cambio los parénquimas en empalizada bi y triestratificados, como de la quinua, cañahua, tarwi, olluco y maca, presentan estomas en la superficie adaxial, debido a que las células más próximas a la superficie adaxial, no pueden obtener CO₂ provenientes del parénquima

esponjoso. Es por esta razón, que las superficies adaxiales presentan estomas, con el objetivo de asegurar un suministro continuo de CO₂ a los cloroplastos de las células más próximas a la superficie adaxial.

b) Tipos de estomas

La determinación del tipo de estomas de la epidermis adaxial y abaxial foliar de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 11 y 12, respectivamente.

Cuadro 11. Tipo de estomas de la epidermis adaxial foliar de las especies de los cultivos en estudio

Estomas	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Tipo de estoma	Anomocítico	Anomocítico	Anomocítico	No se observaron estomas	Paracítico	No se observaron estomas	Anisocítico
Frecuencia (N°est/mm ²)	95	80	85	No se observaron estomas	55	No se observaron estomas	251
Patrón de distribución	Errática	Errática	Errática	No se observaron estomas	Errática	No se observaron estomas	Errática
Longitud oclusivas (micras)	27,33	25,78	28,10	No se observaron estomas	29,91	No se observaron estomas	22,00
Longitud ostiolo (micras)	14,95	13,40	13,15	No se observaron estomas	15,81	No se observaron estomas	11,34

FUENTE: Elaboración propia.

Cuadro 12. Tipo de estomas de la epidermis abaxial foliar de las especies de los cultivos en estudio

Estomas	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Tipo de estoma	Anomocítico	Anomocítico	Anomocítico	Anisocítico	Paracítico	Anomocítico	Anisocítico
Frecuencia (N°est/mm ²)	109	93	102	103	66	182	201
Patrón de distribución	Errática	Errática	Errática	Errática	Errática	Errática	Errática
Longitud oclusivas (micras)	27,07	27,33	30,94	34,72	29,91	27,50	22,34
Longitud ostiolo (micras)	14,18	14,43	15,21	19,42	15,47	12,20	12,03

FUENTE: Elaboración propia.

En las epidermis adaxial y abaxial foliares de la **quinua**, las células oclusivas se encuentran rodeadas por células que no difieren del resto de las células epidérmicas, por lo tanto los estomas son del tipo anomocítico, al respecto Dizes y Bonifacio (1991) mencionan que no existen células anexas. La frecuencia estomática en la epidermis abaxial, con 109 estomas/mm², es mayor que en la epidermis adaxial, con 95 estomas/mm². El patrón de distribución, tanto en la epidermis adaxial y abaxial, es errático. La longitud de las células oclusivas y el ostiolo, en la epidermis adaxial, con 27,33 y 14,95 μ respectivamente, es mayor que en la epidermis abaxial, con 27,07 y 14,18 micras respectivamente (Figura 23 y 24).

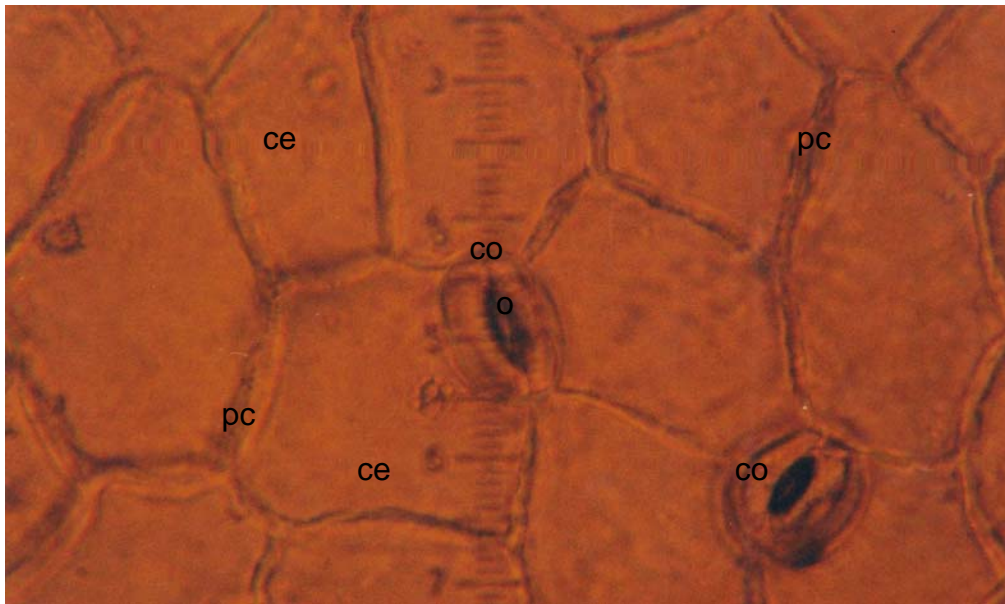


Figura 23. Epidermis adaxial de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

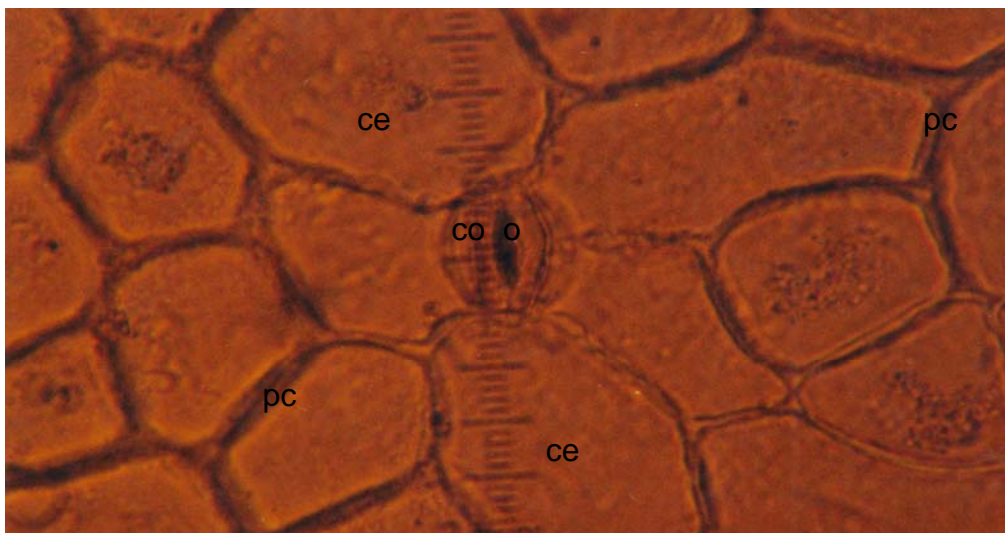


Figura 24. Epidermis abaxial de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

En las epidermis adaxial y abaxial foliares de la **cañahua**, las células oclusivas se encuentran rodeadas por células que no difieren del resto de las células epidérmicas, por lo tanto los estomas son del tipo anomocítico. La frecuencia estomática en la epidermis abaxial, con 93 estomas/mm², es mayor que en la epidermis adaxial, con 80 estomas/mm². El patrón de distribución, tanto en la epidermis adaxial y abaxial, es errático. La longitud de las células oclusivas en la epidermis adaxial, con 27,78 μ es mayor que en la epidermis abaxial, con 27,33 μ.. La longitud del ostiolo en la epidermis abaxial, con 14,43 μ es mayor que en la epidermis adaxial, con 13,40 μ (Figura 25 y 26).

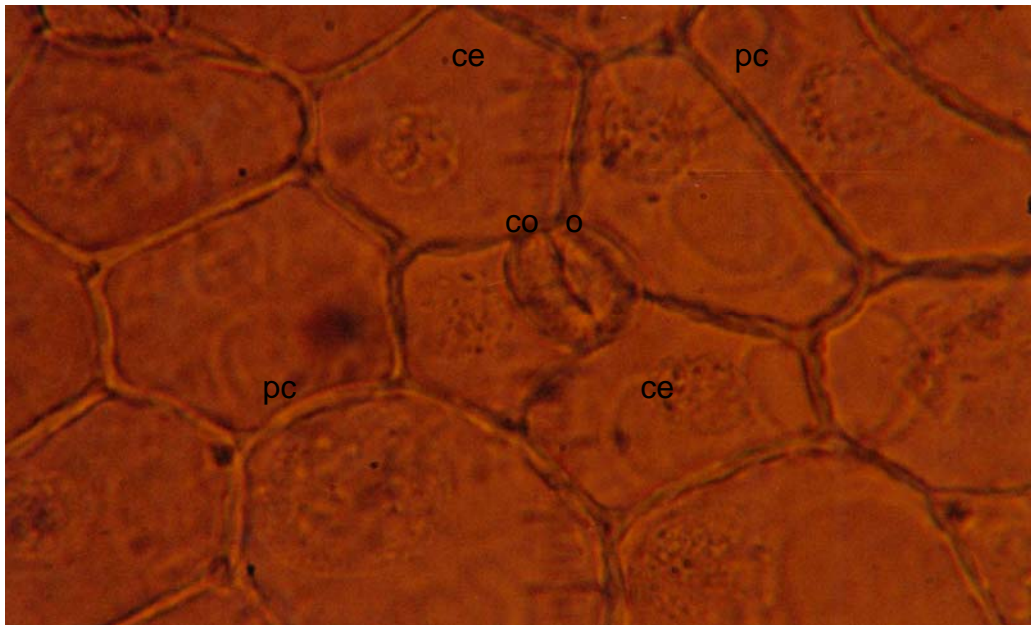


Figura 25. Epidermis adaxial de la cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

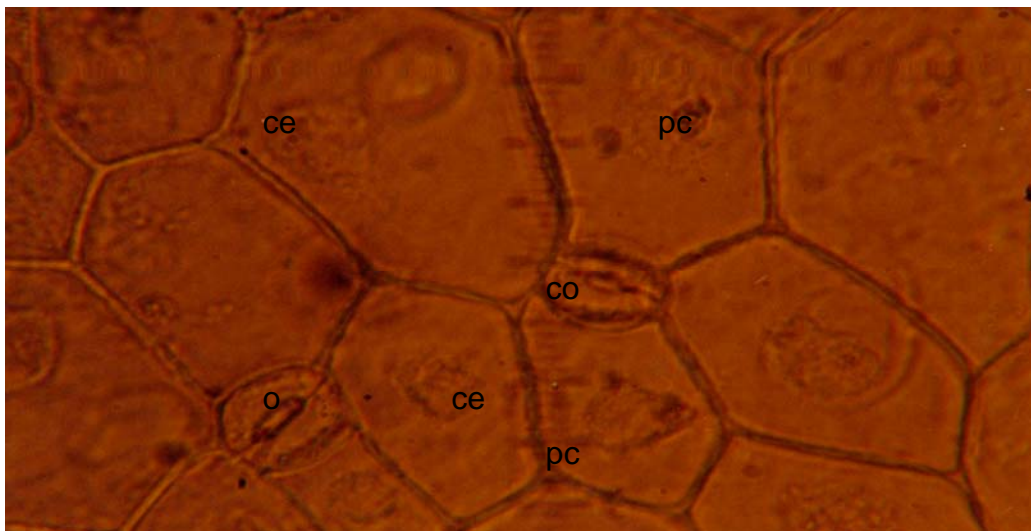


Figura 26. Epidermis abaxial de la cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

En las epidermis adaxial y abaxial foliares del **tarwi**, las células oclusivas se encuentran rodeados por células que no difieren del resto de las células epidérmicas, por lo tanto los estomas son del tipo anomocítico. La frecuencia estomática en la epidermis abaxial, con 102 estomas/mm², es mayor que en la epidermis adaxial, con 85 estomas/mm². El patrón de distribución, tanto en la epidermis adaxial y abaxial, es errático. La longitud de las células oclusivas y el ostiolo, en la epidermis abaxial, con 30,94 y 15,21 μ respectivamente, es mayor que en la epidermis adaxial, con 28,10 y 13,15 μ respectivamente (Figura 27 y 28).

