Rev. Agricultura Tropical Vol. 3 No. 1:1-13, 2017
ISSN on line: 2517-9292

ORIGEN, EVOLUCIÓN Y DISTRIBUCIÓN DEL BONIATO (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). UNA REVISIÓN

Alfredo Morales Rodríguez*[1], Alfredo Morales Tejón[1], Dania Rodríguez del Sol[1], Iván Javier Pastrana Vargas[2] y Claudia Aracelis Méndez[1].
[1] Instituto de Investigaciones de Viandas Tropicales (INIVIT). Apartado 6, Santo Domingo, CP: 53 000, Villa Clara, Cuba.
[2]Centro de Investigación Motilonia, Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA). Agustín Codazzi, Cesar, Colombia.
**Autor para la correspondencia: fisiologia@inivit.cu*

RESUMEN
A pesar de la importancia del boniato en el mundo, el origen, evolución, y distribución geográfica siguen siendo tema de debate entre los investigadores de diferentes países. El objetivo del presente trabajo es reconstruir y dilucidar aspectos importantes en la historia de este cultivo, así como ayudar a definir criterios en la comprensión del conocimiento acumulado. Los restos más antiguos de boniato son datados de 8080 ±170 a.n.e., descubiertos en cuevas del cañón de Chilca en la zona sur-central de Perú. Todo demuestra que el boniato pudo haber evolucionado por separado en América Central (incluido el Caribe) y América del Sur (Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú). Aún no está esclarecido si el origen genético del boniato fue por autopoliploidización o alopoliploidización, ya que hay fuertes evidencias sobre ambas teorías, aunque los últimos estudios indican que el evolucionó a partir de al menos dos eventos distintos de autopoliploidización en poblaciones silvestres polimórficas de una única especie progenitora. "*La Hipótesis Tripartita*" y sobre todo la *línea kumara* son reales y su existencia cuenta con un fuerte apoyo genético.
Palabras clave: alopoliploidía, autopoliploidía, Hipótesis Tripartita*, Ipomoea batatas*.

ORIGIN, EVOLUTION AND DISTRIBUTION OF SWEET POTATO (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). A REVIEW

ABSTRACT
Despite the importance of the sweet potato in the world, the origin, evolution, and geographical distribution remain a topic of debate among researchers from different countries. The objective of the present work is to reconstruct and elucidate important aspects in the history of this crop, as well as to help define criteria in the understanding of accumulated knowledge. The oldest remains of sweet potato are dated 8080 ± 170 a.n.e., discovered in caves of the Chilca Canyon in south-central Peru. Everything shows that the sweet potato may have evolved separately in Central America (including the Caribbean) and South America (Venezuela, Colombia, Ecuador and Peru). It is unclear whether the genetic origin of the sweet potato was by autopolyploidization or allopolyploidization, as there is strong evidence for both theories, although recent studies indicate that it evolved from at least two distinct events of autopolyploidization in single polymorphic wild population parent species. "*The Tripartite Hypothesis*" and especially the *kumara line* are real and its existence counts on a strong genetic support.
Keywords: allopolyploidy, autopolyploidy, Tripartite Hypothesis, *Ipomoea batatas*.

INTRODUCCIÓN

Linnaeus (1753) describe al boniato y establece su nomenclatura binomial, designándolo: *Convolvulus batatas* L. En 1791, Lamarck tuvo en cuenta la morfología del estigma y granos de polen, cambió el género de *Convolvulus* a *Ipomoea* y designó definitivamente a esta especie como *Ipomoea batatas* (L.) Lam. (Montaldo, 1991; Huaman, 1999).

El boniato es una especie hexaploide (2n=6x=90, x=15), con un alto grado de polimorfismo genético (Zhang *et al*., 1996; Bradshaw, 2010; Grüneberg *et al*., 2015). Pertenece a la familia *Convolvulaceae*, sección *Batatas*. Existen 13 especies silvestres dentro de la sección estrechamente relacionadas a *Ipomoea batatas* (Austin, 1978; 1979). Posee generalmente una alta variabilidad genética, que se distingue fácilmente sobre la base de los caracteres morfológicos (Acheampong, 2012).

Actualmente es el sexto cultivo alimenticio más importante del mundo (CIP, 2013; Rossel *et al*., 2014), dentro de las raíces y tubérculos tropicales es considerado el segundo cultivo más importante en área de producción después de la yuca. A nivel mundial se plantan anualmente ocho millones de hectáreas, con un rendimiento aproximado 15 t ha^{-1} (FAOSTAT, 2014). A pesar de su importancia, el origen, evolución, y distribución geográfica siguen siendo tema de debate entre los investigadores de diferentes países. El objetivo del presente trabajo es reconstruir y dilucidar aspectos importantes en la historia de este cultivo, así como ayudar a definir criterios en la comprensión de conocimiento acumulado.

REVISIÓN CRÍTICA DE LITERATURA

Origen geográfico

Los restos más antiguos de boniato (raíz tuberosa) corresponden al período Neolítico. Datados por radiocarbono de 8080 ±170 a.n.e., descubiertos en cuevas (Tres Ventanas) del cañón de Chilca en la zona sur-central de Perú (Engel, 1970). En aquel entonces no estaba claro si este espécimen pertenecía a una especie silvestre o domesticada de la planta, hasta que Perry (2002) por un análisis de los gránulos de almidón demostró que eran definitivamente de la especie *Ipomoea batatas* (aunque fueron significativamente más pequeños en comparación a los de los actuales cultivares).

