

CITOGENETICA DE *OXALIS TUBEROSA*: CICLO CELULAR Y NUMERO CROMOSOMICO

DAVID TALLEDO
CAROLA ESCOBAR

Laboratorio de Biología Celular y Genética,
Sección de Citogenética,
Facultad de Ciencias Biológicas,
Universidad Ricardo Palma,
Apto. 138, Lima - PERU.

RESUMEN

Se describe por primera vez la secuencia del ciclo celular de la oca *Oxalis tuberosa* Mol., estableciéndose la incidencia y duración de cada fase, así como de toda la mitosis, en base a la evaluación cíclica - para un período de 24 horas - de los índices de fases e índices mitóticos parciales y totales, según el método propuesto por Dyer. Se registran alteraciones del curso del ciclo celular, particularmente ciclos incompletos. Los autores sugieren que la alternancia de interfases normales con mitosis irregulares podría condicionar la diversidad de reportes para el número de cromosomas de la oca y constituir uno de los probables mecanismos de poliploidización somática. Para la muestra de «Oca» estudiada se plantea que $2n=14$.

PALABRAS CLAVES: *Oxalis*, ciclo celular, poliploidización.

SUMMARY

For the first time the sequence of the cell cycle of the «oca» *Oxalis tuberosa* Mol. is described, establishing the effects and duration of each stage as well as of the whole mitosis based on a cycle study - for a 24 hour period - of phase indexes and partial and total mitotic indexes according to the method proposed by Dyer. Alterations along the cell cycle are recorded, specially incomplete cycles. The authors suggests that alternance of normal interphases with irregular mitosis may condition the variety of reports for the number of chromosomes of «oca» and become one of the probable mechanisms of somatic polyploidization. For the sample of «oca» studied a $2n=14$ is proposed.

KEY WORDS: *Oxalis*, cell cycle, polyploidization.

INTRODUCCION.

El género *Oxalis* está formado por 800 especies aproximadamente, distribuidas en casi todos los hábitats de América del Sur y de África del Sur (Marks, 1956). *O. tuberosa* Molina «Oca» es considerada como la de mayor importancia económica entre las especies de este género, lo que se debe a su alto contenido protéico y lipídico así como a su capacidad de tuberizar, singular entre las especies de *Oxalis* (Mostacero y Mejía, 1993). Los estudios realizados en «Oca» hasta el momento se orientan principalmente a su descripción botánica, clasificación taxonómica y tipos de hábitat, entre otros (Brücher, 1969; Cárdenas, 1969; CIRF, 1982; Eiten, 1963; León, 1964; Gershoff, 1987). Se ha realizado así mismo una serie de estudios con la finalidad de determinar el número de cromosomas de esta especie, habiéndose obtenido resultados aparentemente contradictorios y de difícil interpretación: $2n=14$ (Heitz, 1927), $2n=63-68-70$ (Kostoff *et al.*, 1935), $2n=66$ (Cárdenas & Hawkes, 1948), $2n=66$ (Marks, cit. de Smith, 1976), $2n=58-66$ (Gibbs *et al.*, 1978), $2n=64$ (Medina, 1994), entre otros. En cualquier caso, no se conoce con precisión cuál es el número de cromosomas de esta especie. Esta situación parece repetirse a nivel de todo el género (ver cuadro 3).

Marks (1956), Fiódorov (1969) y Brücher (1969) reportan una gran variabilidad respecto al número,

tamaño y forma de los cromosomas de las especies de este género. Gibbs (1978) sugiere que una considerable variabilidad numérica ha sido condicionada por la formación de multivalentes y el retraso de la replicación cromosómica, esta variabilidad habría sido protegida contra la acción de la selección natural mediante la propagación clonal a través de tubérculos. El mismo autor subraya, así mismo, que la evidenciación de cromosomas mitóticos, especialmente metafásicos, presenta dificultades. Por otro lado, se ha observado que el germoplasma de oca introducido para su reproducción *in vitro* en algunos casos no ha mantenido las características de la muestra original y que los métodos utilizados para evaluar su estabilidad genética han resultado insuficientes (Estrada, 1994; Velasco, 1994).

Aunque el origen de la «Oca» es poco conocido, los contajes de cromosomas demuestran que éstas son poliploides en la mayoría de los casos, lo que refleja su capacidad de adaptación a condiciones climáticas severas y altas elevaciones (Del Río, 1990).

Si bien la determinación de los datos citológicos que se derivan mayormente del núcleo celular, el comportamiento de los cromosomas durante la mitosis y/o meiosis y del estudio de su número y morfología pueden ser usados para esclarecer la senda evolutiva y como caracteres

taxonómicos constantes debido a que todos los individuos de una especie usualmente presentan el mismo número de cromosomas, también es cierto que pueden presentarse excepciones (Stebbins, 1970; Turkov *et al.*, 1988). Estas se circunscriben especialmente a los poliploides (Barlow, 1978; Brodsky & Urivayeva, 1981; Talledo & Escobar, 1995; ver el artículo anterior del presente número de Biotempo). La poliploidización puede producirse cuando los organismos se encuentran en condiciones de aislamiento en hábitats que presentan diferentes variaciones ambientales, como es el caso de las especies que se desarrollan en la Zona Andina (National Research Council, 1989; Jardín Botánico de Córdoba - España, 1992; Talledo & Escobar, 1995). Está demostrado que la poliploidización es una de las consecuencias posibles de la inhibición parcial de los procesos mitóticos. Por otro lado, además de poliploidía, se puede producir síntesis irregular de ADN, células multinucleadas y/o endorreproducción como resultado del acortamiento del programa del ciclo celular. La selección natural eliminará o no a la progenie cuyo genoma haya variado (Brodsky & Urivayeva, 1981; Talledo & Escobar, 1995).

Así mismo, la duración del ciclo celular depende el peso del genoma: cuanto mayor es la cantidad de ADN mayor es la duración del período de síntesis y del ciclo. Esta relación, señalada por primera vez por Van't Hoff y Sparrow en 1963, ha sido estudiada por muchos autores. El espectro de resultados para las diferentes especies es grande, pero la correlación entre el contenido de ADN en el genoma diploide y la duración del ciclo mitótico es indudable (Ivanov, 1978). Bennett (1972) señala que cuando se comparan las plantas efímeras, las anuales y las perennes, la cantidad de ADN en el genoma diploide y el tiempo de reproducción de las células frecuentemente forman una curva en crecimiento. Las formas diploides y poliploides de una misma especie por lo general presentan ciclos similares.

MATERIALES Y METODOS.

Los meristemos radiculares de *Oxalis tuberosa* Mol. (Foto 1) procedentes de tubérculos recolectados en la ciudad de Huancayo - Perú (Ref. Ing° Glicerio López, Universidad Nacional del Centro del Perú) fueron procesados según la metodología descrita por Talledo *et al.* (1993) a intervalos de 1 hora durante 24 horas. El squash se realizó con orceína acética, tomando las microfotografías con una película en blanco y negro de baja sensibilidad marca Mikrat 300.