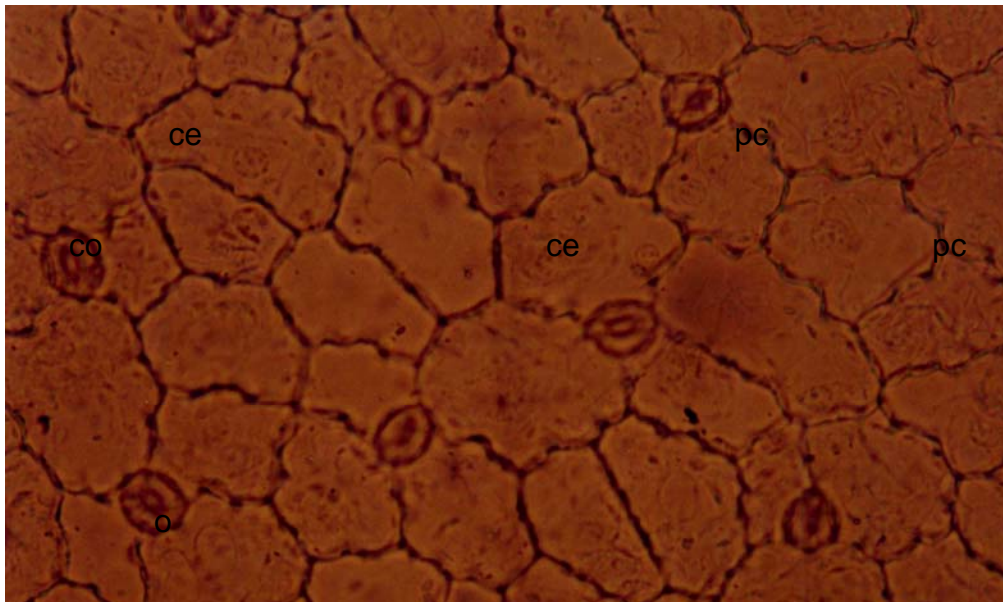


Figura 27. Epidermis adaxial del tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), (128x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

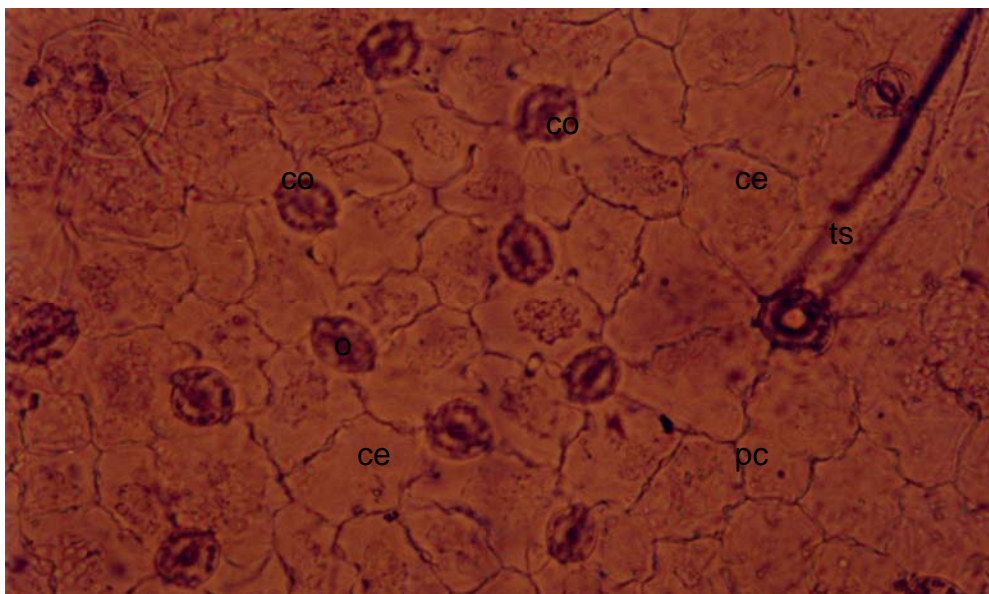


Figura 28. Epidermis abaxial del tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet), (128x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo; ts: tricoma simple.

La epidermis adaxial foliar de la **oca**, no presenta estomas (Figura 29). A diferencia de la epidermis abaxial, en donde se observa que las células oclusivas se encuentran rodeadas por tres células anexas de las cuales una es de menor tamaño, por lo tanto los estomas son del tipo anisocítico. La frecuencia estomática es de 103 estomas/ mm². El patrón de distribución es errático. La longitud de las células oclusivas es de 34.72 μ y la longitud del ostiolo es de 19.42 μ (Figura 30).

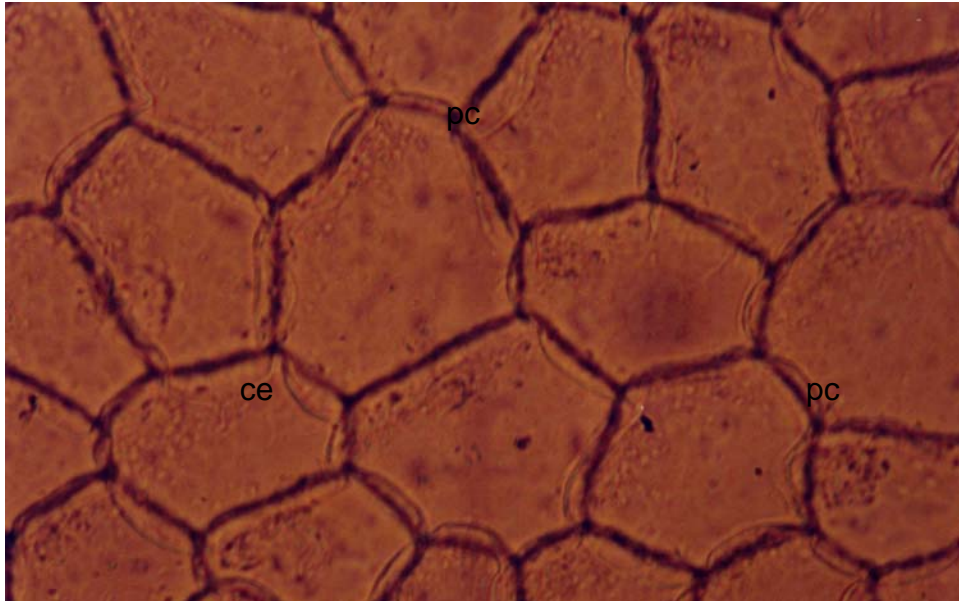


Figura 29. Epidermis adaxial de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), (128x);
ce: célula epidérmica; pc: pared celular.

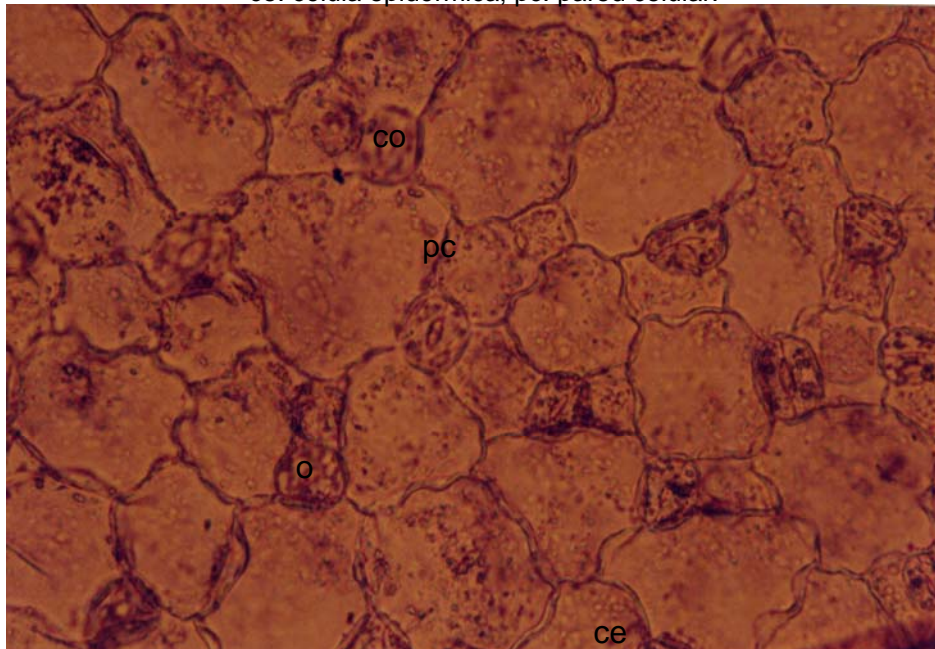


Figura 30. Epidermis abaxial de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.), (128x);
ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

En las epidermis adaxial y abaxial foliares del **olluco**, las células oclusivas se encuentran rodeados por células anexas que tienen su eje mayor paralelo al de las oclusivas, por lo tanto los estomas son del tipo paracítico. La frecuencia estomática en la epidermis abaxial, con 66 estomas/mm², es mayor que en la epidermis adaxial, con 55 estomas/mm². El patrón de distribución, tanto en la epidermis adaxial y abaxial, es errático. La longitud de las células oclusivas en la epidermis adaxial, con 29,91 μ, es igual que en la epidermis abaxial, con 29,91 μ. La longitud del ostiolo en la epidermis adaxial, con 15,81 μ, es mayor que en la epidermis abaxial, con 15,47 μ (Figura 31 y 32).



Figura 31. Epidermis adaxial del olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; ca: célula anexa; co: célula oclusiva; o: ostiolo.



Figura 32. Epidermis abaxial del olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; ca: célula anexa; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

La epidermis adaxial foliar del **isaño**, no presenta estomas (Figura 33). A diferencia de la epidermis abaxial, en donde se observa que las células oclusivas se encuentran rodeados por tres células que no difieren del resto de las células epidérmicas, por lo tanto los estomas son del tipo anomocítico. La frecuencia estomática es de 183 estomas/ mm². El patrón de distribución es errático. La longitud de las células oclusivas es de 27,50 μ y la longitud del ostiolo es de 19.42 μ (Figura 34).

