



CAPÍTULO 7.

Fisiología de las raíces tuberosas de batata

► JAZMÍN VANESSA PÉREZ-PAZOS, ELVIA AMPARO ROSERO ALPALA
Y ROCÍO MARGARITA GÁMEZ CARRILLO

Las raíces tuberosas de batata (*Ipomoea batatas* [L.] Lam.), también denominadas raíces de almacenamiento o reservantes, son importantes para la alimentación de millones de personas a nivel mundial. Esta estructura es una raíz verdadera (botánica), modificada como órgano de almacenamiento, que carece de nudos y tejido meristemático preformado asociado; no obstante, puede iniciar una actividad meristemática adventicia y producir brotes y raíces (Firon et al., 2009). Las raíces tuberosas están constituidas principalmente por carbohidratos como el almidón y enriquecidas en fibras dietéticas, minerales, antioxidantes, carotenoides y polifenoles (Agnes et al., 2017; Lee et al., 2021), por lo cual son una alternativa promisoriosa para la seguridad alimentaria, debido a que se usan como alimento básico en países tropicales y subtropicales. En el sector industrial también se destaca debido a que, en comparación con la yuca y el maíz, este cultivo es capaz de generar una mayor cantidad de carbohidratos (80%), distribuidos en almidones (50%) y sacarosa (30%) (Ziska et al., 2009).

La formación de raíces tuberosas en batata está determinada por varios aspectos, como las condiciones del sustrato (tipo, composición y preparación del suelo) y los factores bióticos (microorganismos, plagas y malezas) y abióticos (disponibilidad de agua y condiciones ambientales), que están involucrados en el desarrollo de las plantas; sin embargo, las características genéticas determinarán su capacidad de generar una respuesta fisiológica que promueva o no la formación de raíces tuberosas cuando las condiciones de crecimiento son modificadas (Firon et al., 2009). En este contexto, la búsqueda y mejora genética de materiales de batata es

importante para desarrollar cultivares mejorados, que sean capaces de adaptarse a diferentes condiciones de crecimiento, considerando la dinámica actual de los cultivos y del medioambiente (Elameen et al., 2010).

Características morfológicas y anatómicas de las raíces de batata

Las plantas de batata se desarrollan a partir de la sección de tallo subterráneo del esqueje usado como material de siembra. A partir de este tejido, se desarrollan raíces adventicias (Kays, 1985; Togari, 1950), las cuales forman raíces fibrosas (<5 mm de diámetro) o, en algunos casos, raíces tipo lápiz (5-15 mm de diámetro), y si las condiciones ambientales son adecuadas, se forman las raíces tuberosas (figura 7.1). A nivel histológico, las raíces de la batata se forman a partir de meristemas apicales agrandados y un cilindro vascular con estelas (patrón de haces vasculares) tetrarco, pentarco, hexarco o heptarco, de acuerdo con el número de cordones o polos de que disponga, sin elementos de metaxilema central.

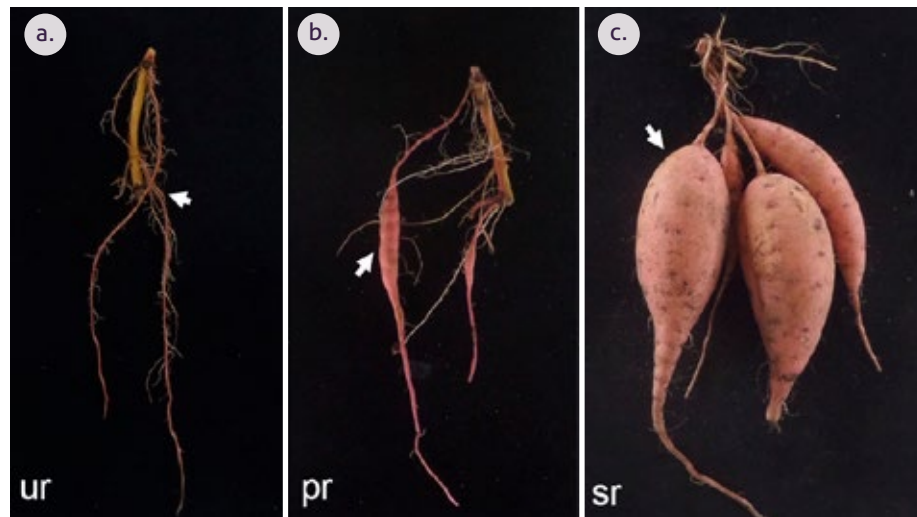


Figura 7.1.

Sistema de raíces en batata. a. (ur) Raíces adventicias no engrosadas; b. (pr) Raíces tipo lápiz; c. (sr) raíces tuberosas.

Fotos: Jazmín Vanessa Pérez-Pazos

Un cilindro vascular tetrarco (cuatro polos) solo formará raíces adventicias delgadas con un núcleo central de elementos metaxilema sin médula y un pequeño meristema apical (Belehu et al., 2004; Togari, 1950). La lignificación de las células presentes en el protoxilema y el metaxilema de raíces adventicias pentarcas o hexarcas inhibe el desarrollo de raíces tuberosas (Belehu et al., 2004; Togari, 1950; Wilson & Lowe, 1973), lo cual ha sido corroborado por Li et al. (2019), quienes encontraron genes asociados a la biosíntesis de lignina con expresión baja en raíces tuberosas.