Vavilov (1928) estimó que el boniato se originó en la región comprendida entre el sur de México, Guatemala, Honduras, hasta Costa Rica. Bronson (1966) señaló a las tierras bajas de Mesoamérica como el posible centro de origen y de diversidad genética del boniato, debido a las variedades reportadas allí. Nishiyama (1971) teniendo en cuenta las colectas realizadas de especies de *Ipomoea*, postuló que la zona desde el Océano Pacífico hasta el Golfo de México, a unos 17 - 20° latitud norte, parecía ser uno de los lugares más probables de nacimiento de *Ipomoea trifida* y del boniato. O'Brien (1972) refirió que el boniato se originó en algún lugar de América Central o el noroeste de América del Sur, alrededor de 3000 a.n.e. Austin (1988) teniendo en cuenta la taxonomía, ecología, citología, híbridos, diversidad genética y especies silvestres de *Ipomoea* spp, señaló que *Ipomoea trifida* e *Ipomoea triloba* son las dos especies más cercanas al boniato y que sus ancestros provienen juntos de un área desconocida entre la península de Yucatán en México y la desembocadura del Río Orinoco en Venezuela, siendo esta la región que señaló en su hipótesis sobre el origen del boniato.

Zhang *et al*. (2000) utilizando marcadores moleculares AFLP (*Amplified fragment length polymorphisms*) en un grupo de cultivares de boniato de América Latina mantenidos en el Centro Internacional de la Papa (CIP), sugirieron que la mayor diversidad molecular de boniato se encuentra en Centroamérica, lo cual provee una fuerte evidencia, que América Central es el centro primario de diversidad genética y señala además que debería ser el centro de origen, considerando la riqueza de especies de *Ipomoea* silvestres estrechamente relacionadas al boniato. Templar *et al*. (2003) emplearon marcadores RAPD (*Random Amplification of Polymorphic DNA*) en 74 cultivares de boniato, provenientes de diferentes centros primarios y secundarios de diversidad genética. Estos apoyan fuertemente la hipótesis de Zhang *et al*. (2000), de que América Central pudo ser el verdadero centro de origen del boniato. Además, sugirieron que el centro primario de diversidad genética del boniato probablemente consta de dos grupos de genes (grupo sudamericano y centroamericano-caribeño), y que la dispersión del boniato posiblemente involucra principalmente el grupo genealógico centroamericano-caribeño. Estudios basados en la evaluación de haplotipos de cloroplasto y ADN nuclear apoyan la hipótesis de Templar *et al*. (2003) relacionada con la existencia de dos grupos de genes geográficamente restringidos para *I. batatas* en América Central y América del Sur (Roullier *et al*., 2011). Más reciente, Roullier *et al*. (2011; 2013a) sugieren que el boniato pudo haber evolucionado por separado en América Central (incluido el Caribe) y América del Sur (Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú) mediante autopoliploidización de distintas poblaciones de *I. trifida* o un pariente cercano (Figura 1).

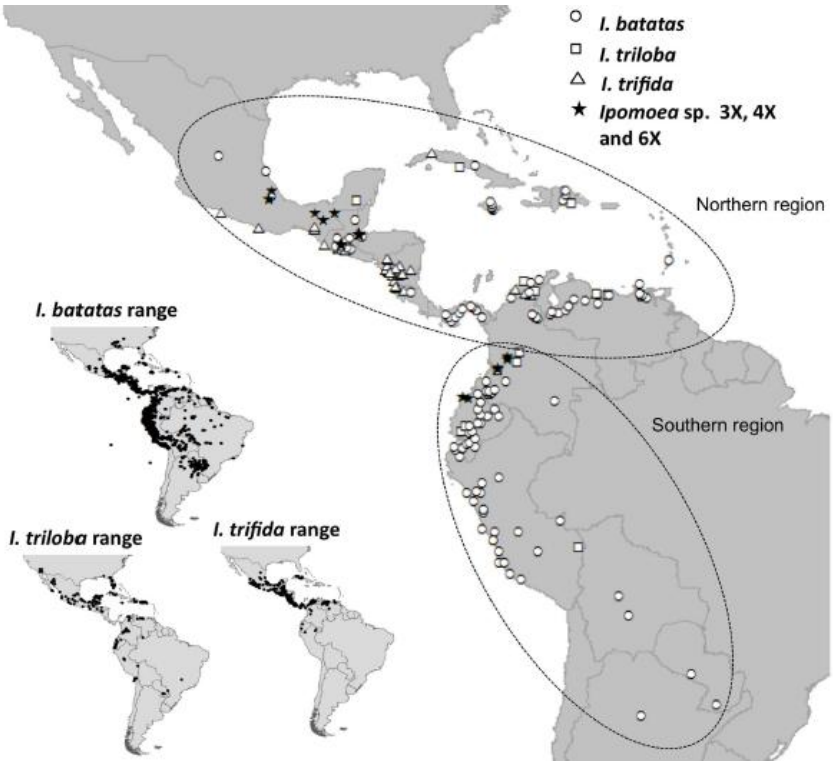


Figura 1. Dos posibles regiones (Norte y Sur) de evolución de *I. batatas* (tomado de Roullier *et al*., 2013a).

Aún después de los estudios con marcadores moleculares, se considera al taxónomo de la Florida Daniel F. Austin, Universidad Atlántica de Florida como el más importante de los contribuyentes en este tema. Y aunque el centro exacto del origen del boniato no se conoce aún, se reconoce cada vez más y con más certeza su origen americano.

Evolución

En 1955, Ichizo Nishiyama de la Facultad de Agricultura, Universidad de Kyoto, Japón colectó en México y Estados Unidos 16 especies del género *Ipomoea*. Una de ellas, la número K123 colectada en Fortín (Veracruz), poseía 90 cromosomas y según observaciones preliminares podía ser *Ipomoea commutata* (Roem. y Schult). K123 se cruzaba fácilmente con el boniato, en sentidos recíprocos. Según él, K123 podía ser una especie ancestral o un prototipo directo del boniato cultivado (Nishiyama, 1959). Luego Nishiyama *et al*. (1961a, b) definieron a K123 como *Ipomoea trifida* (H.B.K.) Don., de acuerdo a un sistema taxonómico, y consideraron una vez más esta especie silvestre como el posible progenitor ancestral directo del boniato, con base en evidencias morfológicas, ecológicas, fisiológicas y genéticas.

