



PARTE A

**La Planta**



## CAPÍTULO 2

# Taxonomía y Morfología de la Yuca

Hernán Ceballos\* y Gabriel Antonio de la Cruz A.\*\*

### Introducción

En la preparación del presente capítulo se aprovechó la base provista por otros autores, a quienes se reconocen sus valiosos aportes.

De la publicación de yuca: Investigación, producción y utilización, se utilizaron el capítulo “Morfología de la planta de yuca”, escrito por Carlos E. Domínguez, Luis F. Ceballos y Cilia Fuentes; “Genética, citogenética, estructura floral y técnicas de hibridación de la yuca y germoplasma de yuca: evolución, distribución y colección”, escrito por Clair Hershey y Alvaro Amaya, y “Aspectos fisiológicos del crecimiento y desarrollo de la planta de yuca”, escrito por James H. Cock.

Del libro: “La yuca frente al hambre del mundo tropical” (Alvaro Montaldo, ed.) se extrajo información de los capítulos “Algunos aspectos relacionados con la fisiología de la planta de yuca”, escrito por Jocelyne Ascencio, y de “Notas sobre histología foliar y radical de yuca”, escrito por J. J. Castillo, Alicia Castillo y L. T. Pino.

El origen de la yuca y el sitio donde tuvo lugar su domesticación aún no ha sido establecido definitivamente. A pesar de que se ha sugerido que la yuca se habría originado en lugares tan diversos como Africa, Asia, islas del Pacífico, Mesoamérica y América del Sur (Renvoize, 1973), existe un reconocimiento, muy generalizado, de que este cultivo se originó en

América tropical, específicamente en el nordeste del Brasil.

En la cuenca amazónica es donde el género botánico al que pertenece la yuca muestra su mayor variabilidad genética. También se observa en Mesoamérica un centro secundario de diversidad genética.

Numerosas evidencias apuntan a que el área de domesticación de la yuca comprende una vasta región desde México hasta Brasil. Esta especie se habría cultivado desde hace, por lo menos, 5000 años (Simmonds, 1976).

### Taxonomía

La yuca pertenece a la familia Euphorbiaceae, constituida por unas 7200 especies que se caracterizan por su notable desarrollo de los vasos laticíferos, compuestos por células secretoras llamadas galactocitos. Esto es lo que produce la *secreción lechosa* que caracteriza a las plantas de esta familia.

Existe una gran variabilidad de arquitecturas de la planta dentro de esta familia, desde los tipos arbóreos (caucho, *Hevea brasiliensis*) hasta los arbustos, también de importancia económica (ricino, *Ricinus comunis*).

También representan a esta familia numerosas malezas, plantas ornamentales y otras de valor medicinal. Un género muy importante de esta familia es *Manihot*, al que pertenece la yuca, y se encuentra distribuido desde el suroeste de Estados Unidos (33° N) hasta Argentina (33° S). Naturalmente, sólo se encuentran especies del género *Manihot* en las Américas.

\* Ph.D., Mejoramiento, Líder del Proyecto Mejoramiento de Yuca, CIAT, Cali, Colombia. E-mail: h.ceballos@cgiar.org

\*\* Vicerrector de la Universidad Nacional de Colombia, sede Palmira. E-mail: gdelacruz@palmira.unal.edu.co

Todas las especies del género pueden cruzarse entre sí, pero existen evidencias de que en la naturaleza se encuentran reproductivamente aisladas. Se han descrito alrededor de unas 98 especies asignadas a este género, de las que sólo la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) tiene relevancia económica y es cultivada.

Se puede hacer una lista con los numerosos nombres vulgares para esta especie. En la lengua española se conoce, principalmente, como yuca o mandioca. En Brasil se distingue la yuca dulce (aipí) de la amarga (mandioca). Otros nombres en otros idiomas son: cassava, manioc, manioca, tapioca, suahili, mhogo y omowgo.

El nombre científico de la yuca fue dado originalmente por Crantz, en 1766. Posteriormente, la yuca fue clasificada (Pohl, 1827, y Pax, 1910) como dos especies diferentes, dependiendo de si se trataba de yuca amarga *M. utilissima* o dulce *M. aipi*. Sin embargo, el italiano Ciferri (1938) reconoció que para el nombre científico de la yuca debía dársele prioridad al trabajo de Crantz en el que se propone su nombre actual *M. esculenta*.

Allem (1994) propone que la especie *M. esculenta* sea dividida en tres subespecies: *M. esculenta*, *M. flavellifolia* y *M. peruviana*. Este autor sugiere que las dos últimas subespecies son formas silvestres de la versión cultivada *M. esculenta* subesp. *esculenta*.

### Citogenética

Es muy poco lo que se conoce tanto de la genética como de la citogenética de la yuca.

En la familia de las Euforbiáceas, usualmente, el número cromosómico básico es 8, aunque el rango de variación oscila entre 6 a 11. Aproximadamente, 50% de las especies son poliploides (Martín, 1976).

Todas las especies de la tribu *Manihoteae* (incluyendo *M. esculenta*) contienen 36 cromosomas (Perry, 1941) y en la mayoría de los casos el apareamiento de los cromosomas forma bivalentes, sugiriendo que esta especie sería diploide. Sin embargo, existe cierta divergencia por parte de los investigadores en cuanto al grado de ploidía de esta especie. Para algunos autores, se trata de una especie diploide ( $2n=36$  cromosomas), mientras que otros la

consideran un poliploide, posiblemente un alopoliploide (ya sea tetra o hexaploide).

### Descripción de la Planta

Toda descripción botánica se basa en el análisis de caracteres morfológicos que, cuando son constantes, permiten tipificar a la especie. Sin embargo, la expresión de muchas características es variable y profundamente influida por el ambiente. El efecto de interacción variedad *por* ambiente es muy notable en el caso de la yuca, y resulta, por ejemplo, en que la arquitectura típica de una determinada variedad, en un ambiente específico, cambie drásticamente cuando la misma variedad es plantada en otra localidad. Esta interacción variedad *por* ambiente dificulta la descripción morfológica de la especie, así como la descripción varietal.

La yuca es un arbusto perenne. Es monoica, de ramificación simpodial y con variaciones en la altura de la planta que oscilan entre 1 y 5 m, aunque la altura máxima generalmente no excede los 3 m.

### El tallo

Los tallos son particularmente importantes en la yuca, pues son el medio que se utiliza para la multiplicación vegetativa o asexual de la especie.

Porciones lignificadas del tallo, comúnmente llamadas estacas o cangres, sirven como “semilla” para la producción comercial del cultivo. El tallo maduro es cilíndrico y su diámetro varía de 2 a 6 cm. Se pueden observar tres colores básicos de tallo maduro: gris-plateado, morado y amarillo verdoso. Tanto el diámetro como el color de los tallos varía significativamente con la edad de la planta y, obviamente, con la variedad.

Los tallos están formados por la alternación de nudos y entrenudos. En las partes más viejas se observan unas protuberancias que marcan en los nudos la posición que ocuparon inicialmente las hojas. El nudo es el punto en el que una hoja se une al tallo, y el entrenudo es la porción del tallo comprendida entre dos nudos sucesivos.

En el nudo se insertan el pecíolo de la hoja, una yema axilar protegida por una escama y dos estípulas laterales. El largo de los entrenudos en

el tallo principal es muy variable y depende no sólo de la variedad, sino también de otros factores como la edad de la planta, la ocurrencia de una sequía, un ataque severo de trips, fertilidad disponible para la planta, etc. En cierto sentido, el tallo es un registro perdurable de la historia del desarrollo de la planta que permite deducir las condiciones y eventos que lo influyeron (Figura 2-1).

La presencia de las yemas axilares en cada nudo es importante, ya que a partir de las mismas una estaca puede producir una nueva planta. En teoría, una estaca puede producir, a partir de la yema de cada nudo, el brote de un nuevo tallo primario. Sin embargo, el número de tallos producidos depende mucho de la forma como es plantada la estaca (cuando se entierra horizontalmente todos los nudos tienden a brotar, pero si se entierra en posición vertical, por lo general, sólo la yema apical se activa).