El número de raíces adventicias emergentes está determinado por el número de primordios de raíces preformados (Belehu et al., 2004). Anatómicamente, estas raíces adventicias desarrollan primero el cámbium primario, suprimiendo la lignificación a partir del desarrollo del cámbium vascular en la zona parenquimatosa, entre el protofloema y el protoxilema. Luego se desarrollan cámbiums anómalos alrededor de la célula central y elementos primarios del xilema (cámbium primario), y cámbiums secundarios se forman alrededor de elementos secundarios del xilema derivados del cámbium vascular (Eguchi & Yoshida, 2008; Firon et al., 2009). La división celular y la expansión en estas regiones cambiantes conducen a un rápido engrosamiento de las raíces (Wilson & Lowe, 1973).

Las raíces tuberosas se forman a partir de raíces gruesas (Belehu et al., 2004; Firon et al., 2009; Kays, 1985), de configuración pentarca, hexarca o heptarca, donde las células presentes en el protoxilema y el metaxilema central no lignifican, o lignifican solo una pequeña porción (Belehu et al., 2004). El desarrollo de raíces tuberosas depende del aumento del número y tamaño de las células en la estela y del desarrollo de los gránulos de almidón en las células (Hahn & Hozyo, 1984), los cuales varían de tamaño dependiendo de si se ubican cerca del cámbium anómalo o en la capa externa (Chang et al., 2000; Firon et al., 2009). La acumulación de almidón se desencadena en las células cercanas al cámbium anómalo y posteriormente se diferencia en células de biosíntesis de almidón activo; por tanto, las células de cámbium anómalas alrededor de los vasos del xilema en raíces de batata pueden desempeñar un papel importante en el metabolismo del almidón y en el desarrollo adicional de raíces tuberosas.

Formación de raíces tuberosas en el género *Ipomoea* spp.

La formación de raíces inicia mediante el desarrollo de pequeñas protuberancias blancas en la base foliar del esqueje, independientemente de la edad del tejido. Dichas protuberancias sobresalen a través de la corteza y la epidermis del tallo, y se conectan al tejido vascular, originadas a partir del procámbium cercano al ápice del tallo o a ambos lados de la inserción de la hoja; estas provienen de primordios de raíz preformados, que permanecen latentes hasta que las condiciones de crecimiento sean adecuadas, pero estos pueden ser abortados si las condiciones no son favorables. Se puede inducir también el desarrollo de raíces adventicias mediante heridas causadas en diferentes tejidos de la planta, a partir de tejido calloso o directamente del cilindro vascular (Belehu et al., 2004). Por tanto, la formación de raíces adventicias requiere la rediferenciación de células predeterminadas, las cuales activan su vía morfogénica actuando como células madre que desarrollarán tejido meristemático y luego el primordio radical; posteriormente, se requieren altas concentraciones de auxinas para la fase de inducción de enraizamiento (De Klerk et al., 1999; Deng et al., 2012).

La formación de tejido de almacenamiento, que desencadena el crecimiento diametral de las raíces tuberosas, se produce por actividad del cámbium vascular, así como también se producen segmentos del cámbium primarios y secundarios anómalos (Belehu et al., 2004; Wilson, 1982). La actividad de todos los tipos de cámbium resulta en la formación de células del parénquima que almacenan almidón, pero la contribución de cada cámbium depende del genotipo (Belehu et al., 2004). Un genotipo de alto rendimiento tendría una mayor actividad del cámbium anómalo (Wilson & Lowe, 1973).

Algunas moléculas como el peróxido de hidrógeno (H_2O_2), a bajas concentraciones, median en el proceso de formación de raíces adventicias, así como en el gravitropismo radical y el desarrollo de raíces laterales (Dunand et al., 2007; Su et al., 2006), mediante la estimulación del alargamiento celular, lo que se traduce en alargamiento de raíces (Deng et al., 2012). Se ha reportado también la influencia por efecto de reguladores

de crecimiento endógenos, ya sea de forma inductora, como la bencilaminopurina (BAP), el cloruro de cloroetiltrimetilamonio (ccc), el ácido indol-3-acético (IAA), el ribósido de zeatina (ZR) y el ácido abscísico (ABA) (McDavid & Alamu, 1980; Nakatani et al., 2002), o causando retraso en el proceso, como el ácido giberélico (GA3), el ácido jasmónico y el ácido ascórbico (Deng et al., 2012; Kim et al., 2002; Nakatani et al., 2002). Son requeridas altas concentraciones de sacarosa endógena dado que, en presencia de esta, se genera translocación de la citocinina ZR (Eguchi & Yoshida, 2008), la cual es una de las hormonas que desempeñan un papel importante, ya que, al incrementarse alrededor del cámbium primario, desencadena la formación de raíces tuberosas (Eguchi & Yoshida, 2008; Firon et al., 2009; McDavid & Alamu, 1980; Nakatani, 1994); esto se da, posiblemente, porque influye en la división y el posterior alargamiento celular durante el desarrollo temprano de la raíz (Matsuo et al., 1988). El ABA se asocia con la actividad del cámbium secundario, después de la formación del cámbium primario (Nakatani et al., 2002).

Factores que influyen en la formación de raíces tuberosas de la batata

La batata es un cultivo principalmente de zonas tropicales, donde es posible su producción durante todo el año, y se adapta también a zonas templadas, donde solo se produce un ciclo anual. En países desarrollados, se cultiva comercialmente como una hortaliza de alto valor bajo sistemas de producción de manejo intensivo, pero la producción de raíces varía de planta a planta; algunas plantas tienen pocas o ninguna raíz de almacenamiento, mientras que otras tienen cuatro o más raíces comerciales (Firon et al., 2009).