Los índices de fases (IF), índices mitóticos (IM) y duración del ciclo celular fueron determinados utilizando los criterios descritos en la guía propuesta por D. Talledo y C. Escobar (1995).

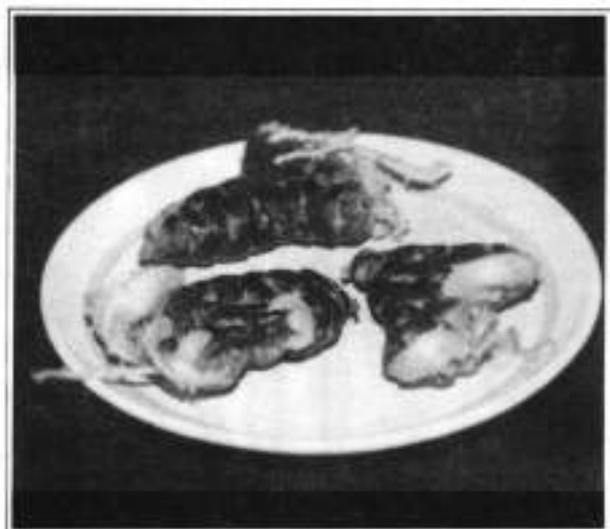


Foto 1. Acceso de *Oxalis tuberosa* Mol. (Huancayo, Perú)

RESULTADOS

Los cuadros 1A y 1B muestran la evaluación durante 24 horas (a una temperatura de $22^{\circ}\text{C} \pm 1$) de los IF e IM de *Oxalis tuberosa* Mol. «Oca» en 24, 597 células en división y en las células hijas producidas a partir de las primeras. En ellos es posible observar que la mejor hora para la prefijación de las muestras con inhibidores de la metafase está comprendida entre las 7:30 y las 8:30 am. El valor del IM observado en este lapso es elevado y se aproxima al 100% ($\text{IM}_{06:00-07:00} = 86.89\%$, $\text{IM}_{08:00} = 97.45\%$). Durante las demás horas procesadas los valores del IM fueron relativamente bajos, fluctuando entre el 39.28% a las 9:00 am. y 1.59% a las 21:00 horas. Sin embargo, los valores del IM registrados para las 23:00 horas fueron extrañamente elevados, alcanzando el 89.19%.

En estas condiciones el ciclo celular parece durar 06:00 horas aproximadamente, sin embargo esto se debe a la alteración de su flujo normal, como veremos más adelante. Los valores normales para la duración de este ciclo son 75 minutos.

Cuando desagregamos el IM en sus componentes por fases es posible observar que entre las 6:00 y las 10:00 horas el porcentaje de profases ocupa la mayor parte de la población celular en división. Durante las demás horas, excepto las 23:00, se acumulan telofases. Las fases restantes (metafase y anafase) parecen presentarse en muy pequeña proporción, o no presentarse, y su incidencia sobre el desarrollo y duración del ciclo celular es poco significativa. Al analizar el ciclo celular en su conjunto encontramos que sólo entre las 6:00 y 8:00 horas parece desarrollarse francamente la mitosis, aunque a través de la acumulación de profases. Durante las demás horas se registra en forma muy consistente un alto porcentaje de interfases, es decir, las células o no se dividen o se dividen poco. La permanencia de las células

Cuadro N° 1A. Evaluación Índices de Fases e Índices Mitóticos Parciales

HORA IF(%)	T(C°)	Células contadas	Interf.	Prof.	Metaf.	Anaf.	Telof. %	IM
01:00	22.5	1007 100%	841 83.52%	126 12.51%	1 0.10%	-	39 3.87%	16.48
02:00	23.0	1017 100%	934 91.84%	3 0.29%	1 0.10%	-	79 7.77%	8.16
03:00	23.0	1101 100%	1019 92.55%	22 2.00%	1 0.10%	-	59 5.35%	7.45
04:00	23.0	1023 100%	919 89.83%	17 1.66%	2 0.20%	-	85 8.31%	10.17
05:00	22.0	1008 100%	616 61.11%	28 2.78%	-	-	364 36.11%	38.89
06:00	22.0	1007 100%	132 13.11%	829 82.32%	17 1.69%	8 0.79%	21 2.09%	86.89
07:00	22.0	1028 100%	134 13.04%	821 79.87%	8 0.78%	2 0.19%	63 6.12%	86.89
08:00	22.0	1016 100%	26 2.55%	843 83.00%	8 0.78%	1 0.09%	138 13.58%	97.45
09:00	22.0	1031 100%	626 60.71%	-	-	-	405 39.28%	39.28
10:00	23.0	1027 100%	800 77.90%	90 8.76%	8 0.78%	5 0.49%	124 12.07%	22.10
11:00	21.0	1052 100%	1021 97.05%	-	-	-	31 2.95%	2.95
12:00	21.0	1026 100%	998 97.27%	-	-	-	28 2.73%	2.73

Cuadro N° 1B. Evaluación de los Índices de Fases e Índices Mitóticos Parciales

HORA IF(%)	T(C°)	Células contadas	Interf.	Prof.	Metaf.	Anaf.	Telof.	IM (%)
13:00	21.5	1014 100%	926 91.32%	- -	- -	- -	88 8.68%	8.68
14:00	22.0	1052 100%	910 87.00%	- -	- -	- -	142 13.00%	13.00
15:00	22.5	1027 100%	969 94.35%	22 2.14%	- -	- -	36 3.51%	5.65
16:00	23.0	1016 100%	975 95.96%	- -	- -	- -	41 4.04%	4.04
17:00	23.0	1002 100%	950 94.81%	- -	- -	- -	52 5.19%	5.19
18:00	23.0	1022 100%	950 92.95%	6 0.59%	3 0.30%	- -	63 6.16%	7.05
19:00	23.0	1035 100%	941 90.92%	27 2.61%	2 0.19%	- -	65 6.28%	9.08
20:00	22.5	1021 100%	936 91.67%	- -	8 0.78%	- -	77 7.54%	8.32
21:00	22.0	1007 100%	991 98.41%	- -	- -	- -	16 1.59%	1.59
22:00	22.0	1013 100%	935 92.30%	36 3.55%	- -	- -	42 4.15%	7.70
23:00	22.5	1027 100%	111 859 10.81%	26 83.64%	5 2.53%	26 0.49%	2.53%	89.19
24:00	22.5	1018 100%	782 76.82%	99 9.72%	8 0.79%	- -	129 12.67	23.18

en una u otra fase del ciclo sugiere el bloqueo o insuficiencia de la síntesis protéica en la fase anterior por lo que que el material genético, luego de duplicarse en la interfase, no necesariamente se va a distribuir entre células hijas.