El número de brotes de una estaca depende también de la dominancia apical que caracteriza

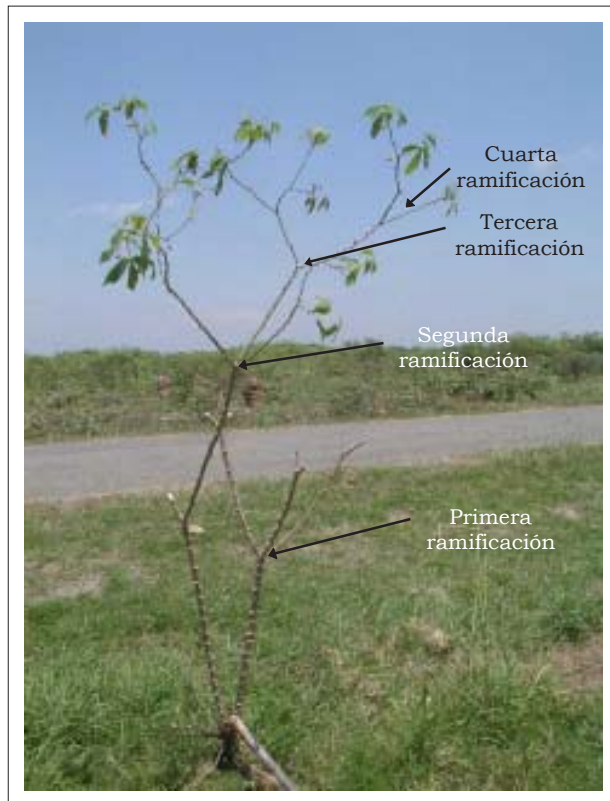


Figura 2-1. Planta parcialmente defoliada y podada, que muestra las ramificaciones.

cada variedad. Cuando es fuerte, sólo la yema superior genera un tallo primario. Las condiciones generales de la estaca, particularmente de las yemas axilares, también determinan el número de tallos que una estaca produce.

La filotaxia típica observada en los tallos de yuca es de 2/5, esto quiere decir que las hojas se ubican en espiral, alrededor del tallo. Si se parte de una determinada hoja (la número 1) y se cuentan sucesivamente las hojas hacia arriba, la sexta hoja estará exactamente en la misma posición, pero más arriba en el tallo que la hoja número 1. La fracción 2/5 implica que se tienen que dar dos vueltas al tallo hasta encontrar una hoja perfectamente superpuesta con la hoja 1, y en el proceso se cuentan 5 hojas.

El tallo primario, luego de cierto período de crecimiento, produce eventualmente ramificaciones que pueden ser reproductivas (inflorescencias) o vegetativas (ramas laterales).

Las ramificaciones laterales “vegetativas” son importantes, pues constituyen una característica muy estable para la descripción varietal y además determinan, en gran medida, la arquitectura propia de la planta. Esta última, como se verá más adelante en otros capítulos, es un elemento importante para definir el valor agronómico de cada material, pues influye en la cantidad de “semilla” o estacas que la planta produce, la facilidad para realizar las tareas de limpieza y cuidado general del cultivo, etc.

La ramificación lateral “reproductiva” es inducida por la floración del eje principal, y de allí su nombre. Sin embargo, debe destacarse que las ramificaciones “reproductivas” pueden ocurrir sin la presencia de inflorescencias. No es claro cuáles son los factores que determinan el momento en que ocurrirá el inicio de la producción de ramas reproductoras, siendo un evento que es influido drásticamente por el ambiente.

La ramificación “vegetativa” puede dar origen a 2, 3 y hasta 4 ramas secundarias, las que a su vez podrán eventualmente producir ramas terciarias, y así sucesivamente (Figura 2-1). El número y la prontitud con que se producen estas ramificaciones influye de manera notable en la arquitectura de la planta.

Una floración temprana resulta en que las primeras ramas están ubicadas en una posición relativamente baja de la planta. Muchas ramificaciones con un inicio temprano, por lo tanto, tienden a producir plantas de porte más bien bajo, que dificultan los trabajos de limpieza y cuidado del cultivo, pero que cubren rápidamente el suelo, protegiéndolo de la erosión, en particular la hídrica. Una ramificación reducida o tardía tiende a producir plantas erectas, con buena producción de estacas que facilitan el cuidado del cultivo, pero que dejan más expuesto el suelo a los factores de erosión.

Además del número de ramificaciones reproductoras, el ángulo de las mismas también afecta considerablemente la arquitectura general de la planta (Figura 2-2). Cuanto mayor sea el ángulo de incidencia de las ramas, más abierta será la arquitectura de la planta y más bajo su

porte. En general, este tipo de arquitectura es indeseable desde el punto de vista agronómico.

Las otras ramificaciones laterales en el mismo nudo, conocidas como “chupones”, son esporádicas y dependen de la densidad de siembra, las condiciones climáticas, la fertilidad del suelo y el cultivar. Estas se originan en las yemas axilares del tallo principal, y generalmente son más delgadas que este último, con entrenudos largos y hojas más pequeñas. Las heridas o daños en la zona apical (por ejemplo, daño de la mosca del cogollo, *Silva pendula*, o ataques de trips) inducen la activación de yemas laterales que originan ramificaciones que pronto asumen el papel del tallo principal al que remplazan.

La estructura interna del tallo de la yuca es la típica de las dicotiledóneas. La capa más externa en tallos jóvenes es la epidermis,

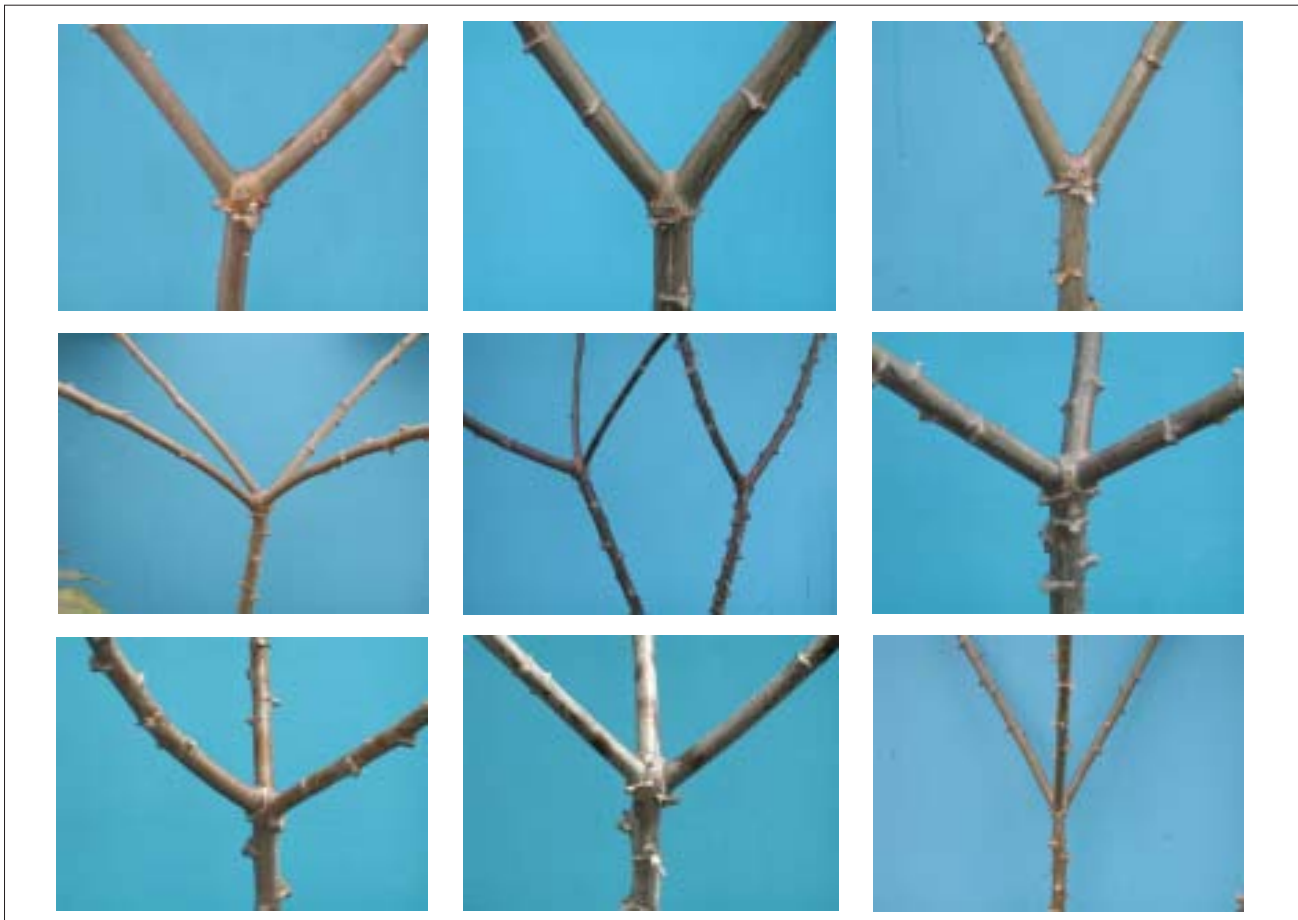


Figura 2-2. Variación en el número y ángulo de ramificación de la yuca.



seguida hacia el interior por el tejido cortical. La pigmentación presente en estas dos capas definirá el color que asuma en definitiva el tallo; internamente se encuentra la capa leñosa.