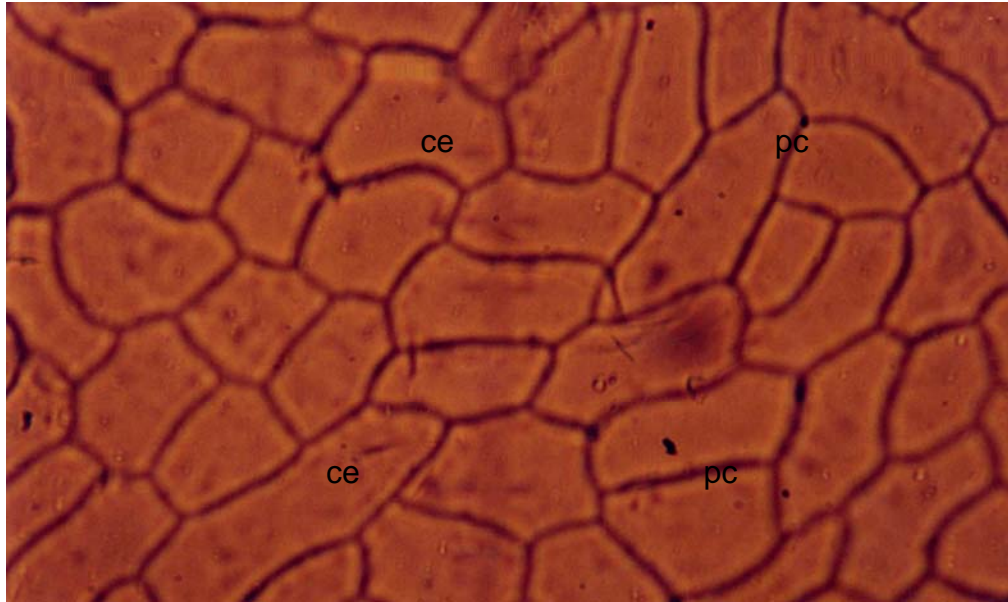


Figura 33. Epidermis adaxial del isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.), (128x);
ce: célula epidérmica; pc: pared celular.

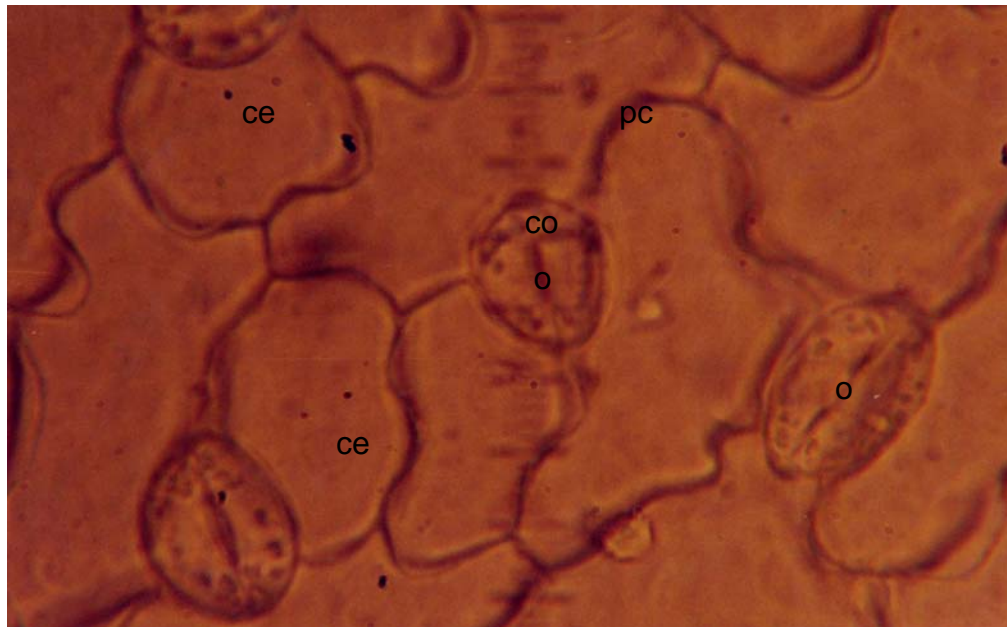


Figura 34. Epidermis abaxial del isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.), (320x);
ce: célula epidérmica; pc: pared celular; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

En las epidermis adaxial y abaxial foliares de la **maca**, las células oclusivas se encuentran rodeadas por tres células anexas de las cuales una es de menor tamaño, por lo tanto los estomas son del tipo anisocítico. La frecuencia estomática en la epidermis adaxial, con 251 estomas/mm², es mayor que en la epidermis abaxial, con 201 estomas/mm². El patrón de distribución, tanto en la epidermis adaxial y abaxial, es errático. La longitud de las células oclusivas y el ostiolo, en la epidermis abaxial, con 22,34 y 12,03 μ respectivamente, es mayor que en la epidermis adaxial, con 22,00 y 11,34 μ respectivamente (Figura 35 y 36).

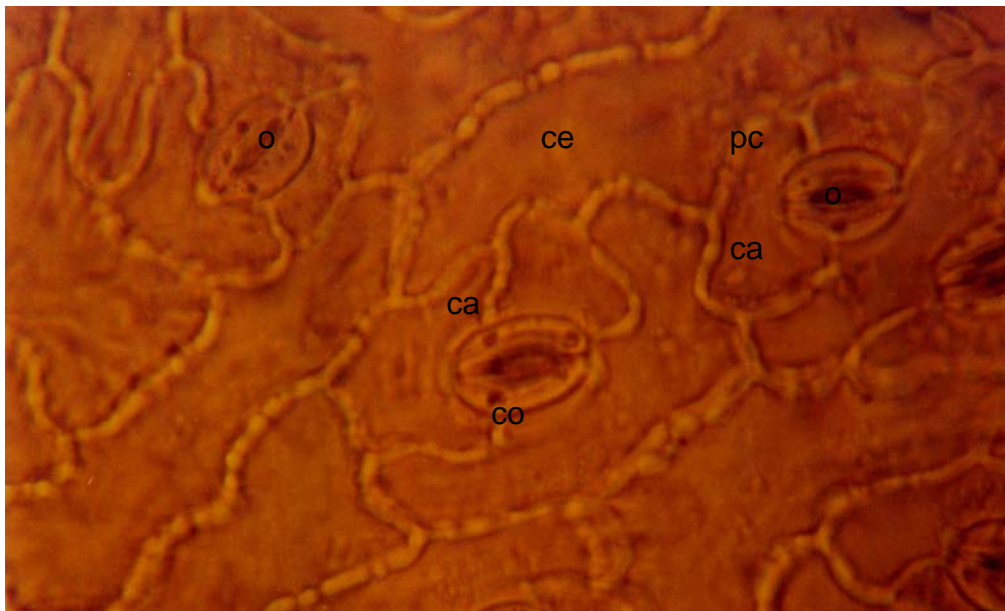


Figura 35. Epidermis adaxial de la maca (*Lepidium meyenii* Walp.), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; ca: célula anexa; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

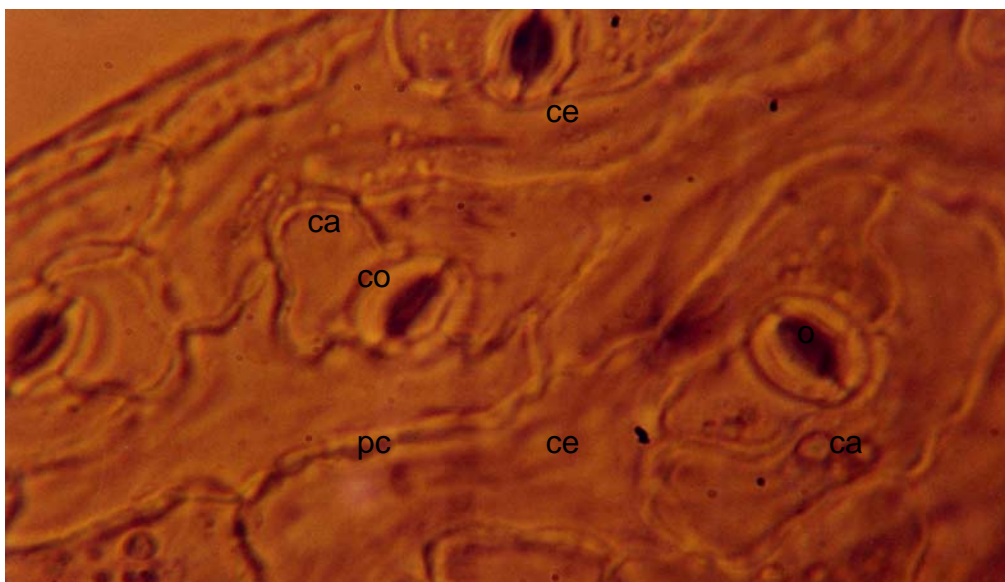


Figura 36. Epidermis abaxial de la maca (*Lepidium meyenii* Walp.), (320x); ce: célula epidérmica; pc: pared celular; ca: célula anexa; co: célula oclusiva; o: ostiolo.

Las características de los estomas de la quinua y la cañahua son “idénticas”, principalmente en la disposición de las células anexas. Este resultado si fuese confirmado con otros estudios para cultivos de la misma familia, significaría que la disposición de las células anexas depende del grupo vegetal al que pertenezca la planta, conforme al reporte de Salisbury (1994).

Los espacios intercelulares y las cámaras subestomáticas del parénquima esponjoso están directamente conectados con el aire exterior a través de los estomas, es por esta razón que las hojas de la quinua, tarwi, oca, olluco e isaño, presentan mayor número de estomas en la epidermis abaxial. La cañahua a pesar de presentar un parénquima en empalizada en la superficie abaxial también presenta mayor cantidad de estomas en dicha superficie.

En el caso particular, la hoja de la maca, presenta mayor número de estomas en la epidermis adaxial que en la abaxial y además presenta mayor frecuencia estomática, con 251 y 201 estomas por mm^2 respectivamente. Esta característica es peculiar de las plantas de alta montaña, ya que similares resultados se han encontrado en *Viola aff. volcanica* con 208/150 estomas por mm^2 y *Plantago tubulosa* con 480/280 estomas por mm^2 , realizado por Ancibor (1980). Esta peculiaridad se puede atribuir a que las hojas de este tipo de plantas están cerca del suelo, es decir, la superficie abaxial foliar esta en contacto con la superficie del suelo (menor incidencia de la luz) y la adaxial se encuentra expuesta a los rayos solares (mayor incidencia de la Luz). En donde existe mayor actividad fisiológica y por lo tanto existe mayor número de estomas, conforme al reporte de Shields (1960), citado por Gonzales (1988).