El informe de Nishiyama ganó la atención de investigadores de todo el mundo (Kobayashi, 1984), entre ellos Alfred Jones (Departamento de Agricultura de los Estados Unidos y Universidad de Georgia, Carolina del Sur), al cual Nishiyama gentilmente le mostró las observaciones de K123. Jones (1967) publicó su investigación (Should Nishiyama's K123 (*Ipomoea trifida*) *Be Desiganated I. batatas*?. teniendo en cuenta los resultados de cruces y observaciones citológicas de híbridos F1 entre el boniato y especies silvestres. Encontró que algunos *seedlings* de boniato exhibían ocasionalmente características silvestres (no tuberización, tallos trepadores, pubescencia en tallos, pecíolos, pedúnculos y hojas). Además, citó a Merian en 1705, quien había observado tallos trepadores en boniato. Estos hallazgos lo llevaron a la conclusión de que K123 era una segregación extrema del boniato y no un antepasado, además señaló que la falla de Nishiyama y sus colaboradores fue comparar a K123 con un limitado número de muestras (cultivares) de la diversidad genética presente en el boniato. La asunción de Jones fue aceptada por varios investigadores durante mucho tiempo (Kobayashi, 1984). A partir de la publicación de Jones en 1967 comenzó una disputa directa a larga distancia entre japoneses y americanos por demostrar si K123 era o no el ancestro directo del boniato. Luego Nishiyama (1971, 1982) y Nishiyama *et al*. (1975) obtuvieron notables avances en la comprensión de la naturaleza de la poliploidización de *I. batatas*, además encontró (en México) varios hexaploides sintetizados por la duplicación de cromosomas a partir de triploides híbridos entre especies silvestres de *Ipomoea*. Estos eran vigorosos y fértiles, los cromosomas y las características morfológicas y fisiológicas eran muy similares a las de *I. trifida* (K123). Lo que le permitió al genio japonés Ichizo Nichiyama rebatir incuestionablemente la opinión de Jones y siguió considerando al igual que otros japoneses a K123 como *I. trifida* (6x).

Autopoliploidía vs. alopoliploidía

Se han propuesto dos hipótesis sobre el origen del boniato: autopoliploidización (duplicación del genoma en una única especie progenitora) de *I. trifida* (Kobayashi, 1984; Roullier *et al*., 2013a), y alopoliploidización (hibridación y duplicación del genoma de especies progenitoras divergentes) que involucran a dos especies distantes (Ting y

Kehr, 1953; Jones, 1965; Magoon *et al*., 1970; Nishiyama, 1971; Nishiyama, 1982; Austin, 1988).

Magoon *et al*. (1970) propusieron que el boniato consistía en tres genomas: un genoma, cada uno de dos especies ancestrales estrechamente relacionadas y un tercer genoma, de un pariente más distante. También presentaron evidencias que parecían descartar un origen autopoliploide de un antepasado diploide único, basados en la aparición de una alta frecuencia de emparejamiento tetravalente y bivalente durante la meiosis y la presencia de configuraciones penta y hexavalentes. Nishiyama (1971, 1982) expuso el probable origen genético autohexaploide del boniato. Propuso que se originó por una duplicación de cromosomas en la siguiente secuencia: *I. leucantha* (BB) --- *I. littoralis* (BBBB) --- *I. trifida* (BBBBBB) --- *I. batatas* (BBBBBB). Además, refirió que *I. trifida* es una forma primitiva de *I. batatas*, además que los ancestros (2x, 4x, 6x) fueron especies silvestres, no producían raíces tuberosas, luego por mutación genética y aumento de la dosis génica en el hexaploide (6x) (*I. trifida*) parecen haber surgido las raíces tuberosas. La hipótesis de Nishiyama fue soportada por varios investigadores japoneses: Muramatsu y Shiotani (1974), Teramura (1979), Kobayashi (1980), Kobayashi *et al*., (1980), Muramatsu (1980), Shiotani y Kawase (1980). Sin embargo, Jones (1967), Martin y Jones (1972), Martin *et al.* (1974) y Austin (1977, 1978) no estuvieron de acuerdo con la opinión de Nishiyama.

Kobayashi (1984) propuso que *I. trifida* formaba un complejo autopoliploide, con niveles de polodia que iban desde diploides a hexaploides, y que el boniato domesticado derivaba de este grupo. Shiotani y Kawase (1987) obtuvieron híbridos hexaploides (6x) sintéticos derivados de cruzamientos entre especies silvestres cercanas al boniato. Dos de ellos (216 y 220) obtenidos por la duplicación de cromosomas (con colchicina) de un triploide (3x) hibrido entre 2x *I. trifida* (K221) x 4x *I. trifida* (K233) (Figura 2), tuvieron una estructura genómica idéntica a la del boniato y le asignaron la fórmula genómica al boniato ($B_1B_1B_2B_2B_2B_2$), donde los símbolos del genoma B_1B_1 son del progenitor diploide (K221) y $B_2B_2B_2B_2$ del progenitor tetraploide (K233), y confirman la estructura autohexaploide del boniato (Shiotani, 1987; Shiotani, 1989; Shiotani y Kawase, 1989).