El centro del tallo está ocupado por una médula prominente, compuesta de células parenquimatosas. A medida que el diámetro del tallo aumenta, se acumulan grandes cantidades de xilema que le dan al tallo maduro una consistencia leñosa, al generar el *suber* o *corcho* en remplazo de la epidermis.

### **Las hojas**

Las hojas son los órganos en los cuales ocurre, principalmente, la fotosíntesis que permite la transformación de la energía radiante en energía química. Las hojas son caducas, es decir, se avejentan, mueren y se desprenden de la planta a medida que ésta se desarrolla. El número total de hojas producidas por la planta, su longevidad y capacidad fotosintética son características varietales, profundamente influidas por las condiciones ambientales.

Las hojas son simples y están compuestas por la lámina foliar y el peciolo. La lámina foliar es palmeada y profundamente lobulada. El número de lóbulos en una hoja es variable y por lo general impar, oscilando entre 3 y 9. Los lóbulos miden entre 4 y 20 cm de longitud y entre 1 a 6 cm de ancho; los centrales son de mayor tamaño que los laterales.

Se puede clasificar la forma de los lóbulos de distintas maneras y con un número variable de categorías. Una clasificación simple distingue tres tipos de lóbulos: lineal o recto, abovado y en forma de guitarra ('pandurado'). Pero existen tipos intermedios que han motivado otras formas de calificar dicha característica (Figura 2-3).

El tamaño de la hoja es una característica típica de cada cultivar, aunque depende mucho de las condiciones ambientales. Las hojas producidas en los primeros 3-4 meses de vida de la planta son más grandes que las producidas luego del cuarto mes. Por ejemplo, en la variedad MCOL 72, el tamaño promedio en área de las hojas a los 4 meses de edad fue de aproximadamente 250 cm<sup>2</sup>, a los 7 meses de 130 y en la cosecha (a los 10 meses) de sólo unos 90 cm<sup>2</sup>.



Figura 2-3. Dos genotipos contrastantes para tipo de lóbulo en hojas.

El color de las hojas también es una característica varietal, pero que puede variar con la edad de la planta. Las hojas maduras pueden ser desde púrpura, verde oscuro, hasta verde claro. Es común observar cogollos púrpuras que, eventualmente, a medida que las hojas crecen y se desarrollan, cambian a una coloración verdosa. El color del cogollo es una característica muy útil para la identificación varietal, pues es relativamente constante. El color de la nervadura oscila entre el verde y el morado, y también puede ser utilizado en la descripción varietal. Este color puede ser igual o diferente en los dos lados de la hoja.

El pecíolo de la hoja puede tener una longitud entre 9 y 20 cm, es delgado y de pigmentación variable (verde a morada), dependiendo de la variedad. No siempre el color del pecíolo coincide con el de la nervadura.

Las hojas maduras son siempre glabras, es decir, que carecen de pubescencia; las hojas del cogollo, sin embargo, pueden o no ser pubescentes y éste es un aspecto relevante, pues la pubescencia en las hojas del cogollo está estrechamente relacionada a la resistencia a trips.

La haz de la hoja está cubierta por una cutícula cerosa brillante, mientras que el envés es opaco y en él se encuentran localizados la mayoría de los estomas, aunque algunas variedades también presentan abundantes estomas en la haz.

En el punto de inserción del pecíolo al tallo se pueden observar dos estípulas de 0.5 a 1.0 cm de largo. Estas estípulas pueden o no permanecer adheridas al tallo una vez que la hoja se ha desarrollado completamente.

Si bien el principal producto económico de la yuca son sus raíces, las hojas tienen también importantes usos. En varias regiones de África y Asia, éstas son procesadas y utilizadas en el consumo humano. Las hojas de yuca tienen un valioso contenido nutritivo con altos niveles proteicos que oscilan entre 18%-22% en base seca (Buitrago, 1990).

El follaje tierno de la yuca tiene, además, buena disponibilidad de vitaminas y minerales. En el Cuadro 2-1 se describen los contenidos de ácido ascórbico y carotenos en raíces y hojas de

la yuca. Los datos fueron extraídos, principalmente, a partir de evaluaciones de más de 500 genotipos pertenecientes a la colección base del Banco de Germoplasma de Yuca del CIAT. También se presenta información sobre el contenido de los principales minerales desde el punto de vista de nutrición humana y animal (Cuadro 2-2), extraídos de una muestra representativa de 20 variedades.

### Inflorescencia

No todas las variedades de yuca florecen en las mismas condiciones ambientales, y entre las que

Cuadro 2-1. Contenido de ácido ascórbico y carotenos en hojas y raíces de más de 500 variedades del Banco de Germoplasma de Yuca del CIAT.

Valor	Acido ascórbico (mg/100 g PF <sup>a</sup> )		Carotenos (mg/100 g PF <sup>a</sup> )	
	En hojas	En raíces	En hojas	En raíces
Mínimo	0	0	23.28	0.10
Máximo	419.25	37.52	86.22	1.04
Mediano	109.30	8.09	47.72	0.19
Promedio	120.16	9.48	48.26	0.23
D.E.	84.14	6.50	8.61	0.137

a. PF = peso fresco.

FUENTE: CIAT, 1999.

Cuadro 2-2. Concentración de elementos minerales en hojas y raíces de 20 clones de yuca evaluados en el CIAT.

Elemento	Concentración en hojas (mg/100 g PS <sup>a</sup> )		Concentración en raíces (mg/100 g PS <sup>a</sup> )	
	Promedio	D.E.	Promedio	D.E.
Fe	94.4	37.8	9.6	2.49
Mn	67.9	10.5	1.2	1.00
B	66.1	7.7	2.4	0.51
Cu	7.3	0.60	2.2	0.35
Zn	51.6	11.8	6.4	1.35
Ca	12324	1761	590	120
Mg	7198	888	1153	147
Na	11.4	3.0	66.4	27
K	10109	903	8903	882
P	3071	236	1284	113
S	2714	145	273	40

a. PS = peso seco.

FUENTE: Datos no publicados.

lo hacen hay marcadas diferencias en cuanto al tiempo de floración y la cantidad de flores que producen. El ambiente influye considerablemente en la inducción de la floración. Como todas las del género *Manihot*, la yuca es una planta monoica, es decir, con flores unisexuales masculinas y femeninas en una misma planta y, generalmente, en la misma inflorescencia.

La polinización de la yuca es cruzada, por lo que cada individuo es naturalmente un híbrido con altos niveles de heterocigocidad. Esta es realizada típicamente por acción de los insectos. La autopolinización se ve desfavorecida por el hecho de que las flores femeninas de un racimo abren primero que las masculinas, fenómeno conocido como protoginia. Sin embargo, es posible, ocasionalmente, que flores masculinas y femeninas de distintos racimos, pero de una misma planta, abran de manera simultánea, y cuando ello sucede es posible la ocurrencia natural de autopolinizaciones.