La batata crece mejor en ambientes cálidos, con temperaturas medias entre 21 °C y 26 °C, y precipitaciones bien distribuidas entre 750 y 1.500 mm; posee cierta tolerancia a la sequía; no soporta encharcamientos prolongados, y es altamente dependiente de luz directa, por cuanto el exceso de lluvia y la baja luminosidad reducen el rendimiento de raíces tuberosas (Nedunchezhiyan et al., 2007; Nedunchezhiyan & Byju, 2005; Nedunchezhiyan & Ray, 2010).

La amplia variabilidad en el rendimiento de raíces tuberosas entre cultivares de batata, y aun en plantas individuales del mismo cultivar, se atribuye a aspectos genéticos, al material de propagación y a factores ambientales y del suelo (Firon et al., 2009; Lowe & Wilson, 1974; Togari, 1950), como sus características físicas y de fertilidad, además de la temperatura del aire y el suelo (Ravi & Indira, 1999; Eguchi et al., 1994), la hipoxia, las condiciones de oscuridad y las condiciones de suelos secos y compactos (Belehu et al., 2004; Chu & Kays, 1981; Eguchi & Yoshida, 2008; Sajjapongse & Roan, 1982). Igualmente, las temperaturas nocturnas podrían influenciar la traslocación de azúcares del tallo a las raíces (Du Plooy, 1989). Por tanto, el manejo agronómico del cultivo, así como las condiciones ambientales imperantes en la región cultivada, pueden afectar la producción de raíces tuberosas en plantas de batata.

Condiciones del suelo

Aunque la batata se adapta a diferentes tipos de suelo, son ideales los suelos franco-arenosos (con un subsuelo arcilloso), francos y franco-arcillosos; suelos “pesados”, muy arcillosos, restringen el desarrollo de la raíz reservante debido a problemas de compactación, y suelos muy arenosos inducen la formación de raíces tipo lápiz. El pH del suelo ideal es de 5,5 a 6,5: pH muy altos posibilitan la aparición de algunas enfermedades, y pH bajos generan toxicidad por aluminio. Adicionalmente, la batata es sensible a las condiciones alcalinas y salinas (Dasgupta et al., 2006; Mukherjee et al., 2006; Nedunchezhiyan & Ray, 2010).

En Colombia, para la primera variedad de batata con pulpa anaranjada, Agrosavia Aurora, se encontró que sustratos arenosos favorecen la tuberización de la batata en todas las etapas de crecimiento; sin embargo, se obtuvieron mejores resultados de tuberización cuando se incorporaron sustratos orgánicos (figura 7.2). La adición de materia orgánica en el sustrato modifica la estructura fisicoquímica al mejorar sus propiedades, como la estabilidad de agregados, la densidad aparente, la capacidad de retención de agua, la compactación, la capacidad de intercambio catiónico y la disponibilidad de nutrientes (Murphy, 2015), condiciones que favorecen el inicio de la tuberización y el llenado de las raíces tuberosas.

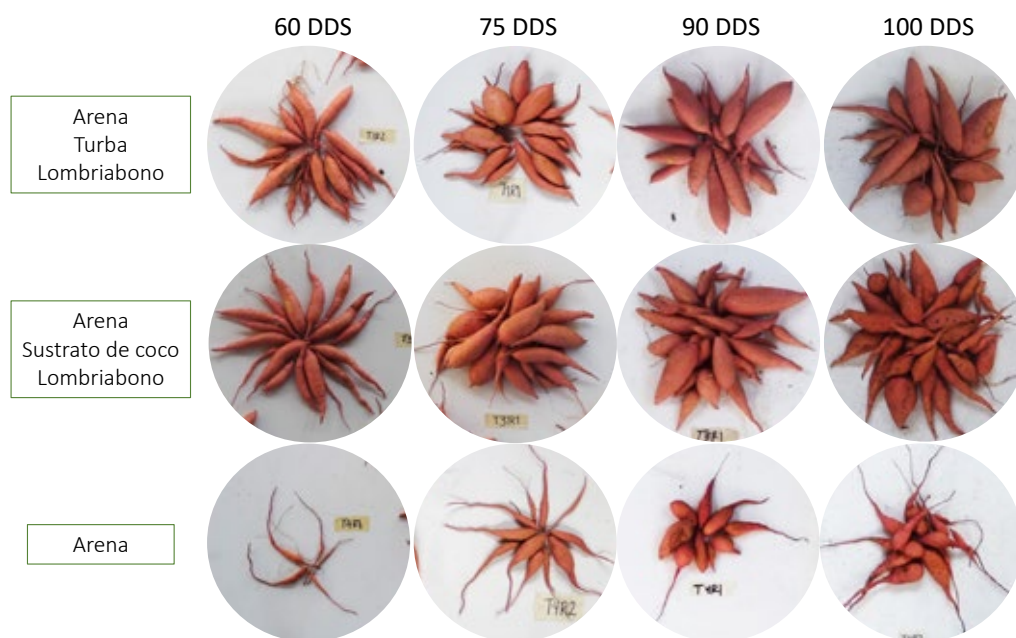


Figura 7.2.

Efecto de la incorporación de sustratos orgánicos en la tuberización de batata de la variedad Agrosavia Aurora. DDS: días después de la siembra.

Fotos: Jazmín Vanessa Pérez-Pazos

Condiciones hídricas

La batata requiere 600-700 mm de agua de riego bien distribuida, aunque no se considera exigente en agua, dado que se adapta bien a ambientes estresantes, así como a diferentes niveles de fertilidad, y tolera medianamente la salinidad (Ekanayake & Collins, 2004; Torres & Collantes, 2015; Van Heerden & Laurie, 2008). La disponibilidad de agua es fundamental en el momento del trasplante de esquejes y el llenado de raíces tuberosas, mientras que el exceso de agua en época de tuberización es crítico debido a que puede causar pudrición, por lo que debe suspenderse el riego al alcanzar la madurez fisiológica (Torres & Collantes, 2015).