Por su parte Salisbury (1994) sugiere que las densidades estomáticas son sensibles a la concentración de CO_2 , ya que hay menos estomas por unidad de área cuando se incrementa el CO_2 (por ejemplo a nivel del mar) y a medida que la presión del CO_2 desciende (como es el caso de alta montaña) aumenta el número de estomas por mm^2 (Napp – Zinn, 1983; citado por Gonzales, 1988). Aunque hay excepciones estas afirmaciones, explicaría por qué la maca presenta mayor frecuencia estomática, ya que este cultivo es una de las pocas especies cultivadas a alturas superiores a los 4000 msnm. Este resultado, si fuese confirmado en experimentos bajo condiciones controladas,

significaría que la frecuencia estomáticas foliar puede estar influenciada por el efecto de la altura sobre el nivel del mar. Hay que considerar sin embargo, que esto también depende de las especies, ya que hay una predeterminación genética.

Por la distribución estomática encontrada en las epidermis foliares de los especímenes en estudio, en el presente trabajo se confirmó que las dicotiledóneas se caracterizan por presentar una distribución errática de los estomas, conforme al reporte de Lindorf (1984). Además la distribución estomática errática coincide con el tipo de nervadura reticulada.

Las células oclusivas y los ostiolos, presentan longitudes variables. En el caso del tarwi y la maca, las longitudes de las células oclusivas y el ostiolo son de mayor longitud en la epidermis abaxial; en el caso de la quinua, es todo lo contrario; la cañahua presenta una mayor longitud de las células oclusivas en la epidermis adaxial pero la longitud del ostiolo es mayor en la epidermis abaxial; el olluco, presenta en la epidermis adaxial y abaxial la misma longitud de las células oclusivas pero la longitud del ostiolo es mayor en la epidermis adaxial; y en el caso de la oca y el isaño, no presentan estomas en la epidermis adaxial.

La longitud del ostiolo esta directamente relacionado con la transpiración estomática. Así por ejemplo aquellos especímenes que presentan una menor longitud del ostiolo como el isaño, transpiraran en menor intensidad que aquellos que presentan ostiolos de mayor longitud como es el caso del olluco (Cuadro 11 y 12).

Además de la longitud del ostiolo, la frecuencia estomática, también nos indica la intensidad de la transpiración estomática y conforme al reporte de Mujica y Jacobsen (1999), en los Cuadros 11 y 12, se observa, que la menor frecuencia estomática en la epidermis adaxial lo presentan el olluco, cañahua, tarwi y quinua; aparte de los que no presentan (oca e isaño) y a excepción de la maca. Esto significaría que el olluco, cañahua, tarwi y quinua; tienen una mayor capacidad de retención del agua existente en los tejidos de la hoja y mas aún si estos no presentan estomas en dicha epidermis, como la oca y el isaño.

4.2. CARACTERISTICAS FISIOLÓGICAS

4.2.1. RELACION ANATOMICA CON LA FISIOLOGIA: HAZ VASCULAR, VAINA DEL HAZ Y ANATOMIA KRANZ

Los datos del haz vascular, vaina del haz y anatomía kranz de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 13.

Cuadro 13. Relación anatómica con la fisiología de las especies de los cultivos en estudio

	Quinua	Cañahua	Tarwi	Oca	Olluco	Isaño	Maca
Haz vascular	Colateral	Colateral	Colateral	Colateral	Concéntrico	Colateral	Colateral
Vaina del haz	Ausente	Ausente	Presente	Presente	Presente	Presente	Presente
Anatomía kranz	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente	Ausente ?

FUENTE: Elaboración propia.

Los haces vasculares de la **quinua** y la **cañahua**, son colaterales y se encuentran situados generalmente en el centro de la hoja, en una relación de 9 haces vasculares/mm² en la quinua y en el caso de la cañahua, 8 haces vasculares/mm². Las vainas de los haces no están definidos, pero los haces vasculares se encuentra rodeados por células que no difieren del resto de las células colectoras, por lo que en el presente trabajo se reporta la presencia de pseudovainas del haz (Figura 37; a y b), al respecto Zvietcovich (1985), menciona que los haces vasculares de la quinua y la cañahua están bien diferenciada, pero desprovistos de la vaina de los haces. Por su parte Gandarillas (1983), menciona que los haces vasculares están rodeados por vainas y en trabajo realizado por Dizes y Bonifacio (1991) se reporta la presencia de haces vasculares en la quinua y cañahua, pero sin vaina perivascular. La anatomía kranz no se encuentra presente en ninguno de los dos, aseveración corroborada por Metcalfe (1988) en donde se observa que los géneros de la familia *Chenopodiaceae* que presentan anatomía kranz son: *Atriplex*, *Bassia*, *Kochia* y *Salsola* (ANAEXO 18).

Los haces vasculares del **tarwi** y de la **maca** son colaterales y se encuentran situados, en el tarwi inmediatamente por debajo del parénquima en empalizada. En el caso de la maca, se encuentran situados entre el parénquima en empalizada y esponjoso, es decir, en las células colectoras, en una relación de 21 haces vasculares/mm² y en el

caso del tarwi, 14 haces vasculares/mm². Las vainas de los haces del tarwi y la maca están compuestas por células parenquimáticas que rodean completamente a los haces vasculares. La clásica anatomía kranz no se encuentra presente a excepción de la maca, en la que pareciera que las células del mesófilo estuviera rodeando a las venas o por lo menos los haces y vainas vasculares se encuentran rodeados por células compactas del mesófilo (Figura 37-a y 38-d).

Los haces vasculares de la **oca** y del **isaño** son colaterales y se encuentran situados, en la oca, inmediatamente por debajo del parénquima en empalizada. En el caso del isaño, se encuentran situados entre parénquima en empalizada y esponjoso, es decir, en las células colectoras, en una relación de 17 haces vasculares/mm² y en el caso de la oca, 22 haces vasculares/mm². Además se puede advertir en los haces vasculares de la oca y el isaño, la presencia de cámbium vascular, entre el xilema y el floema, aseveración corroborada por Fahn (19982), quien afirma que a veces el cámbium se extiende también por el interior de las hojas. Las vainas de los haces de la oca y del isaño están compuestas por células parénquimáticas que rodean completamente a los haces vasculares. La anatomía kranz no se encuentra presente para ambos casos (Figura 38; a y c).

Los haces vasculares del **olluco** son concéntricos, situados entre el parénquima en empalizada y esponjoso, es decir, en las células colectoras. La vaina del haz esta compuesta por células parénquimáticas que rodean completamente a los haces vasculares. La anatomía kranz no se encuentra presente (Figura 38-b).

Los haces vasculares colaterales se caracterizan por presentar el xilema, en la parte adaxial y el floema en la parte abaxial de la hoja, de la misma manera Raven (1992) y Lindorf (1984) indican que el floema se encuentra en la cara abaxial (inferior o dorsal) de la hoja y el xilema en la cara adaxial (superior o ventral).

También se observa que las pseudovainas y vainas de los haces, están compuestas por células parenquimáticas, característica de la dicotiledóneas, al respecto Fahn (1982) menciona que en la mayoría de las dicotiledóneas la vaina del haz consta de células parenquimáticas.

Con respecto a la densidad de venas se puede observar que la oca posee la mayor cantidad de haces vasculares por unidad de superficie (22 venas/mm²). Observando su anatomía interna foliar se advierte que el parénquima en empalizada tiene un mayor volumen en espacio con respecto al parénquima esponjoso. A diferencia del olluco, quien presenta la menor cantidad de haces vasculares (5 venas/mm²) y en este caso el parénquima esponjoso es el que tiene un mayor volumen a comparación del parénquima en empalizada.

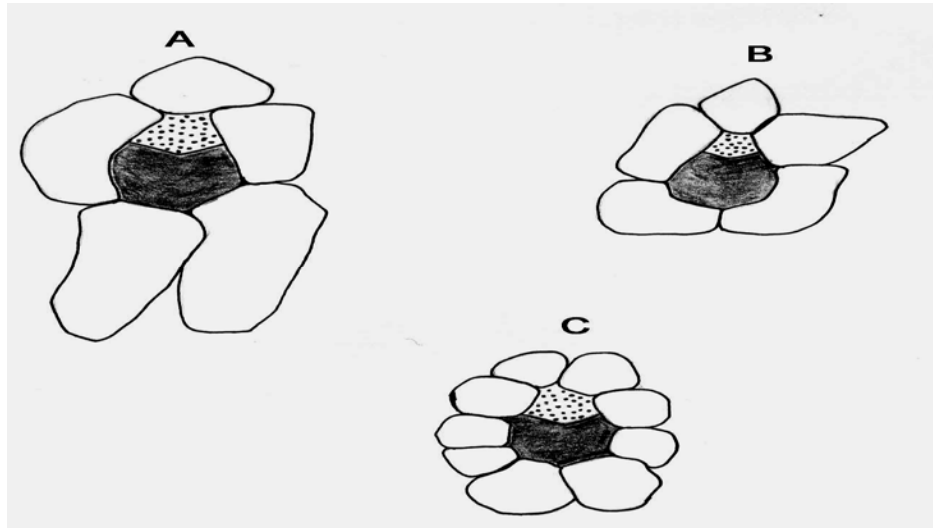


Figura 37. (a) Pseudovaina del haz de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd); (b) Pseudovaina del haz de la cañahua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen); (c) Vaina del haz del tarwi (*Lupinus mutabilis* Sweet). Elaboración propia.

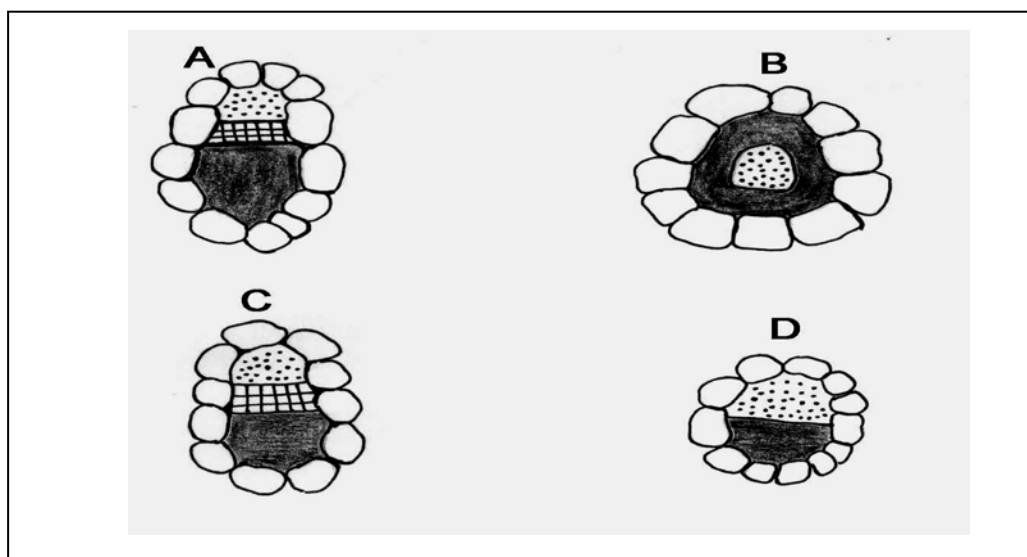


Figura 38. (a) Vaina del haz de la oca (*Oxalis tuberosa* Mol.); (b) Vaina del haz del olluco (*Ullucus tuberosus* Loz.); (c) Vaina del haz del isaño (*Tropaeolum tuberosum* R. et P.); (d) Vaina del haz de la maca (*Lepidium meyenii* Walp.). Elaboración propia.