Las flores de la yuca se producen en inflorescencias. La estructura básica del arreglo de las flores es el racimo (Figura 2-4), en el que las flores femeninas ocupan las posiciones basales y las masculinas las distales. Estas últimas son más pequeñas y generalmente más numerosas que las femeninas. Es frecuente que se produzcan también panículas que, desde el

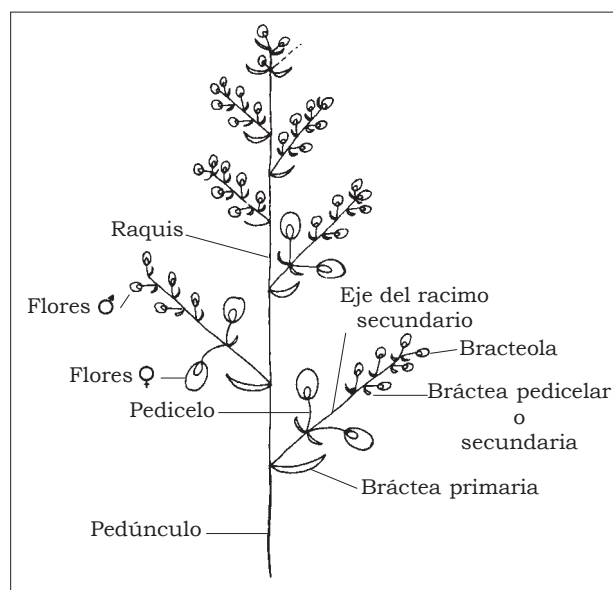


Figura 2-4. Componentes de una panícula.

FUENTE: Domínguez et al., 1983.

punto de vista botánico, pueden definirse como un racimo de racimos. En este caso existe un racimo principal, compuesto a su vez de racimos secundarios.

Cada flor, sea masculina o femenina, tiene una bráctea primaria y una bracteola, órganos foliáceos que se presentan en las inflorescencias y permanecen o no adheridos una vez que las flores se desarrollan.

En la generalidad de los casos, las inflorescencias se forman de yemas en el punto de inserción de las ramificaciones reproductoras. Ocasionalmente, se pueden encontrar inflorescencias desarrolladas a partir de las yemas, en las axilas de las hojas de la parte superior de la planta.

**Flores masculinas y femeninas.** Las flores de la yuca son muy modestas y sencillas. No presentan ni cáliz ni corola, sino más bien una estructura indefinida, denominada perianto, compuesto de cinco tépalos (algo intermedio a los sépalos y pétalos en las flores completas). Los tépalos pueden ser amarillos, rojizos o morados, y en las flores femeninas se encuentran totalmente separados el uno del otro hasta su base, cosa que no sucede en las masculinas.

La flor masculina es esférica, con un diámetro de aproximadamente 0.5 cm. Presenta un pedicelo recto y muy corto, mientras que el de la flor femenina es más grueso y largo. La flor femenina es ligeramente más grande que la masculina, sobre todo en su eje longitudinal (Figura 2-5).

En el interior de la flor masculina se encuentra un disco basal dividido en 10 lóbulos; en el centro de éste se puede observar un rudimento de ovario. En los puntos de separación de los lóbulos del disco basal (dispuestos en dos series) nacen los 10 filamentos que sostienen las anteras, de los cuales 5 son externos, separados y más largos que los internos, y al unirse forman el conjunto de anteras; sobre cada filamento se encuentra una antera que tiene forma elongada, y está inclinada hacia la parte central de la flor; ésta se abre por hendiduras longitudinales. El proceso de liberación del polen se inicia 2 a 3 horas antes de que la flor se abra y puede finalizar antes de que ésta termine de abrirse completamente. Los granos de polen son grandes, esféricos y se producen en poca





Figura 2-5. Flores masculina (derecha) y femenina (izquierda) de la yuca.

cantidad en cada saco. El polen es pegajoso, lo que facilita que la polinización sea realizada por los insectos; éste permanece viable por un espacio hasta de 6 días.

La flor femenina tiene en su interior un disco menos lobulado que el de la flor masculina, el cual descansa sobre la pared central del ovario. En algunas variedades se observan estaminoides provenientes de los lóbulos glandulares del disco basal. El ovario es súpero, dividido en tres carpelos que contienen cada uno un óvulo individual, penduloso, anátropo con una rafe ventral y el micropilo dirigido hacia arriba. Sobre el ovario se encuentra un estilo muy pequeño que da origen a un estigma compuesto de tres lóbulos ondulados y carnosos (Figura 2-5).

Las flores masculinas y las femeninas no polinizadas, generalmente, se desprenden una vez se inicia el proceso de maduración de los frutos.

Debido a que la yuca tiene la posibilidad de una reproducción vegetativa, las disfunciones reproductivas no son, desde el punto de vista evolutivo, tan negativas como en los cultivos de reproducción exclusivamente sexual. Por lo tanto, es posible encontrar con frecuencia, por ejemplo, casos de androesterilidad que puede ser de dos tipos: cuando las flores abortan antes de alcanzar madurez o cuando las flores maduran pero las anteras no producen polen. La genética de la esterilidad, sin embargo, aún no ha sido completamente estudiada.

### Los frutos

Una vez que la flor femenina ha sido polinizada comienza la formación del fruto a partir del ovario. La maduración del fruto requiere entre 3 y 5 meses para ser completada.

El fruto es una cápsula dehiscente y trilobular, de forma ovoide a globular, de 1.0 a 1.5 cm de diámetro, con seis aristas longitudinales, estrechas y prominentes (Figura 2-6). Al hacer un corte transversal del fruto en desarrollo se observan una serie de tejidos claramente discernibles: epicarpo, mesocarpo y endocarpo.

Al madurar la semilla, el epicarpo y el mesocarpo se secan. El endocarpo, que es de consistencia leñosa, se abre bruscamente cuando el fruto está maduro y seco, para liberar y dispersar, a cierta distancia, las semillas.

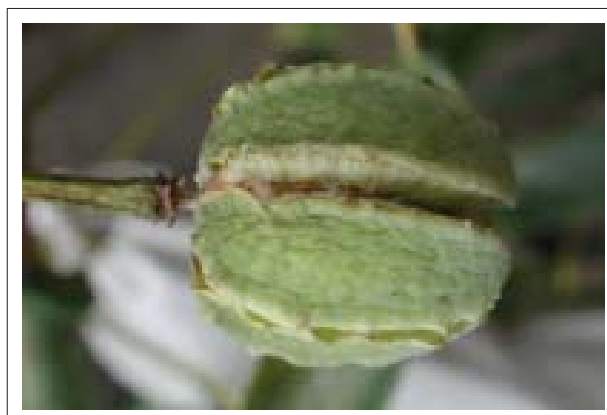


Figura 2-6. Fruto de la yuca.

La dehiscencia del fruto de la yuca es bispida, con separación de los tejidos tanto a lo largo del nervio medio de cada lóculo del fruto, como entre las separaciones entre los mismos.

### La semilla

La semilla es el medio de reproducción sexual de la planta. No es importante en reproducción y multiplicación habitual, pero tiene un incalculable valor para el fitomejoramiento, pues es a través de la reproducción sexual como se pueden producir nuevos cultivares genéticamente superiores.

La semilla es de forma ovoide-elipsoidal y mide alrededor de 1 cm de largo, 6 mm de ancho y 4 mm de espesor. La testa es lisa, de color café, con moteado gris. En la parte externa, especialmente si se trata de semilla nueva, se encuentra la carúncula, estructura que se pierde una vez que la semilla ha caído al suelo. El extremo opuesto a la carúncula termina en una pequeña cavidad. De la carúncula sale una sutura que termina en esta cavidad basal. En la Figura 2-7 puede observarse un diagrama de la estructura típica de la semilla de yuca.

La testa es la parte más externa de la semilla. Inmediatamente después de la testa se encuentra el endospermo, formado por células parenquimatosas poliédricas y que tienen por función proteger y nutrir al embrión, ubicado en

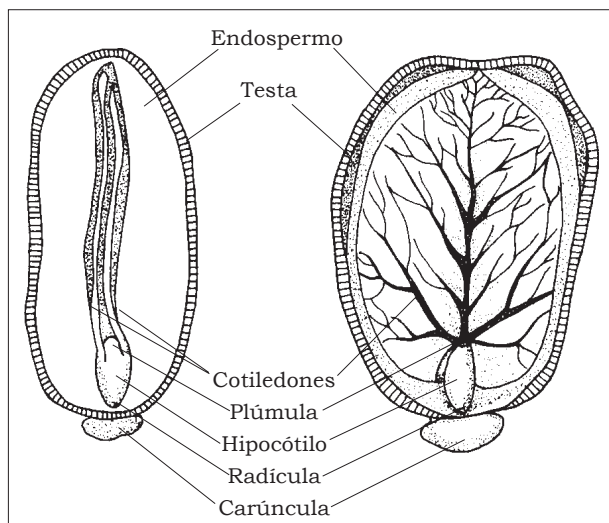


Figura 2-7. Esquema del corte longitudinal de la semilla botánica de la yuca.