Se reportan reducciones del 80% al 90% en el rendimiento por estrés hídrico al inicio del proceso de formación de las raíces tuberosas, es decir, durante el primer y segundo mes después de la siembra (fase 2 de crecimiento) (Cusumano & Zamudio, 2013). La materia seca de la raíz reservante, los azúcares totales y los contenidos de proteínas en las raíces

son algunos de los rasgos de calidad afectados por las condiciones de estrés hídrico, por lo cual pueden mejorarse mediante regímenes de riego apropiados. La aplicación de materia orgánica es una estrategia útil para mantener la humedad en el suelo (Ghuman & Lal, 1983); sin embargo, el mismo cultivo, después de que se cubra todo el suelo (> 30 días después de la siembra), puede mantener la humedad durante un tiempo prolongado. Van Heerden y Laurie (2008) evaluaron los efectos de diferentes niveles de humedad sobre dos variedades de batata y concluyeron que la disminución del contenido de humedad causa una reducción en el crecimiento, representado por una menor longitud del tallo y un menor peso seco y fresco de raíces. Por su parte, Ekanayake y Collins (2004) encontraron que la disminución en el contenido de humedad en el suelo causa una disminución de rendimiento de raíces y de contenido de nitrógeno proteico, pero no causa mayores alteraciones en los contenidos de materia seca, azúcares totales, azúcares reductores y almidón en la raíz.

Condiciones nutricionales

Considerando la importancia del potasio, se ha encontrado un efecto favorable de la fertilización inorgánica con este elemento sobre la acumulación de materia seca y, por tanto, en el rendimiento, siendo una dosis óptima entre 150 y 225 kg/ha (Wang et al., 2020); sin embargo, esto dependerá de las condiciones fisicoquímicas del suelo. Este nutrimento es esencial en el crecimiento, el metabolismo y el desarrollo de los cultivos (Wang et al., 2017). Su participación se ha asociado a la activación enzimática para la generación de energía, la síntesis proteica, la traslocación de solutos (Mengel & Kirby, 2001), la neutralización de carga negativa y la osmorregulación (Römheld & Kirkby, 2010), además de que ejerce influencia en los mecanismos fisiológicos de respuesta para el intercambio gaseoso, como la asimilación de CO₂ (Nicholaides III et al., 1985; Zhao et al., 2001). Se ha reportado que, para producir 1.000 kg de materia seca de batata, se requieren aproximadamente 10 kg de potasio (George et al., 2002).

Por otro lado, se han encontrado respuestas diferenciales entre genotipos sometidos a diversos niveles de fertilización con este elemento, lo que indica que pueden existir individuos con mayor capacidad de aprovechamiento de potasio, como se ha evidenciado en los genotipos Xu28

y Wan5 respecto a Ji22, que fue menos eficiente (Wang et al., 2015). Esta condición se puede considerar de interés para la selección de genotipos, dentro de un programa de mejoramiento, para la búsqueda de individuos con la capacidad de usar eficientemente este elemento.

La capacidad de los genotipos para el uso eficiente del potasio se relaciona directamente con su capacidad para producir biomasa radicular, ya que así se incrementan los rendimientos de las raíces tuberosas (Rengel & Damon, 2008); además, se han realizado caracterizaciones en donde se han identificado genotipos de batata promisorios con capacidad de alto uso eficiente de potasio (Wang et al., 2017). Por otra parte, se han buscado alternativas que permitan evitar los efectos negativos de la deficiencia de potasio sobre la batata, generen menor huella ambiental y requieran menor costo de inversión; la biofertilización es una estrategia de gran importancia, ya que promueve la utilización de bacterias solubilizadoras de potasio, tal como *Bacillus circulans*, con resultados de gran interés para la reducción de costos de producción influenciados por la aplicación de fuentes nutricionales a base de potasio (Shams & Fekry, 2014). Los niveles de potasio pueden influir en una mayor absorción de otros nutrientes de gran importancia, como el nitrógeno, así como en la acumulación de materia seca (Wang et al., 2020).

Adicionalmente al potasio, el nitrógeno es un elemento de gran importancia en las plantas, debido a su intervención en el crecimiento y desarrollo de los cultivos, siendo asimilado como NH_4^+ o NO_3^- (Pushpalatha et al., 2018). El nitrógeno influye en múltiples procesos, como la síntesis de aminoácidos, la producción celular y la fotosíntesis (Ankumah et al., 2003; Guertal & Kemble, 1997); la deficiencia de este elemento puede repercutir negativamente sobre el rendimiento, debido a su importante influencia sobre el área foliar, la acumulación de materia seca y la formación de estructuras de almacenamiento (Shen et al., 2012). Se ha encontrado un incremento en cuanto a rendimiento realizando aplicaciones de nitrógeno (Ankumah et al., 2003); sin embargo, su exceso puede reducir el rendimiento al incrementar la formación de ápices y hojas, estimular la formación de raíces fibrosas y afectar la translocación de fotoasimilados a las raíces tuberosas (Lebot, 2009; Phillips et al., 2005). Otra alternativa con menor impacto ambiental respecto a la fertilización inorgánica ha sido la utilización de bacterias solubilizadoras de este elemento;

para batata se han evaluado e identificado PGPR (*plant growth-promoting rizobacteria*) como una alternativa de gran interés para la fijación de nitrógeno, obteniéndose un mayor rendimiento de raíces tuberosas en tratamientos inoculados (Marques et al., 2019; Yasmin et al., 2007). En condiciones del Caribe colombiano, se encontró que con la inoculación de *Azotobacter chroococcum* se puede reducir hasta un 25 % la fertilización nitrogenada, aunque también existe una respuesta de interés con *Azospirillum lipoferum* (Sánchez-López et al., 2019). También se han encontrado resultados promisorios con el uso de abonos verdes, mediante la incorporación de leguminosas, llegando a reducir los requerimientos de nitrógeno hasta un 35,7 % en batata (Fernandes et al., 2018).