DISCUSION

El procesamiento citológico de *O. tuberosa* Mol. consistente en la determinación de los índices de fases (IF), índices mitóticos (IM) y secuencia del ciclo celular en condiciones de laboratorio permitió establecer IM elevados y próximos al 100% ($IM_{96.06, 07.00}=86.89\%$, $IM_{88.00}=97.45\%$), lo que coincide con lo reportado por Talledo y Escobar (1995) para *U. tuberosum*. Respecto al desarrollo del ciclo celular, el análisis de los cuadros 1A, 1B y 2 permite evidenciar que durante el período que corresponde a la mitosis el porcentaje de metafases y anafases supera el 1% sólo a

las 6:00 am. y durante el resto de horas (excepto las 23:00) está por debajo de esta cifra. El porcentaje de profases y telofases se mantiene elevado durante parte importante de la misma, es más las células parecen detenidas en estas fases. Si tomamos en cuenta que una serie de trabajos reportan la posibilidad de alterar en especies modelo la secuencia normal de la división celular en sus diferentes fases (Brooks, 1977; Del Campo, 1988; Epifánova, 1973; Prescott, 1976; Nagl, 1970, 1978), que Prokofieva-Belgovskaya (1959, 1960) observó la aparición de células binucleadas y mitosis con diplocromosomas en muestras de papa y que la variación de las condiciones ambientales puede ser la causa de la alteración del flujo normal de la mitosis, encontraremos que en oca puede estar produciéndose un fenómeno probable en este tipo de muestras, aunque poco conocido. Nuestros resultados sugieren fuertemente: a) el desarrollo de ciclos celulares incompletos (ciclos que no transcurren por una o varias de las fases normales) y b). El bloqueo en profases y del paso de telofase hacia la

Cuadro N° 2. Determinación de los IF e IM totales y de la duración del ciclo celular.

Estado	Total	Interf.	Prof.	Metaf.	Anaf.	Telof.
Frecuencia	24,597	18,442	3,828	93	21	2,213
IF (%)	100	74.98	15.56	0.38	0.08	9.00
IM (%)	25.02	(15.56 + 0.38 + 0.08 + 9.00)				
Duración Hrs asumiendo un valor medio para un ciclo completo=5Hrs	5:00	(3.75)	(0.78)	(0.02)	(0.01)	(0.45)
	5:00	3.45'	0:47'	0:01'	0:0'06"	0:27'

interfase (es decir, curso defectuoso de las fases intermedias y finales de la mitosis) en parte importante de la población celular estudiada.

La separación temporal de la célula del ciclo normal de división parece haber condicionado la prolongación del mismo en parte importante de la población celular estudiada. La aparente duración de 6 horas de la mitosis, mencionada en RESULTADOS para esta especie, no corresponde a la de un ciclo normal (que suele ocupar entre 45' y 75'), como fué el caso del ciclo de división celular del olluco, que ocupó 60 minutos (Talledo y Escobar, 1995). El ciclo normal de división se estaría produciendo sólo en parte de esta población y su duración sería de 75 minutos (Gráfico 1).

El estudio citológico de 50 especies de *Oxalis* permitió a Brucher (1969) sugerir un número base de

$n(x)=7$ para las especies de este género y múltiplos de 7 como número cromosómico. Durante el presente estudio celular se pudo establecer en base al conteo de cromosomas en las metafases de no menos de 15 células sin ningún pre-tratamiento que el número cromosómico de esta accesión de «Oca» es $2n=14$ (Foto 3, Fig. 1). Este resultado sugiere que $n=x=7$ y coincide con lo propuesto por Heitz (1927) y Brucher (1969).

El bloqueo de la mitosis o parte de ella no impide la reproducción de los cromosomas; a su vez, la separación de los cromosomas y la formación de núcleos hijos no son predeterminantes para la citotomía. Como consecuencia, en los ciclos siguientes a partir de estas mitosis incompletas (es decir, que no presentan algunas de sus fases normales) será posible observar metafases con complementos cromosómicos duplicados o con diplocromosomas (Mezia, 1963; Epifánova, 1973). Esto podría explicar la diversidad de reportes respecto al

número de cromosomas de la oca, así como la gran dificultad, señalada por una serie de autores (Gibbs, 1978; Medina, 1994) para evidenciar cariotipos en cromosomas mitóticos. El análisis de la distribución de los números de cromosomas de *Oxalis* reportados hasta la fecha

corrobora esta apreciación. En el cuadro 3 y fig. 3 podemos observar que los principales «picos» de números cromosómicos ($2n$) para especies de este género corresponden a 14 y 28, que para 10 de ellas se han reportado números diferentes (en 8 casos múltiplos de 7)