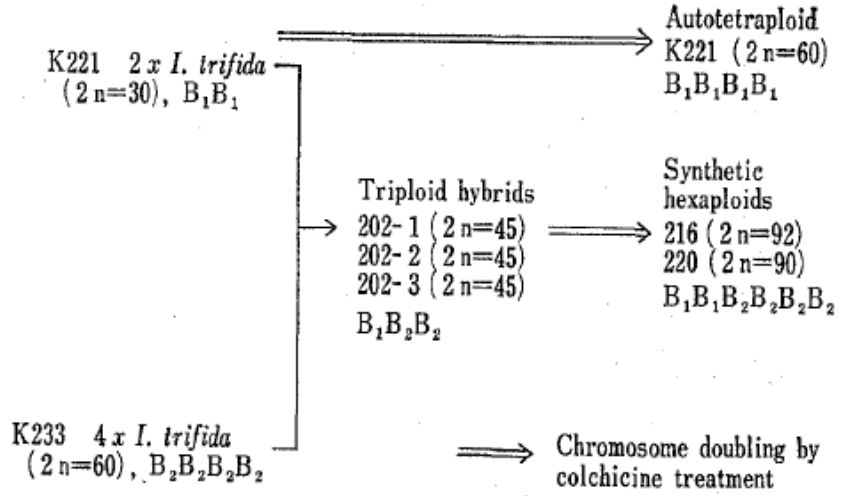


Figura 2. Hexaploides sintéticos (216 y 220) derivados de 2x *I. trifida* (K221) x 4x *I. trifida* (K233). (tomado de Shiotani y Kawase, 1987)

Austin (1987, 1988) señaló que *I. triloba* e *I. trifida* son las especies más estrechamente asociadas al boniato y propuso que la hibridación natural entre estas dos especies podría haber generado los antepasados del boniato.

El boniato es una especie hexaploide (6x), por lo tanto, cada genotipo individual puede contener entre uno y seis alelos en cualquier *locus*, suponiendo que es un autopoliploide. Sin embargo, en un estudio desarrollado por Zhang *et al*. (2001), el número máximo de alelos de una variedad dada fue cuatro. La falta de genotipos hexa y penta-alélicos indicó que el boniato no es un autohexaploide y los alelos SSR (*Simple Sequence Repeat*) están en un patrón de herencia tetrasómica, lo que apoya la hipótesis de que hay dos genomas no homólogos involucrados en el boniato y que la planta es más probable un alo-auto-hexaploide. Según Buteler *et al*. (1999) los patrones de segregación tetrasómica son consistentes en un alopoliploide. Srisuwan *et al*. (2006) basados en la organización cromosómica y análisis citogenético molecular, soportaron la hipótesis de la alopoliploidía, al sugerir que el genoma del boniato se compone de tres genomas.

Varios estudios genéticos moleculares indicaron que *I. trifida* diploide es el pariente silvestre más cercano del boniato cultivado (Jarret *et al*., 1992; Jarret y Austin, 1994; Buteler *et al*., 1999; Huang y Sun, 2000; Srisuwan *et al*., 2006), y señalan a esta especie como probable progenitor del boniato. Sin embargo, Roullier *et al*. (2013a) basados en la evaluación de haplotipos de cloroplasto y ADN nuclear demostraron que *I. trifida* diploide no se puede considerar como el progenitor silvestre directo de *I. batatas*. Proponen que *I. batata* cultivada tiene múltiples orígenes y evolucionó a partir de al menos dos eventos distintos de autopoliploidización en poblaciones silvestres polimórficas de una única especie progenitora.

Yang *et al*. (2016) refieren que el origen del boniato cultivado comenzó con un cruce inicial entre un progenitor tetraploide y otro diploide, seguido de un segundo evento de duplicación del genoma completo, ocurrido hace aproximadamente 341 000 años. El progenitor diploide de *Ipomoea batatas* es también el probable ancestro de *Ipomoea trifida* moderna, aunque el progenitor tetraploide es todavía desconocido.

Distribución

De las raíces y tubérculos el boniato fue el único cultivo común conocido en América Tropical y Oceanía (León, 1976). Al inicio hubo discusiones sobre cuál de las dos regiones era su lugar de origen y cómo se produjo su temprana dispersión (Yen, 1974). El descubrimiento en la costa de Perú de los restos de raíces tuberosas de boniato datados de alrededor de 8000 a.n.e. (Engel, 1970), resolvió la cuestión del origen, ya que esta fecha antecede a cualquier desarrollo agrícola en Polinesia (León, 1976).

A la llegada de los europeos, el boniato se conocía en toda América Tropical, con una importante área de diversidad alrededor del Caribe. O'Brien (1972) mostró evidencia lingüística e histórica e indicó que este cultivo había alcanzado el sur de Perú y el sur de México alrededor de 2000 a 2500 a.n.e. Probablemente los Mayas e Incas lo habían distribuido por a casi todo Centro y Sudamérica antes de la llegada de los europeos (Yen, 1974). Oviedo en 1530, informó que varias variedades que había visto en los primeros días de la conquista ya estaban desapareciendo (León, 1976).

La hipótesis más aceptada de la distribución del boniato en el mundo es conocida como "*La Hipótesis Tripartita*" (Figura 3), la cual abarca los dos eventos de dispersión (prehistórico e histórico) del boniato desde América hasta Oceanía. La Hipótesis

Tripartita fue propuesta por primera vez por Barrau (1957), después fue extensamente desarrollada por Yen (1974), luego actualizada y modificada por Green (2005) y revisada por Clarke (2009). Los elementos de esta hipótesis, incluidas las modificaciones de Green (2005), son:

1. La "*línea kumara*" es prehistórica y basada en los paralelos léxicos entre el nombre *quechua* y la palabra polinesia *kumara*. Explica el origen del boniato de Polinesia, que fue introducido por los viajeros polinesios, quienes la colectaron del oeste de la costa de Suramérica, entre 1000 a 1100 d.n.e.
2. La "*línea camote*" (nombre derivado de la palabra *camotli* en la lengua maya náhuatl), representa la transferencia directa de boniato en galeones españoles entre Acapulco (México) y Manila (Filipinas), en el siglo XVI (alrededor de 1500).
3. La "*línea batata*" data del primer viaje de Cristóbal Colón en 1492. Cuando Cristóbal Colón se presentó por primera vez ante la reina Isabel la Católica, le ofreció varios productos del Nuevo Mundo, entre los cuales estaba el boniato (Humboldt, 1827). En el siglo XVI (alrededor de 1520), con la exploración y colonización de África, los exploradores portugueses transfirieron clones recolectados alrededor de La Española directamente a África, India e Indias Orientales (Rajendran, 1990). En 1594 los marineros de Fujian llevaron las raíces tuberosas de la isla de Luzón en Filipinas a Fujian en el sur de China, también a Taiwán, Isla Okinawa y Japón en 1674, (Yen, 1982; Zhang *et al*., 2009; Jia, 2013).