Otro de los elementos que también tiene participación en el crecimiento y desarrollo de la planta de batata, pero en menor proporción, es el fósforo; este elemento hace parte de los ácidos nucleicos, lípidos de las membranas e intermediarios fosforilados del metabolismo energético, y participa en la formación de enlaces, la división celular y la formación radicular (Shen et al., 2011; Van Wazer, 1961). El fósforo presenta una baja disponibilidad debido a la reducida capacidad de difusión y la alta fijación a los suelos; su absorción por medio de las raíces se da en las formas $H_2PO_4^-$ o HPO_4^{2-} , aunque, cuando se presenta deficiencia de este elemento, las plantas pueden mostrar respuestas adaptativas para facilitar la asimilación de las reservas de fósforo, reciclando y reduciendo el uso e incluso translocándolo desde tejidos maduros a jóvenes (Shen et al., 2011). Además, la batata se caracteriza por ser eficiente en la absorción de fósforo (Da Costa Cruz et al., 2016). Se han encontrado resultados favorables utilizando dosis intermedias de este elemento (El Sayed et al., 2011): en una evaluación con 0, 30 y 60 kg/ha de una fuente de fósforo, se encontró que la mejor respuesta fue con 30 kg/ha (Akinrinde, 2006); de igual manera, una dosis intermedia, de 104 kg de P_2O_5 /ha, resultó ser la cantidad óptima para la producción a nivel comercial (Da Costa Cruz et al., 2016); sin embargo, estas dosis se ven influenciadas por las condiciones de evaluación.

En cuanto a otras alternativas de fertilización para incrementar la disponibilidad y mejorar la asimilación del fósforo, se destaca el uso de micorrizas (Shen et al., 2011); en evaluaciones de inoculación, se ha reportado no solo un aumento en el rendimiento, sino también un incremento en la

cantidad de B-carotenos en batata (Tong et al., 2013), por lo que su uso podría representar un componente muy importante en la biofortificación, como estrategia para el mejoramiento de la seguridad alimentaria. Por otro lado, bacterias solubilizadoras de fósforo y otros nutrientes, aisladas de batata, tal como *Bacillus cereus* y *Achromobacter xylosoxidans*, pueden considerarse como biofertilizantes promisorios (Dawwam et al., 2013). En condiciones del Caribe colombiano, se han identificado PGPR promisorias, aisladas de batata, como *Azotobacter vinelandii*, *A. chroococcum*, *Azospirillum lipoferum*, *Azospirillum brasilense* y *Pseudomonas denitrificans*, que pueden tener un efecto favorable sobre algunos parámetros de crecimiento en este cultivo, al favorecer la solubilización del fósforo (Pérez-Pazos y Sánchez-López, 2017).

Referencias

- Agnes, A. C., Felix, E. C., & Ugochukwu, N. T. (2017). Morphology, rheology and functional properties of starch from cassava, sweet potato and cocoyam. *Asian Journal of Biology*, 3(3), 1-13. <https://doi.org/10.9734/AJOB/2017/34587>
- Akinrinde, E. A. (2006). Phosphorus fertilization effect on dry matter production and biomass partitioning in sweet potato (*Ipomoea batatas*) grown on an acidic loamy-sand Alfisol. *Journal of Food Agriculture and Environment*, 4(3/4), 99-104.
- Ankumah, R. O., Khan, V., Mwamba, K., & Kpombrekou-A, K. (2003). The influence of source and timing of nitrogen fertilizers on yield and nitrogen use efficiency of four sweet potato cultivars. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 100(2-3), 201-207. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00196-8](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00196-8)
- Belehu, T., Hammes, P. S., & Robbertse, P. J. (2004). The origin and structure of adventitious roots in sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Australian Journal of Botany*, 52(4), 551-558. <https://doi.org/10.1071/BT03152>
- Chang, S.-C., Lin, P.-C., Chen, H.-M., Wu, J.-S., & Juang, R.-H. (2000). The isolation and characterization of chaperonin 60 from sweet potato roots — Involvement of the chaperonins in starch. *Botanical Bulletin of Academia Sinica*, 41, 105-111. <https://ejournal.sinica.edu.tw/bbas/content/2000/2/bot12-04.html>
- Chu, L. K., & Kays, S. J. (1981). Effect of soil oxygen concentration on sweet potato storage root induction and/or development. *HortScience*, 16(1), 71-73. <https://www.doi.org/10.21273/HORTSCI.16.1.71>
- Cusumano, C. O., & Zamudio, N. (2013). *Manual técnico para el cultivo de batata (camote o boniato) en la provincia de Tucumán, Argentina*. INTA.