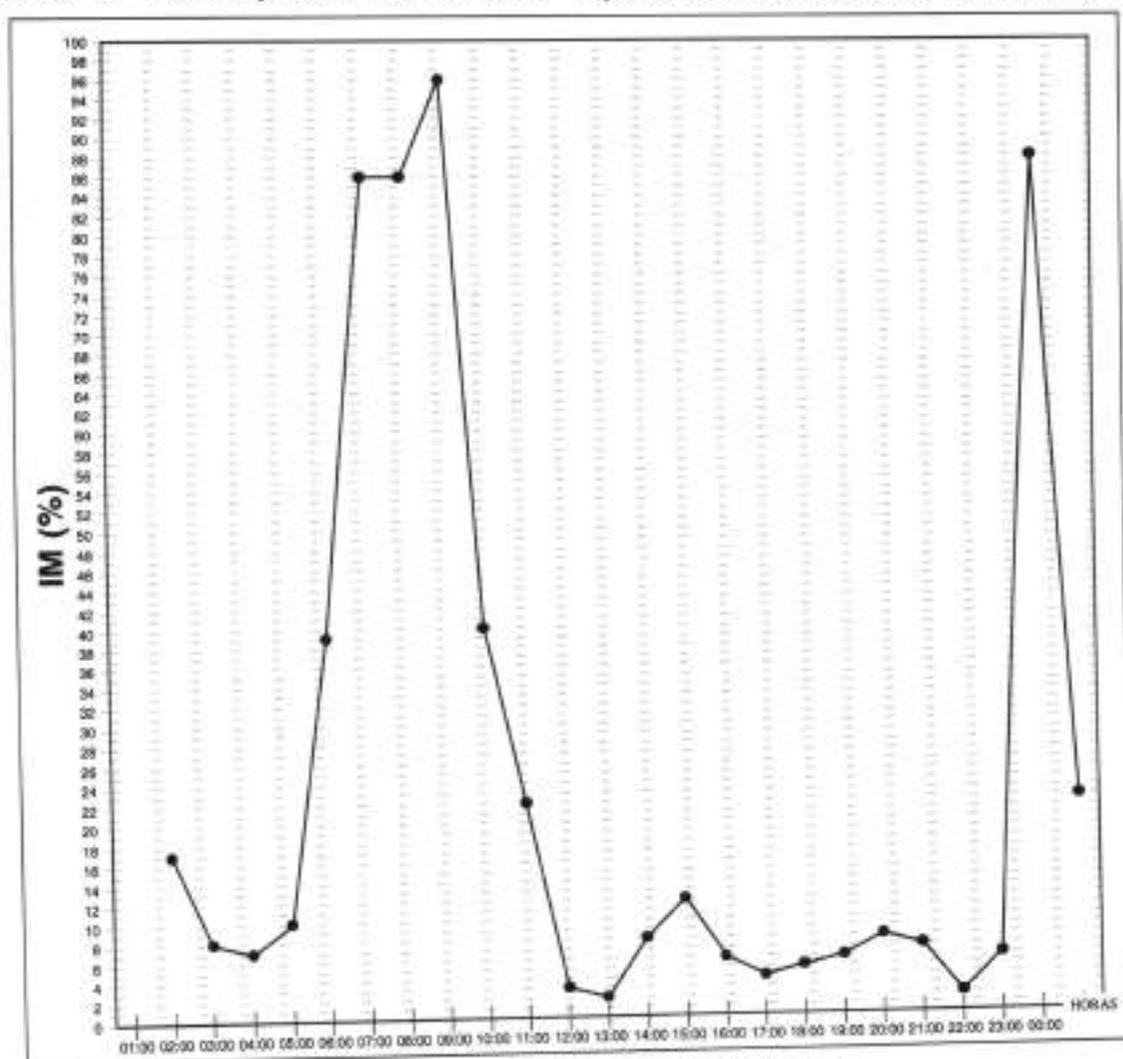


Gráfico 1. Secuencia del ciclo celular en *Oxalis tuberosa*

y que en las especies que presentan poliploidía intraespecífica ésta se produce con un número base $x=7$. Los trabajos que sugieren números cromosómicos diferentes a múltiplos de 7 por lo general sugieren cifras muy próximas a éstos: 20, 22, 30; 48; 64, 66.

La inhibición parcial de los procesos mitóticos en estas células puede reflejar el desarrollo normal de estos organismos o haber sido desencadenada por el traslado de los mismos a un hábitat diferente. En cualquier caso es preciso tomarla en cuenta tanto para el desarrollo de trabajos de campo como para la conservación y reproducción *in vitro*.

Entre las plantas de papa obtenidas por cultivo de tejidos se observa una gran variabilidad fenotípica (Karp *et al.*, 1982; Shepard, 1980), la misma que es inherente a todos los regenerantes obtenidos por cultivo de tejidos. Se ha reportado que parte de esta variabilidad puede

deberse a variaciones del número y estructura cromosómicos y que estas variaciones son resultado de la manifestación de selectividad del medio respecto a las células del explante primario. Respecto a las células de oca parece estar ocurriendo algo similar. Es evidente que una población como la descrita presentará inevitablemente varias líneas celulares diferentes, por lo que la variabilidad somacional puede ser inherente a la muestra o, en el mejor de los casos, a algún tipo de muestra sacado fuera de su entorno natural.

CONCLUSIONES

El estudio del ciclo celular en *O. tuberosa* Mol. procedente de la ciudad de Huancayo, PERU, nos ha permitido esclarecer los siguientes aspectos, hasta ahora desconocidos, del desarrollo de este cultivo:

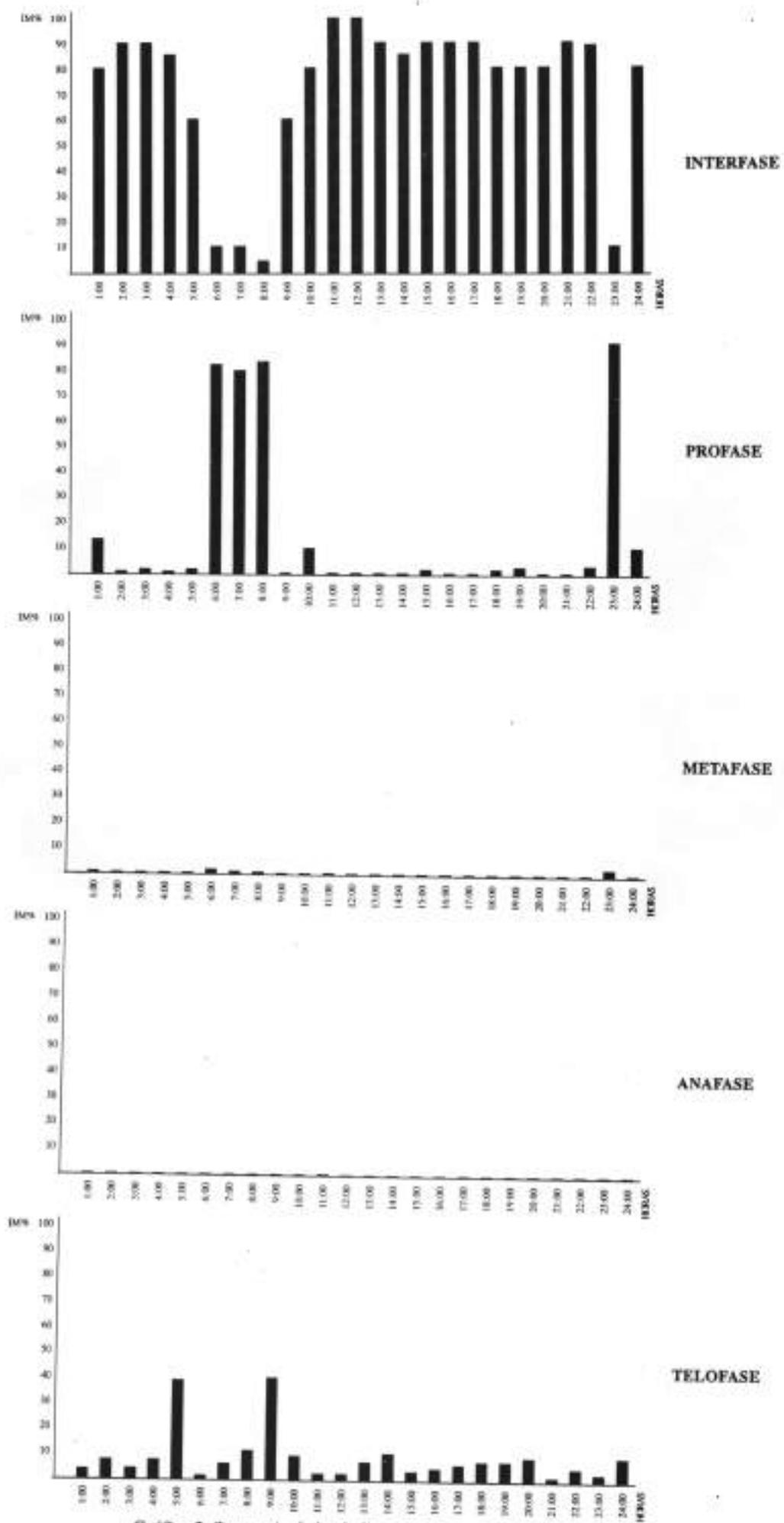


Gráfico 2. Secuencia de los Índices de Fases en Oxalis tuberosa

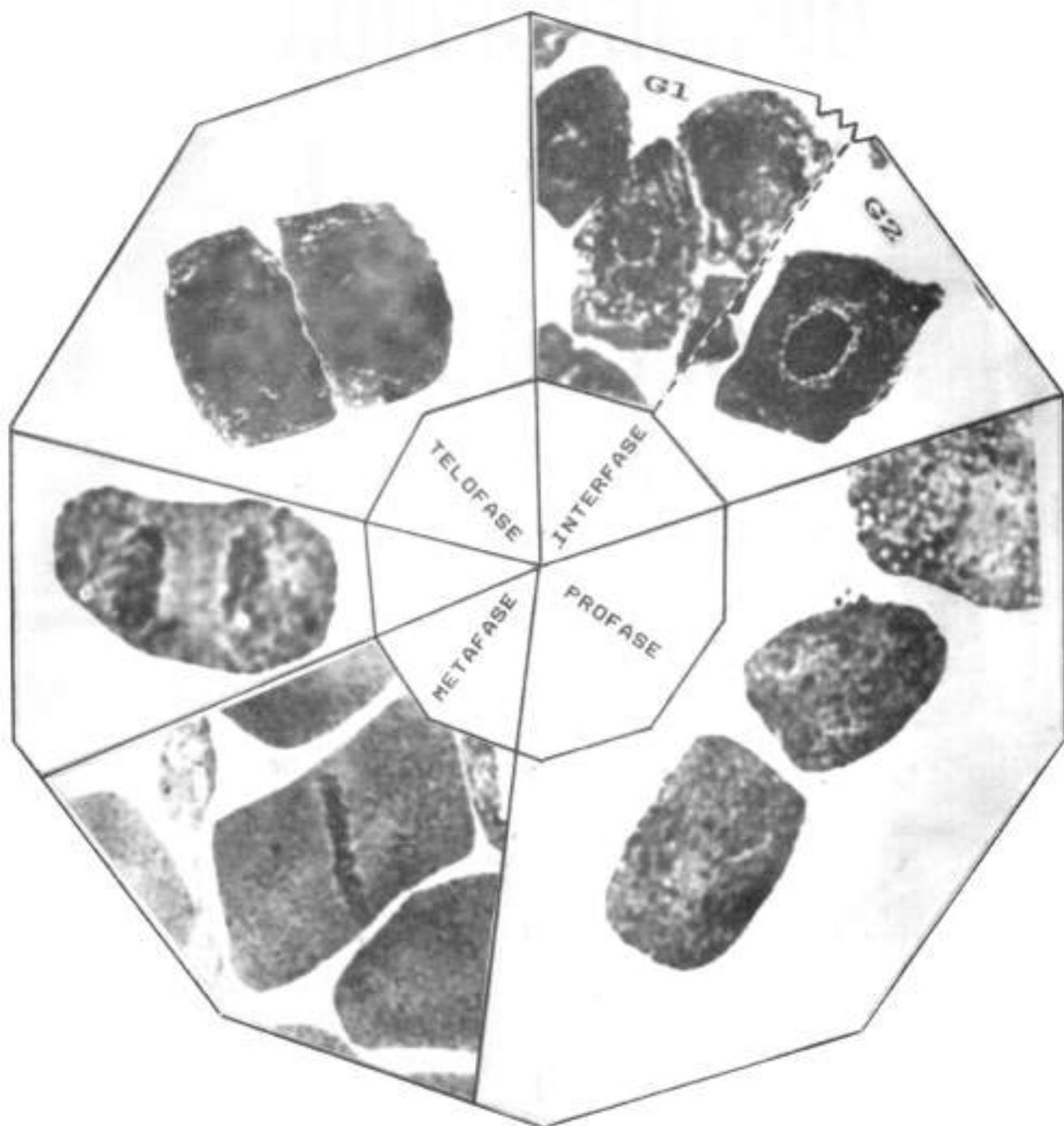


Foto 2. Fases del ciclo celular en *Oxalis tuberosa*

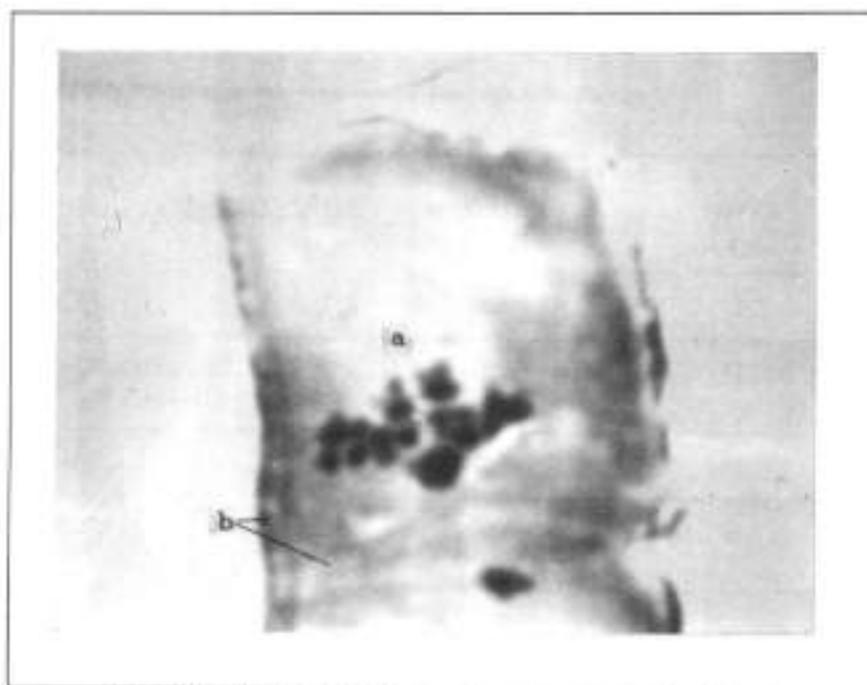


Foto 3. Metafase de *Oxalis tuberosa*, sin pre-tratamiento ($2n=14$); a) Cromosomas, b) Membrana celular.

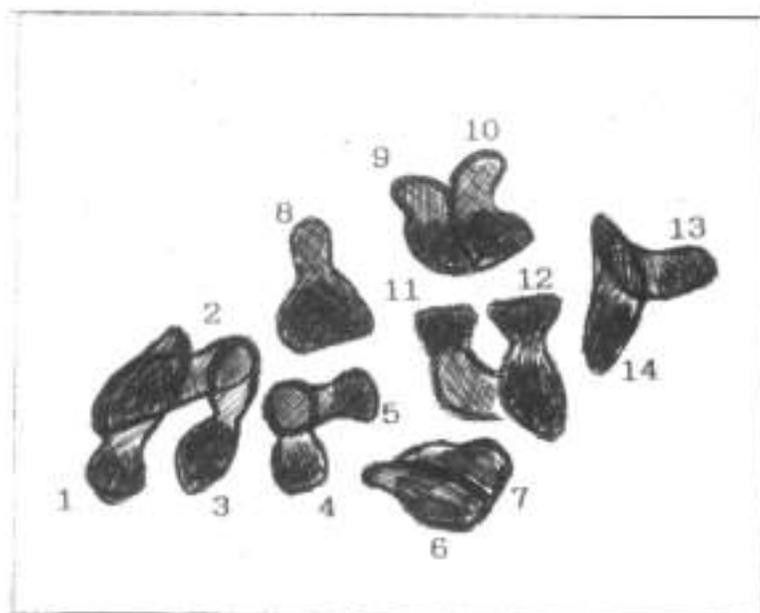


Figura 1. Esquemática de los 14 cromosomas observados en la metafase de la Foto 3.