FUENTE: Domínguez et al., 1983.

el área central de la semilla. En el interior del endospermo se encuentran los cotiledones y el eje embrionario, que darán origen a la nueva planta luego de que la semilla germine. El embrión está constituido por las dos hojas cotiledonares, la plúmula, el hipocótilo y la radícula. Las hojas cotiledonares ocupan casi todo el interior de la semilla; son blancas, elípticas y carnosas.

Si bien en la actualidad la semilla no juega un papel preponderante en la multiplicación de la yuca, podría tenerla en el futuro. Existe un fenómeno en la naturaleza, muy común en pastos, llamado *apomixis*, que consiste en la producción de semilla botánica sin que haya mediado la reproducción sexual ordinaria. En otras palabras, el embrión de la semilla producida por *apomixis* es genéticamente idéntico a la planta madre, por lo que al crecer da origen también a un individuo idéntico al que la produjo.

El fenómeno de *apomixis* ha sido reportado en el género *Manihot* (Nassar et al., 2000) y podría incorporarse a sistemas comerciales por sus apreciables ventajas:

- Permitiría el almacenamiento de semilla por más tiempo (mayor al mes o 2 meses) de lo que la semilla vegetativa puede mantenerse.
- La tasa de multiplicación de un material podría incrementarse de manera muy significativa.

### El sistema radical

La principal característica de las raíces de yuca es su capacidad de almacenamiento de almidones, razón por la cual es el órgano de la planta que hasta el momento ha tenido un mayor valor económico. Sin embargo, no todas las raíces producidas eventualmente se convierten en órganos de almacenamiento.

Cuando la planta proviene de semilla sexual, se desarrolla una raíz primaria pivotante y varias de segundo orden. Aparentemente, la raíz primaria siempre evoluciona para convertirse en una raíz tuberosa y es la primera en hacerlo.

Si la planta proviene de estacas, las raíces son adventicias y se forman en la base inferior cicatrizada de la estaca, que se convierte en una callosidad y también a partir de las yemas de la

estaca que están bajo tierra. Estas raíces al desarrollarse, inicialmente, forman un sistema fibroso, pero después algunas de ellas (generalmente menos de 10) inician su engrosamiento y se convierten en raíces tuberosas. El número de éstas se determina, en la mayoría de los casos, en las primeras etapas de crecimiento de la planta.

El sistema radical presenta una baja densidad de raíces, pero una penetración profunda. Esta es una característica muy relevante, pues contribuye a que la planta tenga la capacidad de soportar períodos prolongados de sequía. Las raíces fibrosas de la yuca pueden alcanzar profundidades hasta de 2.5 m. La planta absorbe el agua, y los nutrimentos por medio de las raíces fibrosas, capacidad que pierden cuando se transforman en tuberosas.

En un principio morfológica y anatómicamente no existe diferencia entre las raíces fibrosas y las tuberosas. La diferencia radica en que en el momento en que se inicia la acumulación de almidones, el sentido del crecimiento de la raíz cambia de longitudinal a radial. Sin embargo, esto no implica necesariamente que la raíz detiene su crecimiento longitudinal de manera absoluta.

Como se mencionó, las raíces tuberosas de la yuca provienen del engrosamiento secundario de las raíces fibrosas. Esto significa que la penetración al suelo del sistema radical la efectúan las raíces delgadas y solamente después de esa penetración se inicia el engrosamiento de las mismas.

Externamente, las partes que se distinguen en las raíces tuberosas de una planta adulta de yuca son: la porción tuberosa, propiamente dicha, que en su extremo distal puede mantener aún su carácter fibroso (Figura 2-8) y en su extremo superior o proximal, el cuello o “pedúnculo”, mediante el cual las raíces tuberosas permanecen unidas al tallo.

Desde el cuello hasta el inicio de la raíz tuberosa la raíz permanece fibrosa. El tamaño del cuello varía, desde ser ausente o muy corto (menos de 1 cm), hasta muy largo (con más de 8 cm de longitud). La profundidad a la que se entierra la estaca afecta la longitud del pedúnculo, que tiende a ser más largo cuando la profundidad de siembra es mayor.

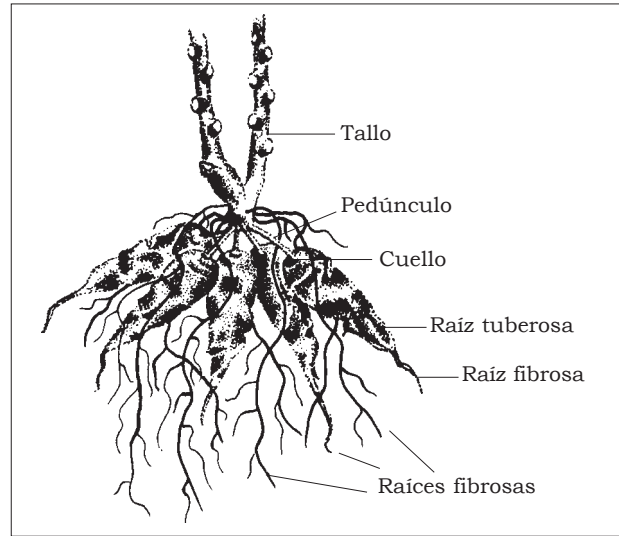


Figura 2-8. Componentes del sistema radical de la yuca.

FUENTE: Domínguez et al., 1983.

El largo del cuello es una característica de interés comercial. Cuando es muy corto, dificulta el proceso de separación de las raíces tuberosas del tallo, resultando lesiones en la zona de corte, que aceleran el proceso de deterioro fisiológico poscosecha. Cuando el “pedúnculo” es demasiado largo, resultan mayores pérdidas, pues en el proceso de extracción de las raíces éste se rompe más fácilmente y la raíz de interés comercial permanece en el suelo.

Las raíces pueden adquirir forma y tamaños muy variables (Figura 2-9), siendo estas



Figura 2-9. Diferentes formas y tamaños de raíces tuberosas de yuca.



características dependientes tanto de la variedad como de las condiciones ambientales en que la planta crece. Existen, sin embargo, claras diferencias cuando las variedades se evalúan en numerosos experimentos, algunas de ellas con una tendencia a producir raíces grandes y otras variedades, con raíces consistentemente más pequeñas que el resto. Las raíces pueden ser cilíndricas, fusiformes o cónicas, con frecuentes formas intermedias como la cilíndrico-cónica.

La distribución de las raíces en el suelo depende tanto de factores genéticos como culturales. Variedades con tendencia a producir raíces con cuellos o *pedúnculos* largos tienen sus raíces distribuidas de manera más bien dispersa, cubriendo un área mayor de suelo que aquellas variedades de raíces *sésiles* (cuello ausente o muy corto) (ver Figura 2-10).

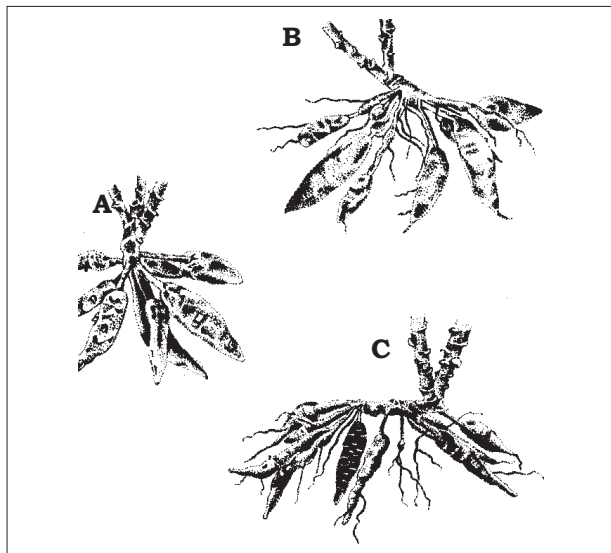


Figura 2-10. Distribución de las raíces según la posición de siembra de la estaca. (A) vertical, (B) inclinada y (C) horizontal.

FUENTE: Domínguez et al., 1983.

La forma como se realiza la siembra de las estacas también afecta la manera en que las raíces se distribuirán. Cuando la estaca es plantada de manera vertical, éstas producen raíces alrededor de la callosidad que se forma en el extremo inferior de la estaca. Algunas raíces provenientes de yemas laterales de la estaca, también pueden convertirse en raíces tuberosas.