- Da Costa Cruz, S. M., Cecílio Filho, A. B., Sousa Nascimento, A., & Forlan Vargas, P. (2016). Mineral nutrition and yield of sweet potato according to phosphorus doses. *Comunicata Scientiae*, 7(2), 183-191. <https://doi.org/10.14295/cs.v7i2.958>
- Dasgupta, M., Kole, P. C., Sahoo, M. R., & Mukherjee, A. (2006). Screening of sweet potato genotypes for salinity stress. En *14th Triennial Symposium of the Society for Tropical Root Crops* (pp. 166-167).
- Dawwam, G. E., Elbeltagy, A., Emara, H. M., Abbas, I. H., & Hassan, M. M. (2013). Beneficial effect of plant growth promoting bacteria isolated from the roots of potato plant. *Annals of Agricultural Sciences*, 58(2), 195-201. <https://doi.org/10.1016/j.aas.2013.07.007>
- De Klerk, G.-J., Van der Krieken, W., & De Jong, J. C. (1999). Review the formation of adventitious roots: New concepts, new possibilities. En D. D. Songstad, & S. Debnath (Eds.), *In vitro cellular & developmental biology - Plant in vitro* (vol. 35, pp. 189-199). Springer.
- Deng, X.-P., Cheng, Y.-J., Wu, X.-B., Kwak, S.-S., Chen, W., & Eneji, A. E. (2012). Exogenous hydrogen peroxide positively influences root growth and exogenous hydrogen peroxide positively influences root growth and metabolism in leaves of sweet potato seedlings. *Australian Journal of Crop Science*, 6(11), 1.572-1.578. <https://www.bashanfoundation.org/contributions/Kwak-S/kwakperoxide.pdf>
- Du Plooy, C. P. (1989). *Stoorwortelmorfogenese by die patat Ipomoea batatas (L.) Lam* [tesis de doctorado, University of Pretoria].
- Dunand, C., Crèvecoeur, M., & Penel, C. (2007). Distribution of superoxide and hydrogen peroxide in Arabidopsis root and their influence on root development: Possible interaction with peroxidases. *The New Phytologist*, 174(2), 332-341. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2007.01995.x>
- Eguchi, T., Kitano, M., & Eguchi, H. (1994). Effect of root temperature on sink strength of tuberous root in sweet potato plants (*Ipomoea batatas* Lam.). *Biotronics*, 23, 75-80. https://api.lib.kyushu-u.ac.jp/opac_download_md/8197/KJ00004506831.pdf
- Eguchi, T., & Yoshida, S. (2008). Effects of application of sucrose and cytokinin to roots on the formation of tuberous roots in sweetpotato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). *Plant Root*, 2, 7-13. <https://doi.org/10.3117/plantroot.2.7>
- Ekanayake, I. J., & Collins, W. (2004). Effect of irrigation on sweet potato root carbohydrates and nitrogenous compounds. *Food, Agriculture & Environment*, 2(1), 243-248. https://www.researchgate.net/profile/Indira-Ekanayake/publication/266010010_Effect_of_irrigation_on_sweet_potato_root_carbohydrates_and_nitrogenous_compounds/links/565deacb08aeafc2aac8b816/Effect-of-irrigation-on-sweet-potato-root-carbohydrates-and-nitrogenous-compounds.pdf

- El Sayed, H. E. A., Saif El Dean, A., Ezzat, S., & El Morsy, A. H. A. (2011). Responses of productivity and quality of sweet potato to phosphorus fertilizer rates and application methods of the humic acid. *International Research Journal of Agricultural Science and Soil Science*, 1(9), 383-393. <https://www.interestjournals.org/articles/responses-of-productivity-and-quality-of-sweet-potato-to-phosphorus-fertilizer-rates-and-application-methods-of-the-humi.pdf>
- Elameen, A., Larsen, A., Klemsdal, S. S., Fjellheim, S., Sundheim, L., Msolla, S., Masumba, E., & Rognli, O. A. (2010). Phenotypic diversity of plant morphological and root descriptor traits within a sweet potato, *Ipomoea batatas* (L.) Lam., germplasm collection from Tanzania. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 58(3), 397-407. <https://doi.org/10.1007/S10722-010-9585-1>
- Fernandes, A. M., Campos, L. G., Senna, M. S., Da Silva, C. L., & Assunção, N. S. (2018). Yield and nitrogen use efficiency of sweet potato in response to cover crop and nitrogen management. *Agronomy Journal*, 110(5), 2.004-2.015. <https://doi.org/10.2134/agronj2017.12.0721>
- Firon, N., LaBonte, D., Villordon, A., McGregor, C., Kfir, Y., & Pressman, E. (2009). Botany and physiology: Storage root formation and development. En G. Loebenstein, & G. Thottappilly (Eds.), *The sweetpotato*. Springer. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-9475-0_3
- George, M. S., Lu, G., & Zhou, W. (2002). Genotypic variation for potassium uptake and utilization efficiency in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Field Crops Research*, 77(1), 7-15. [https://doi.org/10.1016/S0378-4290\(02\)00043-6](https://doi.org/10.1016/S0378-4290(02)00043-6)
- Ghuman, B. S., & Lal, R. (1983). Mulch and irrigation effects on plant-water relations and performance of cassava and sweet potato. *Field Crops Research*, 7, 13-29.
- Guertal, E. A., & Kemble, J. A. (1997). Nitrogen rate and within-row plant spacing effects on sweet potato yield and grade. *Journal of Plant Nutrition*, 20(2-3), 355-360.
- Hahn, S. K., & Hozyo, Y. (1984). Sweetpotato. En P. R. Goldsworthy, & N. M. Fisher (Eds.), *The physiology of tropical field crops* (pp. 551-567). Wiley.
- Kays, S. J. (1985). The physiology of yield in the sweet potato. En J. C. Bouwkamp (Ed.), *Sweet potato products: A natural resource for the tropics* (pp. 79-132). CRC Press.
- Kim, S. H., Mizuno, K., Sawada, S., & Fujimura, T. (2002). Regulation of tuber formation and ADP-glucose pyrophosphorylase (AGPase) in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) by nitrate. *Plant Growth Regulation*, 37, 207-213. <https://doi.org/10.1023/A:1020844418776>
- Lebot, V. (2009). *Tropical root and tuber crops: Cassava, sweet potato, yams and aroids*. CABI.
- Lee, C.-J., Kim, S.-E., Park, S.-U., Lim, Y.-H., Choi, H.-Y., Kim, W.-G., Ji, C. Y., Kim, H. S., & Kwak, S.-S. (2021). Tuberos roots of transgenic sweetpotato overexpressing