Xilema



Cámbium



Floema

4.2.2. MEDICION INDIRECTA DE LA ABSORCION DE CO₂

La determinación indirecta de la absorción de CO₂ de la quinua, cañahua, tarwi, oca, olluco, isaño y maca; se muestra en el Cuadro 14.

Cuadro 14. Absorción indirecta de CO₂ de las especies de los cultivos en estudio

Especie	Condiciones iniciales		Condiciones finales		Diferencia de CO ₂ mg/l	Tipo de metabolismo
	pH	CO ₂ mg/l	pH	CO ₂ mg/l		
Quinua	7.6	2.02	7.7	1.64	0.38	C ₃
Maíz *	7.6	2.02	8.5	0.27	1.75	C ₄
Cañahua	7.6	2.02	7.8	1.30	0.72	C ₃
Maíz *	7.6	2.02	8.3	0.42	1.60	C ₄
Tarwi	7.6	2.02	7.9	1.03	0.99	Facultativa
Maíz *	7.6	2.02	8.2	0.53	1.49	C ₄
Oca	7.6	2.02	7.8	1.30	0.72	C ₃
Maíz *	7.6	2.02	8.4	0.33	1.69	C ₄
Olluco	7.6	2.02	8.3	0.42	1.60	C ₄
Maíz *	7.6	2.02	8.4	0.3	1.72	C ₄
Isaño	7.6	2.02	7.8	1.30	0.72	C ₃
Maíz *	7.6	2.02	8.4	0.33	1.69	C ₄
Maca	7.6	2.02	7.9	1.03	0.99	Facultativa
Maíz *	7.6	2.02	8.0	0.82	1.20	C ₄

FUENTE: Elaboración propia.

* El maíz se utilizó como especie control, con metabolismo C₄.

El pH de la solución determina la concentración del CO₂ en la fase gaseosa. Este valor nos indica hasta que punto la planta puede captar CO₂ de su ambiente. Las plantas C₄ consumen el CO₂ del frasco en mayor grado que las plantas C₃.

Los especímenes de la quinua, cañahua, oca e isaño, absorbieron menor cantidad de CO₂ durante el proceso de la fotosíntesis a comparación del maíz (quien absorbió mayor cantidad de CO₂) esto se deduce por la diferencia de pH, mostrado en el Cuadro 14. En donde la quinua absorbió 0.38 mg/l, la cañahua 0.72 mg/l, la oca 0.72 mg/l, isaño 0.72 mg/l y el maíz 1.75; 1.60; 1.69 y 1.69 mg/l respectivamente, por lo tanto el tipo de metabolismo de la quinua, cañahua, oca e isaño es C₃, coincidiendo con la no presencia de la anatomía de kranz en el mesofilo foliar de los especímenes. En el caso de la quinua y cañahua esta aseveración es corroborada por Zvietcovich (1985), quien indica que la quinua y cañahua son plantas ineficientes "C₃", y en el reporte de Dizes y Bonifacio (1991) se menciona que la quinua y la cañahua muestran la estructura anatómica típica de las

plantas con el metabolismo C_3 . Los resultados encontrados nos permiten comprender que estos especímenes, tienen una tasa fotosintética media debido a que la fotosíntesis se inhibe por el oxígeno (fotorrespiración) y una amplia distribución geográfica, es decir, tienen la capacidad de adaptarse a diferentes ambientes, pero manteniendo su capacidad fotosintética media.

Los especímenes del tarwi y la maca a pesar de que absorbieron menor cantidad de CO_2 , no se advirtió una diferencia marcada en comparación con la absorción de CO_2 del maíz. En el Cuadro 14, se observa que el tarwi absorbió 0.99 mg/l, la maca 0.99 mg/l y el maíz 1.49, 1.20 mg/l respectivamente, por lo tanto el tipo de metabolismo del tarwi y la maca es facultativa, es decir, tienen la capacidad de comportarse fisiológicamente como plantas C_3 y C_4 . Cuando estos especímenes se encuentran en regiones de mayor presión parcial de dióxido de carbono, como por ejemplo valles, se comportan como plantas C_3 , con una tasa fotosintética media. Y cuando se encuentran en regiones de menor presión parcial de CO_2 , como por ejemplo el altiplano, se comportan como plantas C_4 , con una tasa fotosintética alta. Esta característica es muy importante debido que estos especímenes tratan de mantener una tasa fotosintética estable en los diferentes ambientes en que se encuentren. Si este resultado lo relacionamos con el estudio anatómico, significaría no haber encontrado una anatomía Kranz evidente en el tarwi, a excepción de la maca en donde se advierte la presencia de células radiales en el mesofilo (más visibles en el extremo de la hoja).

El espécimen del olluco presenta una mínima diferencia en la absorción de CO_2 con respecto a la absorción del maíz. El olluco absorbió 1.60 mg/l y el maíz 1.72 mg/l, por lo tanto el tipo de metabolismo del olluco es C_4 aunque no se pudo comprobar con la anatomía de Kranz. Pero fisiológicamente significaría que el olluco tiene una tasa fotosintética alta, debido fundamentalmente a que no presenta fotorrespiración detectable y la capacidad de adaptarse a regiones tropicales abiertas y hábitats áridos, sin disminuir su capacidad fotosintética.

Para confirmar estos resultados hacen falta otros estudios más sofisticados y específicos. En cambio los resultados de la quinua y la cañahua coinciden con los resultados encontrados por Zvietcovich (1985).

5. CONCLUSIONES

Como consecuencia de los resultados obtenidos y bajo las condiciones que se realizó el presente trabajo, se establecen las siguientes conclusiones.

- La morfología foliar externa de los especímenes en estudio no fue diferente de la morfología de las dicotiledóneas típicas, particularmente por la presencia de hojas retinervadas, presencia de lóbulos y foliolos en las hojas simples y compuestas. Los especímenes de la quinua y el olluco presentan un carácter polimorfo, por la presencia de dos formas de hojas en una sola planta: lanceolada y romboidal en la quinua, y en el caso del olluco cordada y reniforme.
- En cortes transversales de la hoja, los mesófilos de la quinua, tarwi, oca, olluco e isaño, son dorsiventrales, por presentar un parénquima en empalizada y un parénquima esponjoso bien desarrollado. En cambio el mesófilo de la hoja de la cañahua presenta un parénquima en empalizada desarrollada en ambas superficies foliares (adaxial y abaxial). En el caso de la maca el mesófilo foliar es compacto, con apariencia de una planta sometida a condiciones de sequía.
- A excepción de la maca, todos los especímenes en estudio presentan mayor número de estomas en la epidermis abaxial de la hoja. Esto sugiere que la mayoría de las especies se protegen de la excesiva transpiración, concentrando los estomas en la superficie abaxial de la hoja.
- Por las características de los haces vasculares, vainas de los haces y la disposición de las células de los mesófilos foliares de los especímenes en estudio, se concluye que ninguno presenta la clásica anatomía Kranz. A excepción de la hoja de la maca, que da una apariencia de que los haces y vainas vasculares estuvieran rodeados radialmente por las células del mesófilo.
- Con respecto a la medición indirecta de absorción de CO₂, se concluye que los especímenes de la quinua, cañahua, olluco y isaño, fijan el CO₂ atmosférico por la vía metabólica del ciclo de Calvin y Benson, es decir, son plantas C₃; los

especímenes del tarwi y la maca, fijan el CO_2 atmosférico por la vía metabólica intermedia $\text{C}_3 - \text{C}_4$, es decir, son plantas facultativas; y el espécimen del olluco fija el CO_2 atmosférico por la vía metabólica del ciclo de Hatch y Slack, es decir, es una planta C_4 .

Adaptaciones a la sequía:

- El olluco, la quinua y la cañahua, por presentar hojas suculentas y carnosas, tienen la capacidad de adaptarse a condiciones de sequía. Por su parte la maca presenta una reducción del área foliar, condición que le atribuye similares capacidades. Además de estas características las hojas de estos especímenes coinciden con la presencia de una cutícula de mayor grosor.
- Los parénquimas en empalizada bi y triestratificados tienen la capacidad de retener mayor cantidad de agua en los tejidos de las hojas (quinua, tarwi, olluco y maca) y más aún en parénquima en empalizada biestratificados desarrolladas en ambas superficies (cañahua). Esta característica, permite que los especímenes que lo presentan tengan la capacidad de adaptarse a condiciones de sequía.

Adaptaciones a suelos salinos:

- La presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo de la quinua y la oca, explicaría la capacidad de estos especímenes a adaptarse a condiciones edáficas salinas, ya que dichas drusas están compuestas generalmente por oxalatos de calcio (sales).

Adaptaciones a bajas temperaturas:

- La presencia de espacios intercelulares “grandes” en el parénquima en empalizada y esponjoso del olluco y el tarwi, ejerce una función aislante para disminuir el efecto de las bajas temperaturas. En la quinua y la oca la presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo disminuye el punto de crioscopia, es decir, tienen la capacidad de adaptarse a condiciones extremas de bajas temperaturas.

Adaptaciones a la altura:

- Los especímenes que presentan mayor número de estomas por unidad de área tienen la capacidad de adaptarse a mayores altitudes sobre el nivel del mar, este parece ser el caso de maca.
- Los especímenes que presentan drusas en el interior de sus tejidos tienen la capacidad de adaptarse a condiciones de altura sobre el nivel del mar.

Distribución ecológica:

- Los especímenes identificados como plantas C_3 , tienen una tasa fotosintética media y por lo tanto una amplia distribución, es decir, tiene la capacidad de adaptarse fisiológicamente a diferentes ambientes: QUINUA, CAÑAHUA, OCA E ISAÑO.
- Los especímenes identificados como plantas facultativas ($C_3 - C_4$), tiene una tasa fotosintética variable, es decir, se comportan fisiológicamente como plantas C_3 , en regiones donde existe mayor presión parcial de CO_2 y como plantas C_4 , en regiones de menor presión parcial de CO_2 : TARWI Y MACA.
- El espécimen identificado como planta C_4 , tiene una tasa fotosintética alta y la capacidad de adaptarse fisiológicamente a regiones tropicales abiertas y hábitats áridos, sin disminuir su capacidad fotosintética: OLLUCO.