Las raíces tuberosas tienden a explorar y ubicarse en estratos más profundos del suelo;

cuando la posición de siembra es inclinada, también tienden a formarse en la callosidad, pero como en el caso anterior, otras raíces pueden emerger de las yemas laterales que están bajo tierra.

Si la estaca se ubica de manera horizontal, las raíces tuberosas se distribuyen a lo largo de la estaca, porque se forman en las yemas laterales y en ambos extremos de la misma. La ubicación de las estacas tiende a ser más superficial y dispersa; por lo tanto, la cosecha puede facilitarse con este método de colocación de la estaca en el suelo.

Los tejidos que componen una raíz tuberosa son, sucesivamente, de la parte externa hacia el interior, la cáscara, la pulpa y las fibras centrales (Figura 2-11).

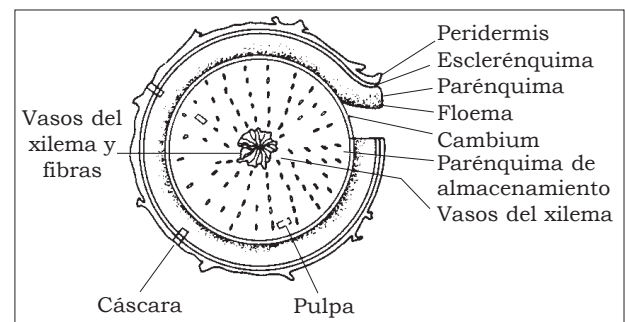


Figura 2-11. Corte transversal de una raíz tuberosa de yuca.

FUENTE: Domínguez et al., 1983.

Uno de los aspectos más relevantes en la utilización de la yuca es la presencia del glucósido cianogénico llamado linamarina. Este glucósido, en presencia de una enzima (principalmente, la linamarasa) y de ácidos, se hidroliza produciendo ácido cianhídrico en dosis que pueden ser desde inocuas hasta mortales. Esta reacción ocurre de manera espontánea en los tejidos descompuestos de la planta o en el tracto digestivo de los animales.

La producción del ácido cianhídrico es particularmente alta en la cáscara de la raíz; otros tejidos de la planta (incluyendo las hojas) también tienen potencial cianogénico, pero menor al de la cáscara de las raíces. Dependiendo de los niveles del glucósido cianogénico, en algunas publicaciones se puede observar que la yuca dulce (bajo potencial

cianogénico) se clasifica como *M. aipi*, mientras que la yuca brava o amarga (alto potencial cianogénico) es llamada *M. utilissima*.

El potencial cianogénico de los distintos tejidos de una planta de yuca es considerablemente afectado por las condiciones ambientales donde ella crece y su edad al momento de la cosecha. Las raíces de un determinado cultivar pueden ser dulces cuando son producidas en una localidad, y más amargas en otros sitios. Sin embargo, el potencial cianogénico de las variedades amargas, a lo largo de numerosas evaluaciones, tiende a ser consistentemente mayor (hasta 1000 mg de ácido por kg de raíces frescas) que el de las variedades dulces (20 mg/kg de raíz). No se conoce alguna variedad de yuca que carezca de cianógenos.

**La cáscara.** Este tejido está a su vez compuesto por la peridermis y la corteza. La peridermis está compuesta por células de corcho (súber o felema) muertas que envuelven la superficie de la raíz (Figura 2-11).

A medida que la raíz aumenta en diámetro, la continuidad de las capas celulares se rompe, lo que causa fisuras longitudinales que caracterizan la superficie de la raíz de la yuca. La forma como se producen estas fisuras y el aspecto resultante son utilizados con frecuencia en la identificación de cultivares en el proceso de mercadeo de las raíces. Por debajo de estas fisuras se forman nuevas células de corcho a partir del felógeno, restableciendo la continuidad de este tipo de tejido en toda la superficie de la raíz.

Además de la textura de la peridermis, que puede ser de rugosa a más o menos lisa, su color también es utilizado en la identificación de cultivares, pues es una de las características más estables en el orden morfológico. Las raíces pueden presentar una coloración que va desde el blanco o crema, hasta el café claro y el marrón oscuro.

Por debajo de la peridermis se encuentra la corteza o capa cortical (felodermis); éste es un tejido de 1 a 2 mm de espesor, cuyo color varía desde el blanco, el crema, hasta el rosado. Esta característica también es utilizada, incluso, por las amas de casa para identificar cultivares. En la corteza se encuentran comprimidos los tejidos del floema, que contienen las más altas concentraciones del glucósido cianogénico; en

esta capa también es posible observar los canales laticíferos, especialmente en las raíces jóvenes.

**La pulpa.** Constituye la parte utilizable de la raíz, y por lo tanto, es el tejido de mayor relevancia económica. Es una masa sólida compuesta, principalmente, por tejido secundario del xilema derivado del cambium, cuyas células contienen almidón en abundancia en forma de gránulos redondos de tamaño desigual. La pulpa también es conformada por células parenquimáticas que, en el caso de la yuca, adquieren un desarrollo de tal magnitud que los tubos conductores del xilema quedan reducidos a pequeños conjuntos aislados a lo largo y ancho del parénquima reservante. El cambium, del que se derivan los tejidos de la pulpa, se encuentra en su parte más externa separando la pulpa de la corteza: éste también genera células del floema secundario hacia el exterior.

Las células del parénquima que conforma gran parte de la pulpa de la raíz de la yuca contienen de 1 a numerosos amiloplastos. Dentro de los mismos se va acumulando el almidón en formas de gránulos más o menos esféricos, aunque existe gran diversidad de formas como la cupuliforme, bicóncavo-convexa, mitriformes, etc. (Castilloa et al., 1982).

El tamaño de los gránulos de almidón es variable y, en cierta medida, determinado genéticamente por cada clon, oscilando entre 2 y 30 micras. La forma y tamaño de los gránulos de almidón son una característica de gran relevancia práctica para la industria, como se describe más adelante.

**Las fibras centrales.** En el centro de la raíz hay filas de vasos duros de xilema y esclerénquima, los cuales forman las fibras centrales de la raíz, cuya dureza, longitud y anchura son características varietales de relevancia económica, pues afectan, principalmente la calidad culinaria y el aspecto de las raíces cuando son cocinadas para el consumo humano.

Aproximadamente, 80% del peso fresco de la raíz corresponde a la pulpa. El contenido de materia seca de la raíz de yuca fluctúa entre 30% y 40%, aunque ocasionalmente se observan casos que exceden este rango de variación. La

materia seca del parénquima está constituida, en su mayor parte (90% a 95%) por la fracción no nitrogenada, es decir, por carbohidratos tales como almidón y azúcares. El resto de esta materia seca corresponde a fibra (1% a 2%), grasas (0.5% a 1.0%), cenizas o minerales (1.5% a 2.5%) y proteína (alrededor de 2%).

Finalmente, cabe destacar que el almidón representa la mayor parte de los carbohidratos (96%) y es, por tanto, el principal componente de la materia seca de la raíz.

### Valor Nutritivo de las Raíces

Sin duda alguna, el principal valor económico del cultivo de la yuca depende de sus raíces. La raíz de la yuca, por ser el órgano de almacenamiento de energía, tiene diversos usos en la alimentación humana, animal y en la extracción de almidones. En el Cuadro 2-3 se presenta un resumen de las principales características químicas de las raíces de yuca, una vez que han sido picadas, secadas y procesadas para producir una harina seca.

Una gran proporción del contenido de las raíces lo constituyen los carbohidratos disponibles. Comparada con otras fuentes de energía, como el maíz, las raíces de yuca tienen relativamente un menor contenido de proteínas (2%-3% contra 8%-10% del maíz). Esta diferencia en el contenido de proteínas es lo que justifica que la harina de yuca, cuando es utilizada para la formulación de alimentos, deba tener un costo de, aproximadamente, 70% del maíz.

Cuadro 2-3. Composición química de la harina de yuca de la raíz completa y de la raíz sin cáscara (base seca).

Componentes	Contenidos (%)	
	Raíz con cáscara	Raíz sin cáscara
Materia seca	100.00	100.00
Carbohidratos disponibles	83.80	92.40
Proteína cruda	3.05	1.56
Extracto etéreo	1.04	0.88
Ceniza	2.45	2.00
Fibra detergente neutra	6.01	3.40
Fibra detergente ácida	4.85	1.95
Hemicelulosa	1.16	1.45

FUENTE: Datos extraídos de Buitrago, 1990.