- IbCAD1* have enhanced low-temperature storage phenotypes. *Plant Physiology and Biochemistry*, 166, 549-557. <https://doi.org/10.1016/J.PLAPHY.2021.06.024>
- Li, M., Yang, S., Xu, W., Pu, Z., Feng, J., Wang, Z., Zhang, C., Peng, M., Du, C., Lin, F., Wei, C., Qiao, S., Zou, H., Zhang, L., Li, Y., Yang, H., Liao, A., Song, W., Zhang, Z., ... Tan, W. (2019). The wild sweetpotato (*Ipomoea trifida*) genome provides insights into storage root development. *BMC Plant Biology*, 19, artículo 119. <https://doi.org/10.1186/s12870-019-1708-z>
- Lowe, S. B., & Wilson, L. A. (1974). Comparative analysis of tuber development in six sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam) cultivars: 1. Tuber initiation, tuber growth and partition of assimilate. *Annals of Botany*, 38(2), 307-317. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084814>
- Marques, J. M., Mateus, J. R., Da Silva, T. F., Couto, C. R. de A., Blank, A. F., & Seldin, L. (2019). Nitrogen fixing and phosphate mineralizing bacterial communities in sweet potato rhizosphere show a genotype-dependent distribution. *Diversity*, 11(12). <https://doi.org/10.3390/d11120231>
- Matsuo, T., Mitsuzono, H., Okada, R., & Itoo, S. (1988). Variations in the levels of major free cytokinins and free abscisic acid during tuber development of sweet potato. *Journal of Plant Growth Regulation*, 7, 249-258. <https://doi.org/10.1007/BF02025267>
- McDavid, C. R., & Alamu, S. (1980). Effect of daylength on the growth and development of whole plants and rooted leaves of sweet potato (*Ipomoea batatas*). *Tropical Agriculture*, 57(2), 113-119. <https://journals.sta.uwi.edu/ojs/index.php/ta/article/view/2879>
- Mengel, K., & Kirkby, E. A. (2001). *Principles of plant nutrition* (5th ed.). Kluwer Academic Publishers.
- Mukherjee, A., Naskar, S. K., Edison, S., & Dasgupta, M. (2006). Response of orange flesh sweet potato genotypes to salinity stress. En *14th Triennial Symposium of the Society for Tropical Root Crops* (pp. 151-152).
- Murphy, B. W. (2015). Impact of soil organic matter on soil properties—a review with emphasis on Australian soils. *Soil Research*, 53(6), 605-635. <https://doi.org/10.1071/SR14246>.
- Nakatani, M. (1994). *In vitro* formation of tuberous roots in sweet potato. *Japanese Journal of Crop Science*, 63(1), 158-159. <https://doi.org/10.1626/jcs.63.158>
- Nakatani, M., Tanaka, M., & Yoshinaga, M. (2002). Physiological and anatomical characterization of a late-storage root-forming mutant of sweetpotato. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 127(2), 178-183. <https://doi.org/10.21273/JASHS.127.2.178>

- Nedunchezhiyan, M., & Byju, G. (2005). Effect of planting season on growth and yield of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) varieties. *Journal of Root Crops*, 31(2), 111-114.
- Nedunchezhiyan, M., Byju, G., & Naskar, S. K. (2007). Sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) as an intercrop in a coconut garden: Growth, yield and quality. *Journal of Root Crops*, 33(1), 26-29.
- Nedunchezhiyan, M., & Ray, R. C. (2010). Sweet potato growth, development, production and utilization: Overview. En R. C. Ray, & K. I. Tomlins (Eds.), *Sweet potato: Post harvest aspects in food, feed and industry* (pp. 1-26). Nova.
- Nicholaides III, J. J., Chancy, H. F., Mascagni, Jr., H. J., Wilson, L. G., & Eaddy, D. W. (1985). Sweet potato response to K and P fertilization. *Agronomy Journal*, 77(3), 466-470. <https://doi.org/10.2134/agronj1985.00021962007700030024x>
- Pérez-Pazos, J. V., & Sánchez-López, D. B. (2017). Caracterización y efecto de *Azotobacter*, *Azospirillum* y *Pseudomonas* asociadas a *Ipomoea batatas* del Caribe colombiano. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 19(2), 35-46. <http://www.scielo.org.co/pdf/biote/v19n2/0123-3475-biote-19-02-00035.pdf>
- Phillips, S. B., Warren, J. G., & Mullins, G. L. (2005). Nitrogen rate and application timing affect 'beauregard' sweetpotato yield and quality. *HortScience*, 40(1), 214-217.
- Pushpalatha, M., Vaidya, P. H., Sunil, B. H., & PB, A. (2018). Influence of graded levels of nitrogen and potassium on root rhizosphere soil properties and yield of sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) in vertisols of Maharashtra. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry*, 7(3), 2.883-2.886. <https://www.phytojournal.com/archives/2018/vol7issue3/PartAM/7-3-293-253.pdf>
- Ravi, V., & Indira, P. (1999). Crop physiology of sweetpotato. *Horticultural Reviews*, 23, 227-316. <http://dx.doi.org/10.1002/9780470650752.ch6>
- Rengel, Z., & Damon, P. M. (2008). Crops and genotypes differ in efficiency of potassium uptake and use. *Physiologia Plantarum*, 133(4), 624-636. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01079.x>
- Römheld, V., & Kirkby, E. A. (2010). Research on potassium in agriculture: Needs and prospects. *Plant and Soil*, 335(1-2), 155-180. <http://dx.doi.org/10.1007/s11104-010-0520-1>
- Sajjapongse, A., & Roan, Y. C. (1982). Physical factors affecting root yields of sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). En R. L. Villareal, & T. D. Griggs (Eds.), *Sweet potato: Proceedings of the 1st International Symposium* (pp. 203-208). Asian Vegetable Research and Development Center.
- Sánchez-López, D. B., Pérez-Pazos, J. V., Luna-Castellanos, L. L., García-Peña, J. A., & Espitia-Montes, A. A. (2019). *Azotobacter chroococcum* y *Azospirillum lipoferum* como bioestimulantes en cultivo de *Ipomoea batatas* Lam. *Agro-nomía Mesoamericana*, 30(2), 563-576. <https://www.scielo.sa.cr/scielo>