6. RECOMENDACIONES

Sobre la base de los resultados y las conclusiones del estudio de investigación, se realizan las siguientes recomendaciones:

- Para entender mejor los procesos fisiológicos de los cultivos en estudio, se recomienda estudiar la forma y estructura de los tejidos que componen los diferentes órganos de toda la planta en todos los especímenes en estudio.
- Se recomienda confirmar en experimentos bajo condiciones controladas la capacidad de adaptarse el cultivo del isaño a condiciones de semisombra.
- Realizar estudios similares en otras variedades y/o ecotipos en los especímenes de la quinua y oca, para corroborar la presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo, ya en el estudio realizado en quinua por Gandarrillas (1984) no se reporta la presencia de dichas drusas.
- En los especímenes de la quinua y la oca realizar estudios con niveles de salinidad en el sustrato, para determinar hasta que punto son beneficiosos la presencia de drusas en el interior de las células del mesófilo.
- Estudiar en ambientes controlados el desarrollo y presencia de espacios intercelulares “grandes” en las hojas del tarwi y el olluco, como medida de adaptación a condiciones de bajas temperaturas.
- Realizar estudios comparativos con especies a diferentes alturas sobre el nivel del mar, para observar el efecto de la concentración de CO₂ y la intensidad de la luz en el número de estomas por unidad de área.
- Caracterizar la disposición de las células anexas en especies de una misma familia, para confirmar si esta disposición está relacionada con la sistemática.
- Con respecto a la Medición Indirecta de la Absorción de CO₂, se recomienda ver otros Métodos Cuantitativos Alternos y más sofisticados para corroborar los resultados encontrados.

7. BIBLIOGRAFIA

- ANCIBOR, E. 1980.** Estudio anatómico de la vegetación de la puna de Jujuy, III Anatomía de las plantas en roseta. *Lilloa* 35(3): 125 - 136.
- AZCON-BIETO, J., TALON M. 2000.** Fundamentos de Fisiología Vegetal, Fotorrespiración y Mecanismos de concentración del dióxido de carbono. Ed. EDIGRAFOS. Primera Edición. Madrid, España.
- BECK, S., GARCIA. 1991.** Flora y Vegetación en los Diferentes Pisos Altitudinales, de los Valles de La Paz. Editado por el Instituto de Ecología – UMSA. Primera Edición. La Paz, Bolivia.
- BIDWELL, R.G.S. 1993.** Fisiología Vegetal, Fotosíntesis y Nutrición por Carbono. A.G.T. Editor, S.A. Segunda reimpresión. México, D. F.
- CALLISAYA, L. R. 1998.** Estudio de niveles de abonamiento orgánico en dos clones del cultivo de ollucu (*Ullucus tuberosus* Loz.) en el altiplano de Bolivia. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. La Paz, Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía.
- CALLE, CH. E. 1980.** Morfología y Variabilidad de la cañahua (*Chenopodium pallidicaule*, Aellen), cultivada en el Altiplano boliviano. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Cochabamba, Bolivia. Universidad Boliviana Mayor de san Simón, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuarias “Dr. Martín Cárdenas”.
- CUTLER, D.F. 1987.** Anatomía Vegetal Aplicada, Histología de la hoja. Ed. Librería Agropecuaria, S.A. Primera edición. Buenos Aires, Argentina.
- DIZES, J., BONIFACIO, A. 1991.** Estudio en microscopia de la morfología de los órganos de la quinua (*Chenopodium quinoa* Willd) y de la cañihua (*Chenopodium pallidicaule* Aellen) en relación con la resistencia a la sequía. Presentado en el VII Congreso Internacional sobre Cultivos Abditos, realizado en La Paz Bolivia del 4 al 8 de febrero de 1991.

- ESAU, K. 1968.** Anatomía Vegetal, La epidermis. Ediciones Omega, S. A. Segunda Edición. Barcelona España.
- ESPINOZA, E. 1988.** Cultivos Andinos. Editorial Copyright. Primera Edición. Lima, Perú
- FAHN, A. 1982.** Anatomía Vegetal, La hoja. Ed. Pirámide. Primera edición. Madrid, España.
- GANDARILLAS, A. A. 1984.** Estudio de la Estructura Anatómica de los Organos de la Planta de Quinoa, Cochabamba. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. Cochabamba, Bolivia. Universidad Mayor de San Simón, Facultad de Ciencias Agrícolas y Pecuaria "Martín Cárdenas".
- GONZALEZ, J. A. 1988.** El potencia agua en algunas plantas de altura y el problema del stress hídrico en alta montaña. Separatas de Fisiología Vegetal. Herbario Nacional de Bolivia. La Paz, Bolivia.
- GROSS, R. 1982.** El cultivo y la utilización del tarwi (*Lupinus mutabilis Sweet*). Estudio FAO. Producción y protección vegetal. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Roma.
- GUZMAN, M.A. 2000.** Comportamiento agronómico de tres variedades de Cebolla (*Allium cepa*) con la aplicación de cuatro abonos orgánicos en la Zona de Cota Cota- La Paz. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. La Paz, Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía.
- HILL, J. B., OVERHOLTS, L. O., POPP, H. W., GROVE, A. R. 1964.** Tratado de Botánica, La hoja. Ed. OMEGA, S. A. Primera Edición. Barcelona, España.
- LINDORF, P. 1984.** Botánica General, Sistema de tejidos en hojas adultas. Ed. IZCO. Primera Edición. Caracas, Venezuela.
- LIRA, S.R.H. 1994.** Fisiología Vegetal, El proceso fotosintético en las plantas. Ed. Trillas. Primera edición. México, D.F.

- MARZOCCA, A. 1985.** Nociones Básicas de Taxonomía Vegetal, Terminología botánica taxonómica. Ed. San José, IICA. Primera edición. San José, Costa Rica.
- METCALFE, C. R., CHALK, L. 1988.** Anatomy of the Dicotyledons, The leaf: General topography and ontogeny of the tissues. Ed. Clarendon Press – Oxford. Second Edition. New York, Toronto.
- MUJICA, A., JACOBSEN, S. 1999.** Resistencia de la quinua a la sequía y otros factores abióticos adversos, y su mejoramiento. Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima, Perú.
- QUISPE, C. C. 1997.** Parámetros agrofisiológicos del desarrollo y crecimiento de los cultivos: papa (*Solanum tuberosum*), oca (*Oxalis tuberosa Mol.*) e isaño (*Tropaeolum tuberosum R.*) en Toralapa, Cochabamba. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. La Paz, Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía.
- QUISPE, M. M. 1997.** Mantenimiento y Caracterización del Germoplasma de Tarwi (*Lupinus mutabilis*) de la Estación Experimental de Belen, La Paz. Licenciatura en Ingeniería Agronómica. La Paz, Bolivia. Universidad Mayor de San Andrés, Facultad de Agronomía.
- RAVEN, P. H., EVERT, R. F., EICHHORN, S.E. 1992.** Biología de las Plantas, El vástago: estructura primaria y desarrollo. Editorial Reverte, S.A. Cuarta Edición. Barcelona España.
- RODRIGUEZ, M. R., VILLARROEL, J. S. 1998.** Manual de Prácticas de Laboratorio de Morfología y Anatomía Vegetal, Información General sobre los Materiales Necesarios y Métodos Empleados. Ed. Amigos del Libro. Primera edición. Cochabamba, Bolivia.
- RODRÍGUEZ, M. R. 2000.** Morfología y Anatomía Vegetal, Introducción al Estudio de la Histología Vegetal. Ed. Amigos del Libro. Tercera Edición. Cochabamba, Bolivia.

SALISBURY, F. B., ROSS, C. W. 1994. Fisiología Vegetal, Fijación de Dióxido de carbono y Síntesis de Carbohidratos. Traductor. Velasquez, V. G. Editorial Grupo Editorial Iberoamérica. Cuarta Edición. México, D. F.

TAPIA, M. E., SANCHEZ, I., MORON, C., AYALA, G., FRIES, A. M., BACIGALUPO, A. 1997. Cultivos Andinos Subexplotados y su aporte a la alimentación, Agronomía de los cultivos andinos. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, Oficina Regional de la FAO para America Latina y El Caribe.

URCULLO, S. S. 1995. Guía de Laboratorio: Fisiología Vegetal, Determinación Indirecta de la Absorción de CO₂ en plantas C₃ y C₄. Documento, Serie Botánica N° 3. Museo Nacional de Historia Nacional, Herbario Nacional de Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés.

VIMOS, N., CARLOS, NIETO, C., CARLOS Y CASTILLO, T., RAUL. 1988. Caracterización y evaluación preliminar agronómica de 90 entradas de Melloco (*Ullucus tuberosus* Loz.) del Banco de germoplasma del INIAP. En el VI Congreso Internacional sobre Cultivos Andinos. CIID – Canada; Latinreco S. A., Fandagro, INIAP. Quito, Ecuador, mayo – Junio de 1988.

ZVIETCOVICH, G. M. 1985. Identificación del comportamiento de la quinua (*Chenopodium quinoa* W.) y cañihua (*Chenopodium pallidicaule*) como plantas eficientes “C₄” o ineficientes “C₃”. Universidad Técnica del Altiplano. Puno, Perú.

ANEXOS

ANEXO 1. MORFOLOGIA DE LA HOJA Y/O FOLIOLO.