### Deterioro Fisiológico de Poscosecha en las Raíces

Una característica de las raíces de yuca es que sufren un rápido deterioro luego de ser cosechadas. Este proceso es llamado “Deterioro Fisiológico de Poscosecha (DFP)”, y es poco lo que se conoce del mismo. Como resultado, las raíces de yuca deben ser consumidas pocos días después de la cosecha; durante los primeros 3 días comienzan a observarse manchas azuladas, concentradas en la periferia de la raíz, las que luego se extienden a la totalidad del tejido y tornan a una coloración café o marrón, en forma de estrías vasculares que se pueden observar en secciones longitudinales de las raíces (Wheatley et al., 1982).

La ocurrencia de DFP está directamente asociada a los daños mecánicos que ocurren con la cosecha, pero también depende de la variedad. Hay evidencias que sugieren que variedades con menor contenido de materia seca son más tolerantes. También las raíces con altos contenidos de caroteno (raíces tipo “yema de huevo”) tienden a mostrar un menor grado de DFP (CIAT, 1999).

Una de las prácticas culturales utilizadas para reducir la incidencia de DFP, ha sido la poda de las plantas con varios días de anticipación a la cosecha de las raíces (Oirschot et al., 2000).

Esta práctica tiende a reducir, en efecto, los niveles de DFP o, lo que es lo mismo, los retrasa. Además, se observa que la poda reduce notoriamente el contenido de materia seca y, por lo tanto, el contenido de almidones; pero aumenta el contenido de azúcares totales. Estos resultados ilustran la forma como estas variables pueden ser afectadas de acuerdo con las condiciones en que la planta crece y las prácticas culturales a las que está sujeta.

### El Almidón de Yuca y sus Propiedades

El almidón, una de las sustancias de reserva dominantes en la naturaleza, puede hallarse como pequeños gránulos depositados en semillas, tubérculos y raíces de distintas plantas. El almidón es una mezcla de dos



polímeros: la amilosa, que es lineal, y la amilopectina, que es ramificada. En el Cuadro 2-4 se presentan algunas de las características más relevantes de estos polímeros, a partir de almidón de maíz.

Si bien las propiedades de las amilosas y amilopectinas, extraídas de distintas fuentes de almidón, presentan variaciones, los datos presentados ilustran las principales diferencias entre ambos polímeros.

La proporción relativa de amilosa/ amilopectina en cualquier almidón, así como el peso molecular específico de estos polímeros en dicho almidón, determinan las propiedades físico-químicas y, por lo tanto, industriales del mismo.

El análisis de estas propiedades es fundamental para lograr un total aprovechamiento de la variabilidad genética existente dentro del género *Manihot*. Por otra parte, las características típicas del almidón de yuca son diferentes a las obtenidas a partir del maíz o la papa, lo que crea un nicho en el que ciertos procesos industriales pueden preferir la utilización de un almidón respecto a otro (Figura 2-12).

Las principales propiedades físico-químicas de un almidón son: composición proximal, características del grano (tamaño y forma), naturaleza cristalina, peso molecular, poder de hinchamiento, solubilidad, contenido relativo de amilosa y características de la pasta que produce.

Cuadro 2-4. Propiedades de los dos polímeros que constituyen el almidón.

Propiedad	Amilosa	Amilopectina
Peso molecular	1-2 x 10 <sup>5</sup>	>2 x 10 <sup>7</sup>
Grado de polimerización	990	7200
Ligamientos glicosídicos	α-D (1 → 4)	α-D (1 → 6)
Estructura molecular	Básicamente lineal	Muy ramificada
Susceptible a la retrogradación	Alta	Baja
Afinidad con el yodo	20.1 g/100 g	1.1 g/100 g

FUENTE: Adaptado de Hallauer, 1994.

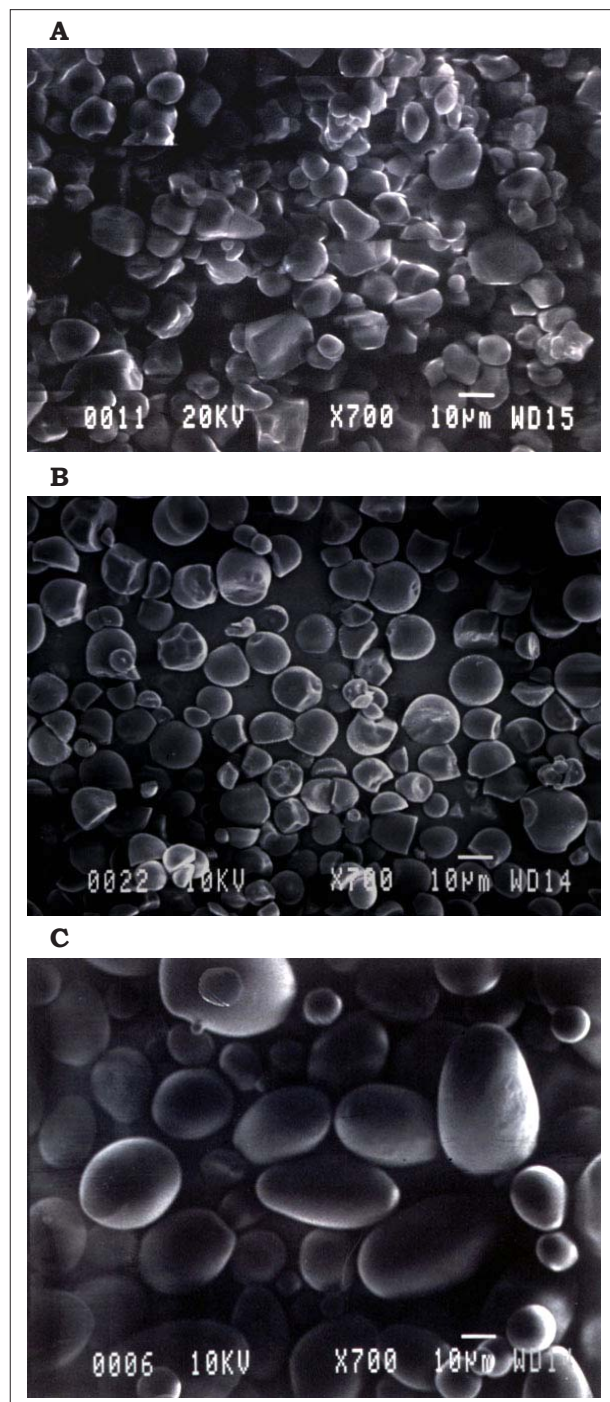


Figura 2-12. Fotografías de microscopio electrónico de barrido mostrando gránulos de almidón de: (A) maíz, (B) yuca y (C) papa.

FUENTE: Hurtado, 1997.

El contenido de proteína del almidón de yuca (0.1%) es muy bajo comparado con el de los almidones de arroz y de maíz (0.45% a 0.35%, respectivamente). La proteína residual de estos almidones puede dar un sabor harinoso y una tendencia a producir espuma.

Los gránulos del almidón de papa y yuca contienen un pequeño porcentaje de sustancias grasas, comparado con los almidones de los cereales (maíz y arroz), los cuales contienen, respectivamente, 0.6% y 0.8%. Esta composición favorece el almidón de yuca, ya que estos lípidos forman un complejo con la amilosa, la cual tiende a reprimir el hinchamiento y la solubilización de los gránulos del almidón, y por esta razón se necesitan temperaturas altas (>125°C) para romper así la estructura amilosa-lípido y solubilizar la fracción de amilosa. La presencia de sustancias grasas puede crear problemas por la tendencia a ranciarse en el almacenamiento.

Los gránulos del almidón de yuca son redondos con terminales truncados y con un núcleo bien definido (hilo), y su tamaño varía de 5-35 nm, con promedios de 20 nm. Los gránulos de los almidones de arroz, maíz y maíz ceroso tienen forma poliédrica, mientras que los gránulos del almidón de papa son ovoides y presentan los gránulos de mayor tamaño (5-100 nm), con promedio de 33 nm. El tamaño de los gránulos de maíz y maíz ceroso es intermedio entre 3-26 nm, con un promedio de 15 nm, similar al de los gránulos del almidón de yuca (Figura 2-12).