1. En algunas accesiones de esta especie se producen ciclos celulares incompletos, es decir, que presentan procesos mitóticos en los cuales se ha(n) reducido una o varias de las fases normales de la mitosis.
2. Estos ciclos celulares incompletos parecen deberse al bloqueo parcial en profase y en telofase, las causas de este bloqueo aún no están claras.
3. Los fenómenos mencionados en las conclusiones (1) y (2) condicionan una alteración general de la división de estas células, aumentando la duración del ciclo hasta llegar a valores evidentemente anormales.
4. El período de síntesis de la interfase, y la interfase en general, parecen desarrollarse normalmente, por lo que la reduplicación del material genético se estaría produciendo en forma normal.
5. La reduplicación normal de la cromatina y la división anormal de la misma serían los factores condicionantes de la variabilidad encontrada para el número de cromosomas de esta especie por una serie de autores.
6. El período comprendido entre las 6:00 y 8:00 horas parece ser el más aparente para la toma de muestras celulares de «Oca» para estudios cariotípicos.

Cuadro N° 3 Distribución de Números Cromosómicos en Oxalis L.

Número de especies	2n	Autores
2	10	Heitz, 1927; Yamashita, 1935; Marks, 1956; Borgmann, 1964.
3	12	Marks, 1956, 1957; (**)
20	14	Winge, 1925; Heitz, 1926, 1927; Yamashita, 1935; Warburg, 1938; Marks, 1956; Diers, 1961
2	16	Eiten, 1963; (**)
3	18	Warburg, 1938; Marks, 1956; Diers, 1961; Eiten, 1963
1	22	Nakajima, 1936; Love, Love, D., 1966; Hara, 1952; Marks, 1956; Skalfnska et. al., 1959; Sorsa V., 1962; Gadella, Kliphuis, 1963; Hara, Kurosawa, 1965
1	24	Wulff, 1937; Rutland, 1941; Heiser, Whitaker, 1948; Pólya, 1949; Skalfnska et. al., 1959; Eiten, 1963; Gadella, Kliphuis, 1966
9	28	Heitz, 1927; Yamashita, 1935; Warburg, 1938; Marks, 1956; Matew, 1958; Borgmann, 1964.
3	30	Heitz, 1927; Yamashita, 1935; Marks, 1956; Sharma A.K., Chatterji T., 1960.
2	35	Vignoli, 1935, 1937; Yamashita, 1935; Matsuura Suto, 1935; Heiser, Whitaker, 1948.
2	40	Marks, 1956; (**)
3	42	Heitz, 1927; Marks, 1956; Sharma A.K., Chatterji T., 1960; (**).
2	48	Marks, 1956; Mathen, 1958; Mathew, 1958; Sharma A.K., Chatterji T., 1960; Diers, 1961
1	56	Marks, 1956; Mathew., 1958; (**)
1	64	Kostov, 1935; De Azkue, 1990; Medina, 1993;
1	80	Heitz, 1927; (**)
5	PI(*)	Varios; (**)
10	Diferentes números	Varios; (**)
73		Total de Especies Estudiadas

(*) : PE. Poliploidía intra específica.

(**) : Bolkhovskikh et al., 1969

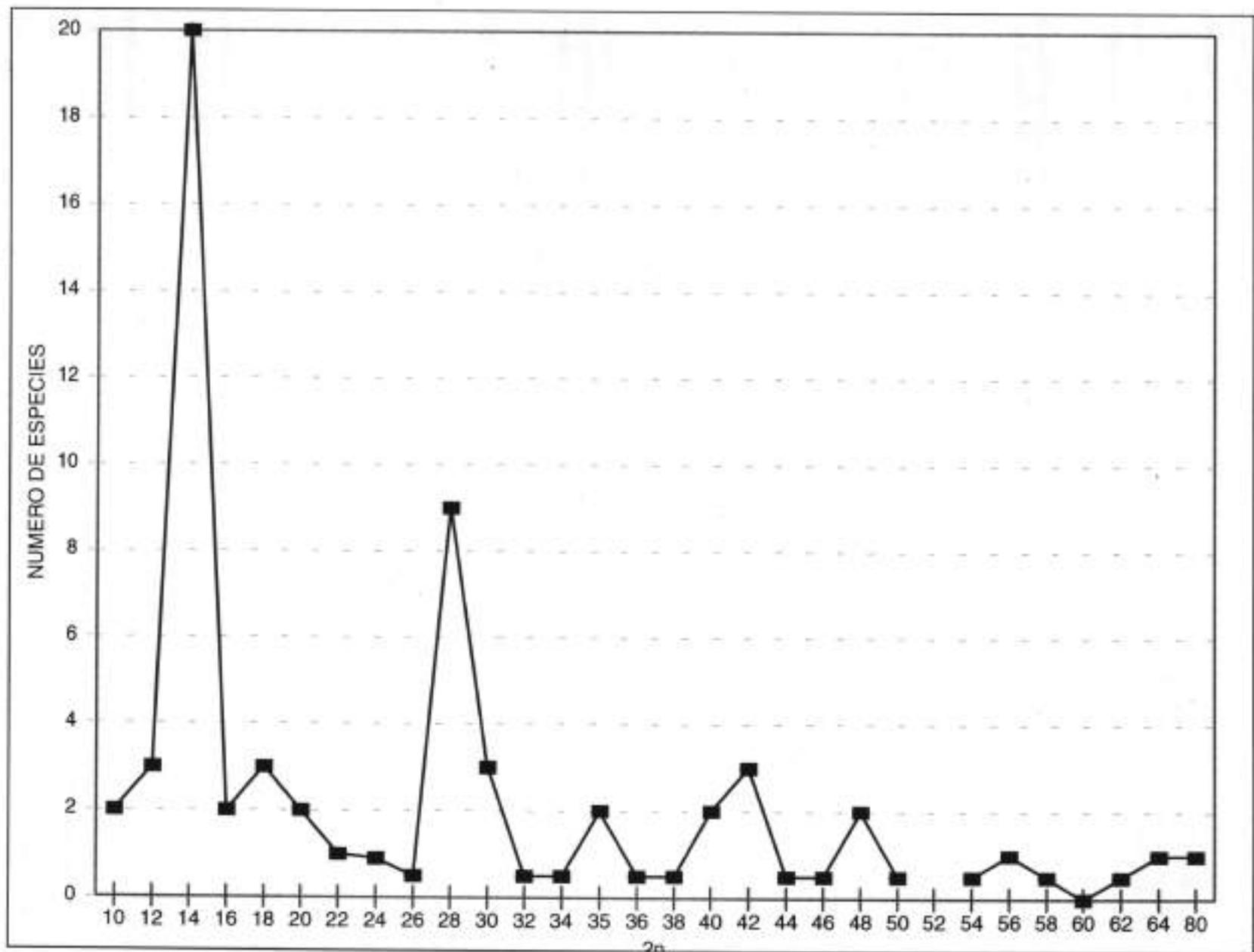


Gráfico 3. Distribución de números cromosómicos en Oxalis. L.