php?script=sci_abstract&pid=S1659-13212019000200563&lng=en&nrm=iso&tlng=es

- Shams, A. S., & Fekry, W. A. (2014). Efficiency of applied K-feldspar with potassium sulphate and silicate dissolving bacteria on sweet potato plants. *Zagazig Journal of Agricultural Research*, 41(3), 467-477.
- Shen, J., Yuan, L., Zhang, J., Li, H., Bai, Z., Chen, X., Zhang, W., & Zhang, F. (2011). Phosphorus dynamics: From soil to plant. *Plant Physiology*, 156(3), 997-1005. <https://doi.org/10.1104/pp.111.175232>
- Su, G.-X., Zhang, W.-H., & Liu, Y.-L. (2006). Involvement of hydrogen peroxide generated by polyamine oxidative degradation in the development of lateral roots in soybean. *Journal of Integrative Plant Biology*, 48(4), 426-432. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7909.2006.00236.x>
- Togari, Y. (1950). A study of tuberous root formation in sweet potato. *Bulletin of Natural and Agricultural Experimental Station*, 68, 1-96.
- Tong, Y., Gabriel-Neumann, E., Ngwene, B., Krumbein, A., Baldermann, S., Schreiner, M., & George, E. (2013). Effects of single and mixed inoculation with two arbuscular mycorrhizal fungi in two different levels of phosphorus supply on β -carotene concentrations in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) tubers. *Plant and Soil*, 372(1-2), 361-374. <https://link.springer.com/article/10.1007/s11104-013-1708-y>
- Torres, P., & Collantes, M. (2015). *Efecto de dos niveles de fertilización NPK en el rendimiento del cultivo de camote (Ipomoea batata Lam). en condiciones de Chanchamayo* [tesis de pregrado, Universidad Nacional Daniel Alcides Carrión]. http://repositorio.undac.edu.pe/bitstream/undac/895/1/T026_46539661_44079775T.pdf
- Van Heerden, P. D. R., & Laurie, R. (2008). Effects of prolonged restriction in water supply on photosynthesis, shoot development and storage root yield in sweet potato. *Physiologia Plantarum*, 134(1), 99-109. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2008.01111.x>
- Van Wazer, J. R. (Ed.). (1961). *Phosphorus and its compounds* (vol. 2, pp. 1.298-1.313). Interscience Publishers.
- Wang, J. D., Hou, P., Zhu, G. P., Dong, Y., Hui, Z., Ma, H., Xu, X. J., Nin, Y., Ai, Y., & Zhang, Y. (2017). Potassium partitioning and redistribution as a function of K-use efficiency under K deficiency in sweet potato (*Ipomoea batatas* L.). *Field Crops Research*, 211, 147-154. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2017.06.021>
- Wang, J. D., Wang, H., Zhang, Y., Zhou, J., & Chen, X. (2015). Intraspecific variation in potassium uptake and utilization among sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) genotypes. *Field Crops Research*, 170, 76-82. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2014.10.007>
- Wang, S., Li, H., Liu, Q., Hu, S., & Shi, Y. (2020). Nitrogen uptake, growth and yield response of orange-fleshed sweet potato (*Ipomoea batatas* L.) to potassium supply.

- Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 51(2), 175-185. <https://doi.org/10.1080/00103624.2019.1695821>
- Wilson, L. A. (1982). Tuberization in sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.). En R. L. Villareal, & T. D. Griggs (Eds.), *Sweet potato. Proceedings of the First International Symposium* (pp. 79-93). AVRDC.
- Wilson, L. A., & Lowe, S. B. (1973). The anatomy of the root system in West Indian sweet potato (*Ipomoea batatas* (L.) Lam.) cultivars. *Annals of Botany*, 37(3), 634-643. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.aob.a084729>
- Yasmin, F., Othman, R., Saad, M. S., & Sijam, K. (2007). Screening for beneficial properties of rhizobacteria isolated from sweetpotato rhizosphere. *Biotechnology*, 6(1), 49-52. <http://dx.doi.org/10.3923/biotech.2007.49.52>
- Zhao, D., Oosterhuis, D., & Bednarz, C. (2001). Influence of potassium deficiency on photosynthesis, chlorophyll content, and chloroplast ultrastructure of cotton plants. *Photosynthetica*, 39, 103-109. <https://doi.org/10.1023/A:1012404204910>
- Ziska, L. H., Runion, G. B., Tomecek, M., Prior, S. A., Torbet, H. A., & Sicher, R. (2009). An evaluation of cassava, sweet potato and field corn as potential carbohydrate sources for bioethanol production in Alabama and Maryland. *Biomass and Bioenergy*, 33(11), 1.503-1.508. <https://doi.org/10.1016/J.BIOMBIOE.2009.07.014>