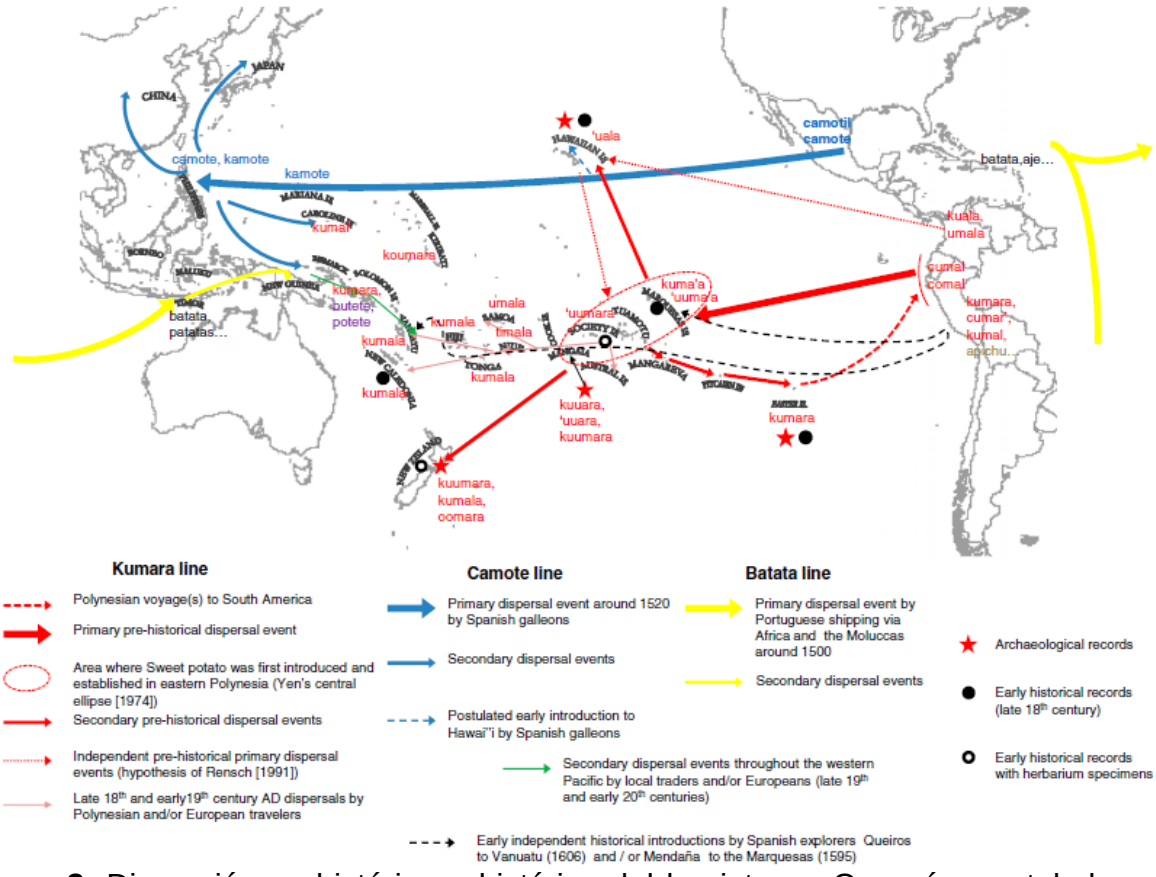


Figura 3. Dispersión prehistórica e histórica del boniato en Oceanía, postulado en La Hipótesis Tripartita, actualizada por Green (2005) y revisada por Clarke (2009).

También se indican los registros arqueológicos e históricos tempranos que proporcionan una fuerte evidencia de la presencia de boniato en Oceanía en el período prehistórico. (tomado de Roullier *et al*., 2013c).

Con el objetivo de probar la hipótesis de la transferencia humana del boniato a las islas del Pacífico en tiempos prehistóricos, Rossel *et al.* (2000), basados en el análisis de marcadores AFLPs, evidenciaron que los boniatos de Oceanía tenían una asociación genética débil con las de Perú-Ecuador. Además, el nivel de diversidad genética en Perú-Ecuador es menor que el de Oceanía y Filipinas, lo que sugirió que el boniato de Oceanía y Asia puede no ser de origen peruano. Por lo que la *línea camote* es la más probable fuente de introducción. Templar *et al*. (2003) sugirieron que la dispersión del boniato probablemente involucró el grupo genético Centroamericano-caribeño y que en las regiones de Asia, Oceanía y África hay evidencia de nuevos grupos genéticos evolucionando, posiblemente a través de la hibridación de dos grupos. Luego, Zhang *et al*. (2004) utilizaron marcadores AFLP y analizaron 75 genotipos de boniato de Perú, Ecuador, México, Filipinas, Papúa Nueva Guinea y cinco de Oceanía. Sus resultados fueron muy similares a los de Rossel *et al.* (2000), por lo que sugirieron que la dispersión natural de Mesoamérica es una explicación alternativa a la "*línea kumara*", para el origen del boniato de Oceanía.