Por su Composición	a) Simple: Presentan yema axilar.	
	b) Compuestas: No presentan yema axilar y el peciolo se prolonga en raquis y la lámina se divide en hojuelas más pequeñas denominadas foliolos.	<p>a) Pinaticompuestas: son hojas compuestas con un eje o raquis principal, a los lados del cual los peciólulos y raquis secundarios o raquillas se disponen como las barbas de una pluma.</p> <p>b) Palmaticompuestas: son hojas compuestas en las que los foliolos se insertan en el extremo apical del raquis.</p>
Por la forma de la nervadura	a) Paralelinervada: con nervaduras paralelas.	<p>a) con una nervadura central más o menos diferenciada, y otras paralelas éstas.</p> <p>b) Con una nervadura central notable y nervaduras paralelas perpendiculares a ella.</p>
	b) Retinervadas: con una nervadura central que se divide en nervaduras secundarias, luego en terciarias, etc.	<p>a) Pinatinervada: con una sola nervadura central.</p> <p>b) Palmatinervada: con varias nervaduras principalmente dispuestas en forma de palma.</p> <p>c) Curvinervadas: con nervaduras que parten de un punto basal, describen una curva y vuelven más o menos a encontrarse en el ápice.</p>
Por la forma del limbo.	<p>a) Acicular: de forma lineal casi cilíndrica, delgada y larga, puntiaguda, semejante a una aguja.</p> <p>b) Lanceolada: angosta y aguzada, como la cabeza de una lanza.</p> <p>c) Oblanceolada: inversamente lanceolada.</p> <p>d) Espatulada: en forma de espátula o cuchara ancha, truncada o redondeada en el ápice y angostada gradualmente hacia la base.</p> <p>e) Oblonga: por los menos doblemente o más larga que ancha y con los márgenes más o menos paralelos en especial hacia su parte media.</p> <p>f) Elíptica: de figura semejante a una elipse, es decir más o menos oval pero estrechadas agudamente en ambos extremos.</p> <p>g) Oval u ovalada: como una elipse poco excéntrica o con forma de óvalo.</p> <p>h) Obovada: inversamente ovada.</p> <p>i) Orbicular: en forma de círculo, su borde ideal resulta una circunferencia o casi.</p>	

	<p>j) Peltada: es la hoja, por común orbicular, en la que la inserción del peciolo esta en el centro del limbo.</p> <p>k) Cordada, acorazonada o cordiforme: en forma de corazón invertido.</p> <p>l) Obcordada: inversamente cordada.</p> <p>m) Romboidal o rómbica: con figura de rombo.</p> <p>n) Remiforme: de forma o contorno semejante a un riñon.</p> <p>o) Sagitada: como la cabeza o punta de una flecha.</p> <p>p) Deltoide: con forma de letra griega delta, es decir, de triángulo equilátero y con el peciolo en la parte media de uno de los lados.</p> <p>q) Obdeltoide: inversamente deltoide, con el peciolo inserto en una de los ángulos.</p> <p>r) Hastada: semejante a una cabeza de alabarda, con ápice agudo y dos orejas muy divergentes.</p> <p>s) Cuneiforme: en forma de cuña o triángulo isósceles con el lado menor en el extremo distal al de inserción del peciolo que lo hace en el ángulo menor.</p> <p>t) Perfoliada: la hoja sésil o sentada, cuya base parece como atravesada por el tallo.</p> <p>u) Pandurada: lobulada en forma de violín o guitarra.</p> <p>v) Decurrente: aquella hoja sésil que se continúa a lo largo del tallo en forma de ala.</p> <p>w) Falcada: en forma de hoz.</p> <p>x) Ensiforme: en forma de espada.</p>
<p>Por la forma del borde</p>	<p>a) Entero: margen sin ningún tipo de escotadura, dientes, etc.</p> <p>b) Lobada: escotaduras y lóbulos más o menos profundos y anchos. Las hojas lobadas pueden clasificarse a su vez en: Lobuladas, hendidas, cuando los recortes no pasan del cuarto de la mitad de lámina. Hay hojas palmatilobuladas y pinatilobuladas. Pero esa denominación de da más bien al margen si los lóbulos son obtusos: si son agudos, las hojas serán palmatihendidas o pinatihendidas. Cuando las hojas lobadas son divididas hasta cerca de la mitad del limbo se les denomina palmatífidas y pinatífidas; Partidas: son las que presentan recortes que pasan de la mitad del limbo sin alcanzar la nervadura media. Pueden ser: palmatipartidas y pinatipartidas; Sectadas: se dice que las hojas cuyos márgenes se presentan recortados o divididos hasta la nervadura media. Hay por lo tanto, hojas palmatisectas y pinatisectas.</p> <p>c) Dentado: margen con recortes superficiales en forma de dientesw angulares, que se hallan situados en ángulo recto o casi respecto del borde de la hoja.</p> <p>d) Aserrado: cuando las incisiones o dientes están dirigidos o inclinados hacia un lado. Es retroso cuando los dientes se hallan dirigidos hacia atrás.</p> <p>e) Crenado: margen con dientes anchos y botusos.</p> <p>f) Ondulado: ondeado.</p> <p>g) Sinuado: con senos entrantes y salientes en forma abrupta.</p> <p>h) Crespo: margen ondeado hacia arriba y abajo.</p>

	i) Revoluto: margen enrollado con la cara inferior hacia adentro.
Por la forma del ápice	a) Redondeada: levemente curvo. b) Obtuso: en forma de ángulo de más de 90°. c) Agudo: en ángulo menor de 90°. d) Atenuado: agudo, adelgazado paulatinamente. e) Truncado: terminado abruptamente, casi en ángulo perpendicular a la nervadura central. f) Emarginado: escotado profundamente y más bien ampliamente. g) Cuspidado: terminado en una punta rígida y aguda. h) Mucronado: obtuso, con un mucrón o punta cortada, tiesa, recta y punzante. i) Acuminado: más o menos adelgazado, en punta larga, aguda, con márgenes algo cóncavo. j) Espinoso: es decir, con una espina terminal. k) Aristado: con una especie de arista o seta terminal. l) Caudado: largado como en una especie de cola.
Por la forma de la base de la hoja	En general esta terminología es similar a la de los ápices, de modo que se aplican las siguientes palabras: redondeada, obtusa, aguda, cuneada, atenuada, truncada. Además, existen otras particularidades, tales como: a) Cordada: en forma del seno de la figura del corazón, haciendo abstracción de si la hoja es o no cordiforme. b) Sagitada: con dos lóbulos dirigidos hacia atrás. c) Auriculada: con dos lóbulos redondeados, similares a dos orejas. d) Abrazadora: cuando los lóbulos basales del limbo es hojas sésiles o sentadas abrazan al tallo.

FUENTE: Nociones Básicas de Taxonomía Vegetal de MARZOCCA, A. 1985.

ANEXOS 2. GROSOR DE CUTICULAS DE SUPERFICIES ADAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	1,61	2,21	3,65	2,96	4,12	2,43	2,45
2	6,15	3,47	2,08	1,42	2,40	0,90	2,28
3	4,68	4,83	3,29	2,77	3,80	2,25	3,29
4	5,66	5,81	4,27	3,75	4,78	3,23	4,27
5	6,01	6,16	4,62	4,10	5,13	3,58	4,62
6	6,74	6,89	2,27	2,01	2,99	1,49	2,87
7	5,61	5,76	4,22	3,70	4,73	3,18	4,22
8	5,10	5,25	3,71	3,19	4,22	2,67	3,71
9	6,57	6,14	4,60	4,08	5,11	3,56	4,60
10	7,66	4,98	3,39	2,93	3,91	2,41	3,79
Σ	55,8	51,5	36,1	30,9	41,2	25,7	36,1
X	5,58	5,15	3,61	3,09	4,12	2,57	3,61

ANEXOS 3. GROSOR DE CUTICULAS DE SUPERFICIES ABAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	5,24	4,57	3,77	3,23	7,22	3,45	3,30
2	4,26	2,44	2,70	2,46	7,15	3,16	4,67
3	5,78	4,71	2,94	2,38	6,87	2,11	4,74
4	6,01	4,78	2,41	3,32	3,77	2,44	3,22
5	6,74	3,95	4,15	4,01	3,65	1,89	3,26
6	7,11	4,62	3,09	2,28	3,73	2,44	4,83
7	3,86	2,82	5,22	3,57	5,25	2,38	4,81
8	5,31	4,23	2,70	3,39	5,45	1,59	4,57
9	6,64	3,53	2,04	2,44	3,46	2,15	3,06
10	4,45	3,84	1,91	3,77	4,98	1,58	4,78
Σ	55,4	39,5	30,9	30,9	51,5	23,2	41,2
X	5,54	3,95	3,09	3,09	5,15	2,32	4,12

ANEXO 4. DENSIDADES DE VENAS FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (mm ²)	Cañahua (mm ²)	Tarwi (mm ²)	Oca (mm ²)	Olluco (mm ²)	Isaño (mm ²)	Maca (mm ²)
1	9	9	15	22	7	18	22
2	8	6	13	21	5	18	20
3	9	9	14	21	7	16	24
4	10	9	13	22	4	17	22
5	10	9	15	23	3	17	20
6	11	10	14	21	4	17	22
7	7	7	16	22	5	17	22
8	9	8	14	22	4	16	21
9	10	9	13	21	5	16	22
10	8	8	12	23	3	16	20
Σ	90	83	139	220	46	168	214
x	9	8	14	22	5	17	21

ANEXO 5. FRECUENCIAS ESTOMATICAS DE SUPERFICIES ADAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (mm ²)	Cañahua (mm ²)	Tarwi (mm ²)	Oca (mm ²)	Olluco (mm ²)	Isaño (mm ²)	Maca (mm ²)
1	97	94	98	0	53	0	263
2	91	97	96	0	59	0	264
3	90	92	85	0	63	0	243
4	97	70	86	0	52	0	239
5	102	73	82	0	39	0	246
6	90	70	86	0	50	0	259
7	98	81	85	0	60	0	249
8	97	79	75	0	58	0	239
9	90	68	80	0	56	0	268
10	101	75	76	0	60	0	239
Σ	953	800	850	0	550	0	2510
X	95	80	85	0	55	0	251

ANEXO 6. FRECUENCIAS ESTOMATICAS DE SUPERFICIES ABAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (mm ²)	Cañahua (mm ²)	Tarwi (mm ²)	Oca (mm ²)	Olluco (mm ²)	Isaño (mm ²)	Maca (mm ²)
1	104	92	112	107	97	205	214
2	90	70	91	93	69	199	202
3	112	94	104	90	102	168	244
4	132	95	92	107	55	184	203
5	123	100	118	117	53	173	163
6	138	111	102	92	55	184	196
7	72	76	134	111	77	183	206
8	105	97	106	108	54	177	190
9	124	104	81	93	51	179	197
10	90	91	79	113	47	167	195
Σ	1090	931	1020	1030	660	1820	2010
X	109	93	102	103	66	182	201

ANEXO 7. LONGITUDES DE CELULAS OCLUSIVAS DE SUPERFICIES ADAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	27,64	27,36	28,33	0,00	28,83	0,00	20,62
2	28,66	23,18	26,52	0,00	32,37	0,00	21,10
3	27,52	27,77	27,07	0,00	31,26	0,00	19,91
4	25,78	26,86	27,65	0,00	27,52	0,00	19,92
5	26,70	25,10	27,78	0,00	29,81	0,00	23,89
6	28,36	23,25	28,09	0,00	25,74	0,00	21,10
7	27,12	24,76	30,76	0,00	32,34	0,00	25,96
8	27,95	24,26	27,56	0,00	29,76	0,00	23,97
9	28,20	28,74	29,14	0,00	32,20	0,00	22,38
10	25,39	26,52	28,06	0,00	29,30	0,00	21,13
Σ	273,3	257,8	281,0	0,0	299,1	0,0	220,0
X	27,33	25,78	28,10	0,00	29,91	0,00	22,00