7. Nuestros resultados evidencian que el número cromosómico de la muestra estudiada de *O. tuberosa* Mol. es $2n=2x=14$, siendo su número base $x=7$.
8. Los números cromosómicos diferentes a $2n=14$, pero múltiplos de $x=7$, reportados por una serie de autores, al igual que la variabilidad somaclonal observada en algunas formas de «Oca» introducidas *in vitro*, se habrían producido en base a los procesos mencionados en las conclusiones (1), (2), (4) y (5).
9. Los fenómenos evidenciados, descritos y analizados en el presente trabajo indican claramente que el análisis cariotípico de las muestras es imprescindible tanto para su caracterización en condiciones naturales como para la introducción de las mismas *in vitro*.

AGRADECIMIENTOS

Los autores queremos expresar nuestro reconocimiento al Programa Colaborativo COTESU - CIP y a la Universidad Ricardo Palma, Rectorado, Facultad de ciencias Biológicas y Departamento Académico de Ciencias), sin cuyo apoyo no hubiera sido posible desarrollar el presente trabajo.

REFERENCIAS BIBLIOGRAFICAS

- BENNETT, M.D. 1972. Nuclear DNA content and minimum generation time in herbaceous plants. *Proc. Roy. Soc. London B.* (181): 109-135.
- BOLKHOVSKIKH, Z.; GRIF, V.; MATVEJEVA, T.; ZAKHARYEVA, O. 1969. Chromosome numbers of flowering plants. Leningrad. Nauka. 926 pp.
- BORGMANN, E. 1964. Anteil der Polyploidien in der Flora des Bismarcksgebirges von Ostneuguinea. *Zeitschr. Bot.* 52 (2): 118-173.
- BRODSKY, V.Y.; URIVAYEVA, I.V. 1981. (Poliploidía celular. Proliferación y diferenciación). Ed. Nauka, Moscú. (En ruso).
- BROOKS, R.F. 1977. Continuous protein synthesis is required to maintain the probability of entry into S phase. *Cell.* 12: 311-317.
- BRÜCHER, H., 1969. Poliploidía en especies sudamericanas de *Oxalis*. - *Boletín Soc. Venezol. Cienc. Natur.* 28 (115/116): 145-178.
- CARDENAS, M. Y HAWKES, J.G. 1948. Número de cromosomas en algunas plantas nativas cultivadas por los indios de los Andes. - *Revista de Agricultura (Cochabamba)* 5(4):30-32.
- CIRF, 1982: **Descriptores de Oca**. - Consejo Internacional de Recursos Fitogenéticos Programa del CIRF en América Latina.

CÁRDENAS, M. 1969. Manual de plantas económicas de Bolivia. Cochabamba: Imprenta Ichthys. pp 16-86.

DE AZKUE, D. Y MARTÍNEZ, A. 1983. The chromosome complements of Shrubby *Oxalis* species from South America. - *Pl.Syst.Evol.* 141: 187-197.

DE AZKUE, D. Y MARTÍNEZ, A. 1990. Chromosome number of the *Oxalis tuberosa* alliance (Oxalidaceae). - *Pl. Syst. Evol.* 169, 25-29.

DEL CAMPO, A., 1988. Biología del Ciclo de División celular. Maracaibo, Venezuela. Univ. de Zulia, Fac. Experimental de Ciencias. 151 pp.

DEL RIO, C.A. 1990. Análisis de la variación isoenzimática de *Oxalis tuberosa* Molina «Oca» y su distribución geográfica. - Tesis Lic.en Biología. Universidad Ricardo Palma, Facultad de Ciencias Biológicas. 61 p. Lima-Perú.

DIERS, L. 1961. Der Anteil an Polyploiden in den Vegetationsgürteln der Westkordillere Perus. *Zeitschr. Bot.*, 49, 5:437-488.

EITEN, G. 1963. Taxonomy and regional variation of *Oxalis* sect *Corniculatae* 1. Introduction, keys and synopsis of the species. - *Amer. Midl. Nat.* 69:257-309.

EPIFÁNOVA, O.I. 1973. (Estudio de los mecanismos de regulación del ciclo celular por medio de inhibidores de la transcripción y la translación. En: El ciclo celular). Ed. Nauka, Moscú. PP. 72-103. (En ruso).

ESTRADA, R. 1994. **Reunión POA, Proyecto R2. Cuzco.** (Comunicación oral).

FIÓDOROV, A.A. 1974. Chromosome Numbers of Flowering Plants. - Leningrad. Academia de Ciencias. URSS. (Ed. Otto Koeltz Sci. Pub.).

GADELLA, T.W.J.; KLIPHUIS E. 1963. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. *Acta Bot. Neerlandica*, 12, 2:195-230.

GADELLA, T.W.J.; KLIPHUIS E. 1966. Chromosome numbers of flowering plants in the Netherlands. *Acta Bot. Neerlandica*, 13, 3:432-433.

GERSHOFF, S.N. 1987. Nutritional evaluation of three underexploited Andean tubers: *Oxalis tuberosa*, *Ullucus tuberosus* and *Tropaeolum tuberosum*. - *Econ. Bot.* 41: 503-519.

GIBBS, P.E.; MARSHALL, D. Y BRUNTON, D. 1978. Studies on the cytology of *Oxalis tuberosa* and *Tropaeolum tuberosum*. *Not.Roy.Gard.* Edinburgh. 37:215-220.