Green (2005) refirió que Zhang *et al*. (2004) no están en condiciones de hacer afirmaciones acerca de cómo el boniato entró en esa región prehistóricamente. Exponiendo que el problema fundamental de los autores radicó en la elección de las muestras. De las 31 muestras oceánicas, 22 son muestras de Melanesia que se encuentran en la probable zona de confluencia de las introducciones Ibérica y de Polinesia, y por tanto no pueden ser asignadas, con ninguna confianza, como prehistóricas. Refiere que no hubo muestras incluidas de Hawái, Nueva Zelanda, Mangaia o de Polinesia oriental. La opinión de Green (2005) fue apoyada por Clarke (2009) y Roullier *et al*. (2013c). Más recientemente, Clarke (2009), apoyándose en evidencia lingüística, morfológica y marcadores AFLP, analizó alrededor de 300 variedades de Oceanía, incluyendo variedades de Polinesias. Sin embargo, en este estudio no se utilizó una muestra representativa de los grupos de genes de América Tropical, y, por tanto, no pudo rastrear con firmeza el origen de los linajes existentes en el Pacífico (Roullier *et al*., 2013c).

La clásica Hipótesis Tripartita y específicamente la *línea kumara* quedó en duda por varios años debido principalmente a los estudios realizados por los investigadores del CIP: Rossel *et al.* (2000) y Zhang *et al*. (2004). Hasta que, en el 2013 una investigadora francesa del CIRAD, Caroline Roullier logró demostrar que esta hipótesis es real. Roullier *et al*. (2013c) utilizó conjuntos complementarios de marcadores (cloroplastos y microsatélites nucleares), muestras modernas y de herbarios, indicó que el grupo genético del norte (América Tropical) puede haber sido el principal contribuyente a la diversidad genética nuclear de los boniatos existentes del Pacífico occidental, que parecen derivarse principalmente de la *línea camote* y *batata*, esto confirmó los resultados anteriores (Rossel *et al.,* 2000; Zhang *et al*., 2004). Sin embargo, la frecuencia del linaje del cloroplasto del grupo genético del sur fue generalmente mayor (33 %) que la observada en el grupo del norte (14,4 %). Esto sugiere que los clones sudamericanos también pudieron haber sido introducidos directamente en todo el Pacífico occidental. Estos resultados proporcionan un fuerte apoyo genético a la hipótesis tripartita, sobre todo a la *línea kumara* (Roullier *et al*., 2013c). Denham (2013)

definió que la investigación de Roullier *et al.* (2013c) tiene una importancia mucho más allá del boniato, así como potencialmente más allá del Pacífico.

CONCLUSIONES

1. El boniato es de origen americano y pudo haber evolucionado por separado en América Central (incluyendo el Caribe) y América del Sur (Venezuela, Colombia, Ecuador y Perú).
2. Aún no está esclarecido si el origen del boniato fue por autopoliploidización o alopoliploidización, ya que hay fuertes evidencias sobre ambas teorías.
3. "*La Hipótesis Tripartita*" y sobre todo la *línea kumara* son reales y su existencia cuenta con un fuerte apoyo genético.

BIBLIOGRAFÍA

ACHEAMPONG, V. 2012. Phenotypic and molecular characterization of released and elite sweet potato varieties in Ghana compared with virus-tested putative ramets (Tesis de maestría). Kwame Nkrumah University of science and technology.

AUSTIN, D.F. 1977. Hybrid polyploids in *Ipomoea* section batatas (Convolvulaceae). *J. Hered*. 68: 259-260.

AUSTIN, D.F. 1978. The *Ipomoea batatas* complex–I. Taxonomy. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 105(2): 114-129 pp.

AUSTIN, D.F. 1979. An Infrageric classification for *Ipomoea* (*Convolculaceae*). *Taxon*. 28(4): 359-361.

AUSTIN, D.F. 1988. The taxonomy, evolution and genetic diversity of sweet potatoes and related wild species. In: Gregory, P. (ed.). Exploration maintenance, and utilization of sweet potato genetic resources. International Potato Center, Lima, Peru. p. 27-60.

BRADSHAW, J.E. 2010. Root and tuber crops. Handbook of Plant Breeding. Springer New York Dordrecht Heidelberg London. 295 pp.

BARRAU, J. 1957. L'énigme de la patate douce en Océanie. Etudes d'Outre-Mer 40(3/4): 83–87.

BRONSON, B. 1966. Roots and subsistence of the ancient Maya. *Southwestern Journal of Anthropology*, 22(3): 251 -279.

BUTELER, M., JARRET, R. and LA BONTE, D. 1999. Sequence characterization of microsatellites in diploid and polyploid *Ipomoea*s. *Theor. Appl. Genet*. 99: 123–132.

CIP (Centro Internacional de la Papa). 2013. Facts and figures about sweet potato. Disponible en: http://cipotato.org/sweetpotato/facts-2/. Consultado: 16 de mayo de 2017.

CLARKE, A. 2009. Origins and dispersal of the sweet potato and bottle gourd in Oceania: Implications for prehistoric human mobility. PhD thesis (Massey Univ, Palmerston North, New Zealand). 254 pp.

DENHAM, T. 2013. Ancient and historic dispersals of sweet potato in Oceania. *PNAS*, 110(6): 1982–1983.

ENGEL E. 1970. Exploration of the Chilca Canyon. *Current Anthropol*., 11: 55-58.

GREEN. R.C. 2005. Sweet potato transfers in Polynesian prehistory. *In* Ballard, C., Brown, P., Bourke, R.M., Y Harwood, T. (Eds.), *The Sweet Potato in Oceania*: *A Reappraisal*, Ethnology Monographs 19/Oceania Monograph 56, 43-62 pp.

Ethnology, University of Pittsburgh, Pennsylvania, United States-Oceania Publications, University of Sydney.