ANEXO 8. LONGITUDES DE CELULAS OCLUSIVAS DE SUPERFICIES ABAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	23,10	23,68	32,14	34,57	30,10	24,86	23,03
2	24,81	26,83	29,75	35,77	30,90	26,71	21,01
3	28,61	25,01	30,39	35,34	30,01	26,72	22,27
4	25,91	28,76	29,63	31,58	28,51	28,23	18,95
5	27,56	28,24	30,79	35,70	29,09	27,50	23,78
6	26,05	26,69	29,37	32,71	30,00	27,08	20,04
7	25,79	27,23	30,66	33,44	34,07	24,91	20,64
8	29,98	29,79	30,17	36,11	29,99	26,34	23,94
9	27,68	30,28	34,71	35,68	29,99	31,72	22,34
10	31,23	26,81	31,82	36,25	26,48	30,93	27,41
Σ	270,7	273,3	309,4	347,2	299,1	275,0	223,4
X	27,07	27,33	30,94	34,72	29,91	27,50	22,34

ANEXO 9. LONGITUDES DE OSTIOLOS DE SUPERFICIES ADAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	12,54	12,06	12,98	0,00	14,55	0,00	15,20
2	10,77	14,58	14,55	0,00	17,10	0,00	9,01
3	15,33	14,98	11,89	0,00	16,99	0,00	9,78
4	16,75	13,18	14,18	0,00	14,93	0,00	7,96
5	17,60	13,44	12,81	0,00	14,99	0,00	12,46
6	15,12	14,36	13,68	0,00	17,31	0,00	10,25
7	15,25	13,34	13,78	0,00	15,56	0,00	9,92
8	16,14	12,40	9,69	0,00	15,20	0,00	11,63
9	13,93	13,50	13,80	0,00	13,06	0,00	14,66
10	16,04	12,21	14,13	0,00	18,42	0,00	12,59
Σ	149,5	134,0	131,5	0,0	158,1	0,0	113,4
X	14,95	13,40	13,15	0,00	15,81	0,00	11,34

ANEXO 10. LONGITUDES DE OSTIOLOS DE SUPERFICIES ABAXIALES FOLIARES DE LOS CULTIVOS DE LA QUINUA, CAÑAHUA, TARWI, OCA, OLLUCO, ISAÑO Y MACA.

Nº	Quinua (micras)	Cañahua (micras)	Tarwi (micras)	Oca (micras)	Olluco (micras)	Isaño (micras)	Maca (micras)
1	11,40	15,15	15,82	19,51	15,61	9,93	11,03
2	13,54	13,60	18,07	18,62	16,14	13,95	9,61
3	10,17	16,05	15,01	17,45	17,84	10,31	13,35
4	16,15	12,92	14,02	21,04	14,87	12,34	13,81
5	15,44	15,63	17,60	19,76	15,33	12,52	14,51
6	15,29	15,39	14,23	20,03	15,38	13,64	9,53
7	13,88	10,54	13,63	18,05	15,72	12,04	10,81
8	16,65	12,26	12,75	18,79	12,54	13,11	11,51
9	14,99	15,06	14,29	21,39	17,24	14,44	11,86
10	14,35	17,69	16,71	19,52	13,99	9,77	14,22
Σ	141,8	144,3	152,1	194,2	154,7	122,0	120,3
X	14,18	14,43	15,21	19,42	15,47	12,20	12,03

ANEXO 11. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DE LA QUINUA Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Quinua	Maiz	Quinua	Maiz
1	7,6	7,6	7,1	8,9
2	7,6	7,6	5,1	5,5
3	7,6	7,6	8,2	10,0
4	7,6	7,6	9,7	8,2
5	7,6	7,6	10,1	8,8
6	7,6	7,6	11,2	12,1
7	7,6	7,6	3,3	6,2
8	7,6	7,6	7,2	9,1
9	7,6	7,6	9,9	7,9
10	7,6	7,6	5,5	8,3
Σ	76	76	77,4	85,0
X	7,6	7,6	7,7	8,5

ANEXO 12. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DE LA CAÑAHUA Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Cañahua	Maíz	Cañahua	Maíz
1	7,6	7,6	7,2	8,5
2	7,6	7,6	5,2	5,3
3	7,6	7,6	8,3	9,8
4	7,6	7,6	9,4	9,0
5	7,6	7,6	10,2	8,6
6	7,6	7,6	11,3	11,9
7	7,6	7,6	3,4	6,0
8	7,6	7,6	7,3	7,9
9	7,6	7,6	10,0	8,7
10	7,6	7,6	5,6	7,1
Σ	76	76	78,0	82,9
X	7,6	7,6	7,8	8,3

ANEXO 13. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DEL TARWI Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	tarwi	Maiz	tarwi	Maiz
1	7,6	7,6	9,3	8,7
2	7,6	7,6	6,5	6,9
3	7,6	7,6	7,6	6,8
4	7,6	7,6	7,5	8,7
5	7,6	7,6	10,0	9,4
6	7,6	7,6	7,9	6,8
7	7,6	7,6	12,2	9,2
8	7,6	7,6	7,1	8,8
9	7,6	7,6	5,1	6,9
10	7,6	7,6	5,9	9,8
Σ	76	76	79,1	82,0
X	7,6	7,6	7,9	8,2

ANEXO 14. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DEL OCA Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Oca	Maiz	Oca	Maiz
1	7,6	7,6	10,9	10,7
2	7,6	7,6	8,2	10,1
3	7,6	7,6	11,2	7,0
4	7,6	7,6	5,0	8,6
5	7,6	7,6	4,8	7,5
6	7,6	7,6	5,0	8,6
7	7,6	7,6	9,7	8,5
8	7,6	7,6	7,8	6,9
9	7,6	7,6	7,4	7,1
10	7,6	7,6	7,9	8,9
Σ	76	76	77,9	84,0
X	7,6	7,6	7,8	8,4

ANEXO 15. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DEL OLLUCO Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Olluco	Maiz	Olluco	Maiz
1	7,6	7,6	8,5	8,7
2	7,6	7,6	9,4	9,7
3	7,6	7,6	7,2	7,4
4	7,6	7,6	10,4	6,9
5	7,6	7,6	6,6	7,8
6	7,6	7,6	8,7	9,4
7	7,6	7,6	7,7	9,2
8	7,6	7,6	8,2	6,8
9	7,6	7,6	8,8	9,3
10	7,6	7,6	7,6	8,5
Σ	76	76	83,0	83,7
X	7,6	7,6	8,3	8,4

ANEXO 16. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DEL ISAÑO Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Isaño	Maiz	Isaño	Maiz
1	7,6	7,6	7,7	8,4
2	7,6	7,6	6,5	7,8
3	7,6	7,6	8,1	7,2
4	7,6	7,6	9,2	8,4
5	7,6	7,6	7,4	7,1
6	7,6	7,6	7,6	8,4
7	7,6	7,6	7,1	11,1
8	7,6	7,6	6,9	7,9
9	7,6	7,6	10,5	9,4
10	7,6	7,6	7,1	8,4
Σ	76	76	78,1	84,0
X	7,6	7,6	7,8	8,4

ANEXO 17. CONDICIONES INICIALES Y FINALES DE pH, PARA DETERMINAR LA ABSORCION INDIRECTA DE CO₂, ENTRE EL CULTIVO DEL MACA Y EL MAIZ.

Nº	Condiciones iniciales de pH		Condiciones finales de pH	
	Maca	Maiz	Maca	Maiz
1	7,6	7,6	6,8	7,0
2	7,6	7,6	9,7	7,7
3	7,6	7,6	9,8	5,9
4	7,6	7,6	6,0	5,9
5	7,6	7,6	8,4	9,9
6	7,6	7,6	5,8	7,1
7	7,6	7,6	9,2	10,4
8	7,6	7,6	7,2	10,0
9	7,6	7,6	9,7	8,4
10	7,6	7,6	6,4	7,8
Σ	76	76	79,1	80,1
X	7,6	7,6	7,9	8,0

ANEXO 18. FAMILIAS Y GENEROS QUE PRESENTAN LA ANATOMIA DE KRANZ.

Aizoaceae	<i>Mollugo</i> y <i>Trianthema</i> ; Sabnis 1919 – 21.
Amaranthaceae	<i>Amaranthus</i> ; Laetsch 1968, Trigunna y Downton 1967, Cookston y Moss 1970 (<i>Amaranthus</i> , <i>Froelichia</i> <i>Gomphrena</i>).
Asteraceae	<i>Centaurea</i> spp; Heinricher 1884. <i>Pectis</i> ; Solereder 1908, Schoch y Kramer 1971.
Boraginaceae	<i>Heliotropium</i> ; Solereder 1908, Sabnis 1919 – 21, Downton, Bisalputra y Tregunna 1969.
Brassicaceae	<i>Farsetia</i> ; Sabnis 1919 – 21. <i>Diplotaxis</i> , 2 spp; Moser 1934.
Caryophyllaceae	<i>Dianthus</i> ; Silene, heinricher 1884, Crookston y Moss 1970. <i>Polycarpaea</i> ; Sabnis 1919 – 21.
Chenopodiaceae	<i>Atriplex</i> , 79 spp; Moser 1934, Laetsch 1968, Notin A, grupo patula, Frankton y Bassett 1970. <i>Atriplex</i> ; Downton, Bisalputra y Tregunna 1969. <i>Atriplex</i> , <i>Bassia</i> , <i>Kochia</i> , <i>Salsola</i> ; Crookston y Moss 1970.
Dipsacaceae	<i>Scabiosa</i> sp; Heinricher 1884.
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia</i> ; Crookstar y Moss 1970 (Chamaesyce = Euphorbia). <i>Chamaesyce</i> sp; Schoch y Kramer 1971.
Nyctaginaceae	<i>Boerhaavia</i> , <i>Bougainvillea</i> , <i>Phaeoptilium</i> ; Solereder 1980. <i>Boerhaavia</i> , 2 spp; Sabnis 1919 – 21.
Oleaceae	<i>Pocas</i> spp; Moser 1934.
Papaveraceae	<i>Pocas</i> spp; Moser 1934.

Papilionaceae	<i>Genista, Sparitium</i> ; Haberlandt 1914. <i>Crotalaria, Indigophora</i> ; Sabnis 1919 – 21.
Polemoniaceae	Algunas spp de todos los generos examinados excepto <i>Bonplandia</i> ; Solereder 1908.
Portulacaceae	Algunas spp; Crookston y Moss 1970.
Resedaceae	<i>Ochradenus, Oligomeris</i> ; Moser 1934.
Sapindaceae	<i>Cardiospermum</i> ; Sabnis 1919 – 21.
Scrophulareaceae	<i>Pentstemon</i> ; Heinricher 1884.
Zygophyllaceae	<i>Tribulus</i> ; Solereder 1908. <i>Fagonia, Tribulus, Zygophyllum</i> ; Sabnis 1919 – 21.

FUENTE: Anatomía de las Dicotiledoneas de Metcalfe y Chalk 1988.

ANEXO 19. PREPARACION DEL Alcohol – formol – acético (F A A)

Alcohol al 70%	50 ml.
Agua destilada	35 ml.
Formol al 40%	10 ml
Acido acético glacial	5 ml.
Solución	100 ml.

FUENTE: Manual de Practicas de Laboratorio de Morfología y Anatomía Vegetal de Rodríguez y Villarroel 1998.