- HARA, H. 1952. Contributions to the study of variations in the Japanese plants closely related to those of Europe or North America. Part I. *Jour. Fac. Sci. Tokyo Imp. Univ. Sect. 3 Bot.* 6, 1-3:29-96
- HARA, H.; KUROSAWA, S. 1965. Cytotaxonomical studies on Japono-Himalayan elements. *Jour. Japanese Bot.*, 40, 2:4-8.
- HEISER, C.B.; WHITAKER, T.W. 1948. Chromosome number, polyploidy and growth habit in California weeds. *Amer. Jour. Bot.*, 35, 3: 179-186.
- HEITZ, E. 1927. Ueber multiple und aberrante Chromosomenzahlen. *Abhandl. Naturwiss. Vereins Hamburg*, 21, 3-4:47-57.
- IVANOV, V.B. 1978. (Contenido de ADN nuclear y velocidad de desarrollo de las plantas). *Ontogenes*. T. 9. PP. 39-53.
- JARDIN BOTANICO DE CORDOBA (ESPAÑA). 1992. Cultivos marginados: Otra perspectiva de 1492. Colección FAO: Producción Agrícola y protección vegetal. N° 26. 339 p.
- KARP, A.; NELSON, R.S.; THOMAS, E.; BRIGHT, S.W.J. 1982. Chromosome variation in protoplast-derived potato plants. *Theor. Appl. Genet.* 63: 265-272.
- KOSTOFF, D. DOGADKINA, N Y TICHONOV, A. 1935. Chromosomenumbers of certain angiosperm plants. (*Nicotiana, Petunia, Oxalis, Secale and Punica*).- *Compt. Rend. Acad. Sci. URSS*. 3(9):401-404.
- LEON, J. 1964. Plantas Alimenticias Andinas.- Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. Boletín Técnico N° 6. Lima-Perú.
- LOVE, A.; LOVE, D. 1966. Cytotaxonomy of the alpine vascular plants of mount Washington. *Univ. of Colorado Studies, Ser. Biol.*, 24:1-74.
- MARKS, G.E. 1956. Chromosome numbers in the genus *Oxalis* L. - *New Phytologist* 55, 120-129.
- MARKS, G.E. 1957. The cytology of *Oxalis dispar* (Brown). *Chromosoma*, 8, 6:650-670
- MATHEW, P.M. 1958. Cytology of Oxalidaceae. *Cytologia*, 23, 2:200-210
- MATSUURA, H.; SUTO, T. 1935. Contributions to the idiogram study in phanerogamous plants. I. *Jour. Fac. Sci. Hokkaido Imp. Univ., Ser. 5, Bot.*, 5, 5:33-75.
- MEDINA, H.T. 1994. Contaje cromosómico de la Oca (*Oxalis tuberosa* Mol.).- Tesis ... Ing° Agr. Universidad Nacional del Centro del Perú. 47 pp. Huancayo-Perú.
- MEZIA, D. 1963. (La mitosis y la fisiología de la división celular). Ed. Mir, Moscú. 345 pp. (En ruso).
- MOSTACERO, J. Y MEJIA, F. 1993. Taxonomía de fanerogamas peruanas. CONCYTEC. Lima-Perú.
- NAGL, W. 1970. Differential inhibition by actinomycin D and histone F₁ of mitosis and endomitosis in *Allium carinatum*. *Z. Pflanzenphysiol.* 63: 316-326.
- NAGL, W. 1978. Endopolyploidy and polyteny in differentiation and evolution. Amsterdam: North-Holland.
- NAKAJIMA, G. 1936. Chromosome numbers in some crops and wild Angiosperms. *Japanese Jour. Genetics*, 12, 6:211-218.
- NATIONAL RESEARCH COUNCIL. 1989. Lost crops of the Incas: Little-Known plants of the Andes with Promise for Worldwide Cultivation. National Academy Press, Washington, D.C. 415 pp.
- PRESCOTT, D.M. 1976. Reproduction of eukaryotic cells. N.Y.; L. Acad. Press.
- PROKOFIEVA-BELGOVSKAYA, A.A. 1959. (Interacciones del núcleo y el citoplasma en células de almacenamiento de almidón en papa). *Citologia*. T. 1. PP. 257-269. (En ruso).
- PROKOFIEVA-BELGOVSKAYA, A.A. 1960. (Ciclo nuclear y diferenciación de las células somáticas. En: Problemas de la Citología y la Fisiología General). Ed. Ac. de CC. de la URSS, Moscú, Leningrado. PP. 215-253. (En ruso).
- POLYA, L. 1949. Chromosome numbers of some Hungarian plants. *Acta Geobot. Hungarica*, 6,2:124-137.
- RUTLAND, J.P. 1941. The Merton catalogue. A list of chromosome numbers of British plants. *New Phytol.*, 40, 3:210-214.
- SHARMA A.K., CHATTERJIT, T. 1960. Cytological studies on three species of *Oxalis*. *Caryologia*. 13, 3:755-765.
- SHEPARD, J.F. 1980. *Mutant selection and plant regeneration from potato mesophyll protoplasts*. In: Emergent techniques for the genetic improvement of crops. Minneapolis. PP. 185-219.
- SKALÍNSKA, M.; CZAPIK, R.; PIOTROWICZ, M. et al. 1959. Further studies in chromosome numbers of Polish angiosperms (Dicotyledons). *Acta Soc. Bot. Polon.*, 28, 3:487-529.
- SMITH, P.M. 1976. *Minor crops*, in: Simmonds, N.W.(ed.) Evolution of Crop Plants. London & New York.

- SORSA, V. 1962. Chromosomenzahlen Finnischer Kormophyten. I. *Ann. Acad. Sci. Fennica, Ser. A, IV, Biol.*, 58:1-14.
- STEBBINS, G. L. 1970. *Variation and evolution in plants: Progress during the past twenty years*. PP. 173-208. In: *Essays in Evolution and Genetics in Honor of Th. Dobzhansky*. N.Y., USA.
- TALLEDO, D.; ESCOBAR, C. 1995. El ciclo celular en vegetales: su estudio, importancia y aplicaciones. *Biotempo* 2:
- TALLEDO, D.; ESCOBAR, C.; ALLEMAN, V. 1993. Introducción al análisis cromosómico en vegetales. Universidad Ricardo Palma, Fac. de Ciencias Biológicas. Lima. 141 pp.
- TURKOV, V.D.; GUZHOV, YU.L.; SHELEPINA, G.A.; KISHMARIA, YA.SH.; KOMETIANI, D.G. 1988. (Las investigaciones cromosómicas de vegetales en el Fitomejoramiento, la Ingeniería Celular y el Monitoreo Genético). Atlas-Manual. 64 pp. Ed. UDN. Moscú, URSS. (En ruso).
- VAN'THOFF, J.; SPARROW, A.M. 1963. A relationship between DNA content, nuclear volume and minimum mitotic cycle time. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.* 49: 897-902.
- VELASCO, E. 1994. Reunión POA, Proyecto R2. Cuzco. (Comunicación oral). COTESU-CIP.
- VIGNOLI, L. 1935. Ricerche preliminari di cytologia sull' *Oxalis cernua* Thunb. *Nuovo Giorn. Bot. Ital.*, 42, 4:668-669.
- VIGNOLI, L. 1937. Fenomeni riproduttivi di *Oxalis cernua* Thunb. *Lavori Ist. Bot. Palermo*, 8:5-30.
- WARBURG, E.F. 1938. Taxonomy and relationship in the Geraniales in the light of their cytology. II. *New Phytol.*, 37, 3:189-210.
- WINGE, O. 1925. Contributions to the knowledge of chromosome numbers in plants. *Cellule*, 35:303-324
- WULF, H.D. 1937. Chromosomenstudien an der schleswigholsteinischen Angiospermen-Flora. I. *Ber. Deutsch.Bot.Ges.*, 55, 4:262-269.
- YAMASHITA, K. 1935. Zytologische Studien an *Oxalis*. I. *Japanese. Genetics*, 11, 1:36.