GRÜNEBERG, W.J., MA, D., MWANGA, R., CAREY, E., HUAMANI, K., DIAZ, F. *et al*. 2015. Advances in sweet potato breeding from 1992 to 2012. In: Potato and Sweet potato in Africa© CAB International 2015. *Potato and Sweet potato in Africa: Transforming the Value Chains for Food and Nutrition Security* (eds J. Low *et al*.)

HUAMAN, Z. 1999. Sweet potato Germplasm Management (*Ipomoea batatas*), Training manual. International Potato Center (CIP). 218 pp.

HUANG, J.C. and SUN. M. 2000. Genetic diversity and relationships of sweet potato and its wild relatives in *Ipomoea* series *batatas* (*Convolvulaceae*) as revealed by inter-simple sequence repeat (ISSR) and restriction analysis of chloroplast DNA. *Theor Appl Genet*, 100: 1050–1060.

HUMBOLDT, A. 1827. Essai politique sur la Nouvelle Espagne. 2ed, Paris. 2, 470 pp.

JARRET, R.L., GAWEL, N. and WHITTEMORE, A. 1992. Phylogenetic relationships of the sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.]. *J Am Soc Hortic Sci*, 117: 633–637.

JARRET, R.L. and AUSTIN, D.F. 1994. Genetic diversity and systematic relationships in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and related species as revealed by RAPD analysis. *Genet Resources Crop Evol*, 41: 165-173.

JIA, R. 2013. Weather shocks, sweet potatoes and peasant revolts in historical china. *The Economic Journal*, 124(575): 92-118.

JONES, A. 1965. Cytological observations and fertility measurements of sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam]. Proceedings of the American Society of *Horticultural Science*, 86: 527-537.

JONES, A. 1966. Morphological variability in early generations of randomly intermating population of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L) Lam). University Agriculture *Experimental Station Technical Bulletin*, 56: 31.

JONES, A. 1967. Should Nishiyama's K 123 (*Ipomoea trifida*) Be Designated *I. batatas*?. *Economic Botany*, 21(2): 163-166.

KOBAYASHI, M., KOMAI, K., and MURATA, H. 1980. A wild species of section *Batatas* genus *Ipomoea* collected in Venezuela. (in Japanese). *Japan Journal Breeding* 30(2): 114-115.

KOBAYASHI, M. 1984. The *Ipomoea trifida* complex closely related to sweet potato. In: Shideler, S.F. and Rincon, H. (eds) *Proceedings of the Sixth Symposium of the International Society of Tropical Root Crops*. International Potato Center (CIP), Lima, 561-568.

LEÓN, J. 1976. Origin, evolution, and early dispersal of root and tuber crops. Proceedings of the Forth symposium of the international society for tropical root crops. CIAT, Cali, Colombia. 20 p.

LINNAEUS, C. 1737. *Convolvulus batatas*. Hortus Cliffortianus. Amstelaedami. 427 pp.

MAGOON, M., KRISHNAN, R. and VIJAYA, K. 1970. Cytological evidence on the origin of sweet potato. *Theor. Appl. Genet*., 40: 60-366.

MARTIN, F. W. AND A. JONES. 1972. The species of *Ipomoea* closely related to the sweet potato. *Econ. Bot*. 20: 201-215.

MARTIN, F., Jones, A. and Ruth M. 1974. A wild *Ipomoea* species closely related to the sweet potato. *Econ. Bot*. 28: 287-292.

MONTALDO, A. 1991. Cultivo de raíces y tubérculos tropicales. 2da Ed. IICA. 408 pp.

MONTENEGRO, Á., AVIS, C. and WEAVER, A. 2008. Modeling the prehistoric arrival of the sweet potato in Polynesia. *Journal of Archaeological Science* 35, 355–367.

MURAMATSU, M. and SHIOTANI, I. 1974. Closely related wild *Ipomoea* species of the sweet potato in Mexico and Guatemala. In. M. Tanaka. (ed). A preliminary report of the Kyoto University Scientific Expedition to the Latin America, 1972-1974. 1: 9-30.

MURAMATSU, M. 1980. Main taxonomical characters in the close relatives of sweet potato, *Ipomoea batatas*, and their hybrid lines. (in Japanese). *Japan Journal Breeding*, 30(2): 221-222.

NISHIYAMA, I. 1959. Collecting the sweet potato and its allied species in U.S.A. and Mexico. *Jap. J. Breeding*, 9: 73-78.

NISHIYAMA, I. 1961. The origin of the sweet potato. In Tenth Pacific Sci. Congr., Univ. Hawaii, Honolulu. 119-128.

NISHIYAMA, I. 1971. Evolution and domestication of the sweet potato. *Bot. Maj. Tokyo*, 84: 377-387.

NISHIYAMA, I., FUJISE, K., TERAMURA, T., MIYAZAKI, T. 1961a. Studies of sweet potato and its relative species. I. Comparative investigations on the chromosome numbers and the main plant characters of *Ipomoea* species in section *Batatas*. *Jap. Jour. Breed*., 11(1): 37-43.

NISHIYAMA, I., FUJISE, K., TERAMURA, T., MIYAZAKI, T. 1961b. Studies of sweet potato and its relative species. II. Physiological and ecological characters of K 123 (*Ipomoea trifida* (H.B.K.) G. Don). *Jap. Jour. Breed*., 11(4): 9-16.

NISHIYAMA, I., MIYAZAKI, T., SAKAMOTO, S. 1975. Evolutionary autoploidy in the sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) and its Progenitors. *Euphytica*, 24, 197-208.

NISHIYAMA. I. 1982. Autohexaploid evolution of the sweet potato. In Sweet Potato, Proceedings of the First International Symposium. Ed. Villareal, R. y Griggs, T. 481 pp.

O'BRIEN P.J. 1972. The sweet potato: its origin and dispersal. Am. Anthropologist 74: 343-365.