Los gránulos más pequeños corresponden a los de arroz, que varían de 3-8 nm y son considerados como los más resistentes a procesos con altas temperaturas, como la esterilización; además, poseen mayor digestibilidad.

Los patrones de difracción a los rayos X de los gránulos del almidón nativo de yuca han sido reportados como intermedio (tipo C), entre los patrones característicos de los almidones de los cereales (tipo A) y los almidones de frutas y tubérculos (tipo B). El nivel de cristalización en el almidón de yuca está por el orden de 38% (Rickard et al., 1991). La cristalinidad del gránulo se debe esencialmente a la amilopectina.

Cuando una suspensión en agua de almidón es sometida a calentamiento, los gránulos lentamente comienzan a absorber agua y a aumentar de tamaño. Inicialmente, los gránulos retienen sus propiedades ópticas, incluyendo la habilidad para refractar la luz polarizada (birefringencia), lo cual se debe a la alineación de las moléculas sin los gránulos de almidón. Se ha

observado que los gránulos de almidón de yuca tienen baja birefringencia a temperaturas entre 58-64°C, comparados con los gránulos de maíz que la poseen a temperaturas entre 62-68 °C.

Los gránulos de almidón están compuestos por dos polisacáridos con enlaces glucanos: amilosa y amilopectina. La amilosa es, básicamente, un polímero lineal de unidades  $\alpha$  (1-4); la amilopectina es el mayor componente, un polímero ramificado de unidades  $\alpha$  (1-4) y  $\alpha$  (1-6).

En algunos almidones, el tamaño de los gránulos de almidón muestra relación con su proporción amilosa/amilopectina (Delpeuch y Favier, 1980). El promedio del contenido de amilosa en el almidón de yuca es de 17%; en el de maíz, de 26%, en el de papa, de 24%; en el de arroz, de 17%, y en el de maíz ceroso, de <1%.

El contenido de amilosa de los almidones está relacionado muy fuertemente con algunas de sus propiedades. Por ejemplo, es conocido que el maíz ceroso, el cual es 100% libre de amilosa, es altamente estable y resistente a la retrogradación (reorganización de las moléculas de amilosa y amilopectina en una estructura cristalina cuando las pastas de los almidones son enfriados). En contraste, almidones con alto contenido de amilosa presentan una retrogradación muy rápida.

Aunque hay diferencia varietal en las propiedades reológicas o funcionales de los almidones de yuca, las curvas del amilograma Brabender siguen un patrón similar a los almidones que poseen alto contenido de amilopectina.

El almidón de yuca gelatiniza como el almidón de arroz y el de maíz ceroso a temperaturas relativamente bajas (60-67 °C); el pico máximo es alcanzado rápidamente, lo que implica que es un almidón fácil de cocinar y requiere menor consumo de energía durante su cocción. Además, tiene una tendencia baja a la retrogradación y produce un gel muy claro y estable.

El almidón de yuca gelatiniza en agua a temperaturas por encima de 60 °C; aunque la viscosidad de la pasta es inicialmente alta, ésta decae bruscamente con solubilización continuada y agitación por encima de 90 °C; con

un subsecuente enfriamiento no hay formación de gel. Este comportamiento del almidón de yuca lo hace conveniente tecnológicamente como sustrato para procesos hidrolíticos, pero inapropiado como sustituto para los almidones de cereales en procesos que requieren retrogradación.

Las propiedades de claridad y baja retrogradación del almidón de yuca pueden ser utilizadas en muchos productos alimenticios. Sus características reológicas se asemejan bastante al almidón del maíz ceroso.

Las propiedades de calidad de las pastas de almidón son modificadas durante el proceso de congelación, aumentando, generalmente, la exudación de agua o "sinéresis", lo que deteriora la estructura de la pasta. Algunos almidones nativos, como la yuca y la oca, han sido considerados resistentes a este proceso (Rurales, 1995).

También se ha encontrado que las pastas de almidón de yuca son estables a medios ácidos por debajo de pH 2.4, medio en el cual hay destrucción del gránulo y del aspecto físico de la pasta, debido a una hidrólisis parcial o total de las pastas.

## Bibliografía

- Allem AC. 1994. The origin of *Manihot esculenta* Crantz (Euphorbiaceae). Genetic Resources and Crop Evolution (Holanda) 41(3):133-150.
- Ascencio J. 1996. Algunos aspectos relacionados con la fisiología de la planta de yuca. En: Montaldo A (ed.). La yuca frente al hambre del mundo tropical. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 570 p.
- Buitrago A JA. 1990. La yuca en la alimentación animal. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 450 p.
- Castilloa JJ; Ogura M; Quintero F. 1982. Vacuum drying: a fast and reliable SEM processing method to study starch grain clusters and morphology in fresh edible tropical roots and tubers. En: 10<sup>th</sup> International Congress of Electron Microscopy, Hamburgo, Alemania. v. 3, p. 507-508.
- Castilloa JJ; Castillo A; Pino LT. 1996. Notas sobre histología foliar y radical de la yuca. En: Montaldo A (ed.). La yuca frente al hambre del mundo tropical. Universidad Central de Venezuela, Caracas. 570 p.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1999. Annual report, Project IP-3 1999: improved cassava for a developing world. Cali, Colombia. 127 p.
- Ciferri R. 1938. Saggio di classificazione delle razze di manioca (*Manihot esculenta* Crantz). Istituto Agricolo Coloniale Italiano, Firenze. 58 p.
- Cock JH. 1989. La yuca, nuevo potencial para un cultivo tradicional. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 240 p.
- Delpeuch F; Favier JC. 1980. Caracteristique des amidons de plantes alimentaires tropicales: action de l'alpha-amylase, gonflement et solubilité. Annales de Technologie Agricole (Paris) 29(1):53-67.
- Domínguez CE. 1983. Yuca: investigación, producción y utilización. Programa de Yuca, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 660 p.
- Domínguez CE; Ceballos LF; Fuentes C. 1983. Morfología de la planta de yuca. En: Yuca: investigación, producción y utilización. Programa de Yuca, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 29-49.
- Hallauer A-R. 1994. Specialty corns. CRC Press, Boca Raton, FL, E.U. 410 p.
- Hershey C; Amaya A. 1983. Genética, citogenética, estructura floral y técnicas de hibridación de la yuca. En: Yuca: investigación, producción y utilización. Programa de Yuca, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. p. 113-126.



- Hurtado B JJ. 1997. Valorización de las amiláceas “no-cereales” cultivadas en los países andinos: estudio de las propiedades fisicoquímicas y funcionales de sus almidones y de la resistencia a diferentes tratamientos estresantes. Tesis. Facultad de Ingeniería de Alimentos, Fundación Universidad Jorge Tadeo Lozano, Bogotá, Colombia. 164 p.
- Martin FW. 1976. Cytogenetics and plant breeding of cassava. Commonwealth Bureau of Plant Breeding and Genetics 46:909-916.
- Nassar N MA; Dos Santos E; David SRO. 2000. The transference of apomixis genes from *Manihot neusana* Nassar to cassava, *M. esculenta* Crantz. Hereditas 132:167-170.
- Oirschot Q; O'Brien G M; Dufour D; El-Sharkawy MA; Mesa E. 2000. The effect of pre-harvest pruning of cassava upon root deterioration and quality characteristics. Journal of the Science and Agriculture (United Kingdom) 80(13):1866-1873.
- Perry AB. 1941. Chromosome number and phylogenetic relationships in the Euphorbiaceae. American Journal of Botany 30:527-543.
- Renvoize BS. 1973. The area of origin of *Manihot esculenta* as a crop plant: a review of the evidence. Economic Botany 26(4):352-360.
- Rickard JE; Asoka M; Blanshard JMV. 1991. The physico-chemical properties of cassava starch. Tropical Science 31(2):189-207.
- Rurales J. 1995. Caracterización de las propiedades reológicas y nutricionales del almidón nativo y gelatinizado de achira (*Canna edulis*). En: Conferencia Internacional en Biodisponibilidad de Nutrientes, marzo 1995. Escuela Politécnica Nacional (EPN), Quito, Ecuador. p. 179-188.
- Simmonds NE. 1976. Evolution of crop plants. 3a. ed. Longman (Londres, Reino Unido y Nueva York). 339 p.
- Wheatley C; Lozano C; Gómez G. 1982. Deterioración y almacenamiento de raíces de yuca. En: Yuca: investigación, producción y utilización. Programa de Yuca, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia, p. 493-512.