PERRY, L. 2002. Starch granule size and the domestication of manioc (*Manihot esculenta*) and Sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Economic* Botany, 56: 345-349.

RAJENDRAN, P. 1990. Breeding methods in sweet potato. Second international training curse on sweet potato production, India. p. 4-13.

ROSSEL, G., ALAGON, R., TAY, D., SIMON, R., GRUENEBERG, W. and SCHAFLEITNE, R. 2014. Development of a globally representative SSR marker kit for sweet potato (*Ipomoea batatas*). Plant and Animal Genome XXll Conference. P738, San Diego, CA. Disponible en: https://pag.confex.com/pag/xxii/webprogram/Paper11250.html.

ROSSEL, G.; KRIEGNER, A.; ZHANG, D.P. 2000. From Latin America to Oceania: the historic dispersal of sweet potato re-examined using AFLP. CIP Program, Report 1999-2000, 315-321 pp.

ROULLIER, C., ROSSEL, G., TAY, D., MCKEY, D. and LEBOT, V. 2011. Combining chloroplast and nuclear microsatellites to investigate origin and dispersal of New World sweet potato landraces. *Molecular Ecology*, 20: 3963-3977.

ROULLIER, C.A., DUPUTIÉ, A., WENNEKES, P., BENOIT, L., BRINGAS, V.M.F., ROSSEL, G., TAY, D., MCKEY, D. and LEBOT, V. 2013a. Disentangling the origins of cultivated sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *PLoS One*, 8(5): e62707.

ROULLIER, C., KAMBOUO, R., PAOFA, J., MCKEY, D. and LEBOT, V. 2013b. On the origin of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) genetic diversity in New Guinea, a secondary center of diversity. *Heredity.* 110: 594–604.

ROULLIER, C., BENOIT, L., MCKEY, D. and LEBOT, V. 2013c. Historical collections reveal patterns of diffusion of sweet potato in Oceania obscured by modern plant movements and recombination. *PNAS*, 110(6): 2205–2210.

SHIOTANI, I. 1987. Genomic structure and the gene flow in sweet potato and related species. Rep. 1st Swett Potato Planting Conf., CIP, Lima, Peru. 61-73.

SHIOTANI, I. and KAWASE, T. 1980. Origin and differentiation of the sweet potato - Genome structure and domestication (in Japanese). *Japan Journal Breeding*, 30(2): 306-309.

SHIOTANI, I. and KAWASE, T. 1987. Synthetic hexaploids derived from Wild Species Related to Sweet Potato. *Japan J. Breed*., 37: 367-376.

SHIOTANI, I. and KAWASE, T. 1989. Genomic Structure of the Sweet Potato and Hexaploids in *Ipomoea trifida* (H.B.K.) Don. *Japan. J. Breed*., 39: 57-66.

SHIOTANI, I., YOSHIDA, S. and KAWASE, T. 1990. Numerical Taxonomic Analysis and Crossability of Diploid *Ipomoea* Species Related to the Sweet Potato. *Japan. J. Breed.*, 40: 159-174.

SRISUWAN, S., SIHACHAKR, D. and SILJAK-YAKOVLEV, S. 2006. The origin and evolution of sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.) and its wild relatives through the cytogenetic approaches. *Plant Science*, 171: 424-433.

TEMPLAR, S., BERENYI, M., ZHANG, D., HERMANN, M., SCHMIDT, J., GLO, J. and BURG, K. 2003. Genetic diversity in sweet potato [*Ipomoea batatas* (L.) Lam.] in relationship to geographic sources as assessed with RAPD markers. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 50: 429–437.

TERAMURA, T. 1979. Phylogenetic study of *Ipomoea* species in the section *Batatas* Men. Coll. Agric., Kyoto Univ. 114: 29-48.

TING, C.Y. and KEHR, E.A. 1953. Meiotic studies in the sweet potato (*Ipomoea batatas* Lam.), *J. Hered.*, 34: 207-211.

VAVILOV, N. I. 1928. Geographical centers of our cultivated plants. 5th International Congress of Genetics. Proc. 342-369 pp.

YANG, J., MOEINZADEH, M., KUHL, H., HELMUTH, J., XIAO, P., LIU, G., ZHENG, J., SUN, Z., FAN, W., DENG, G., WANG, H., HU, F., FERNIE, A., TIMMERMANN, B., ZHANG, P. and VINGRON, M. 2016. The haplotype-resolved genome sequence of hexaploid *Ipomoea batatas* reveals its evolutionary history. 1-30. Disponible en: https://www.biorxiv.org/content/early/2016/07/18/064428. Consultado: 7 de febrero de 2017.

YEN, D.E. 1974. The sweet potato in Oceania. *Bishop Museum Bulletin, Honolulu* 236: 1-389.

YEN, D.E. 1982. Sweet potato in historical perspective. In: Villareal RL, Griggs TD (eds.) Sweet potato. Proceedings of the First International Symposium. AVRDC Publication No. 82-172, Taiwan, pp. 17-30.

ZHANG, D., ROSSEL, J.G., KRIEGNER, A. AND HIJMANS, R. 2004. AFLP assessment of diversity in sweet potato from Latin America and the Pacific region: its implications on the dispersal of the crop. *Genetic Resoures and Crop Evolution* 51: 115-120.

ZHANG, D.P., CARBAJULCA, D., OJEDA, L., ROSSEL, G., MILLA, S., HERRERA, C. and GHISLAIN, M. 2001. Microsatellite analysis of genetic diversity in sweet potato

varieties from Latin America. *In*: Program Report 1999–2000, International Potato Center, Lima, 295-301 pp.

ZHANG, D.P., J. CERVANTES, Z. HUAMÁN, E. CAREY, M. GHISLAIN. 2000. Assessing genetic diversity of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars from tropical America using AFLP. Genetic Resources and Crop Evolution 47: 659-665.