


Anatomía foliar comparada de materiales genéticos *in vitro* de papa (*Solanum tuberosum* L.)

Compared foliar anatomy of *in vitro* genetic materials of potato (*Solanum tuberosum* L.)

José E. SALAS R.¹, María Elena SANABRIA CHOPITÉ ², Dorian RODRÍGUEZ²,
Rosario VALERA² y Yijian HIM DE FRÉITEZ²

¹Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA-Mérida) y ²Universidad Centroccidental “Lisandro Alvarado”, Decanato de Agronomía, Laboratorio de Microtecnia e Histopatología Vegetal. Apartado 400. Tarabana, estado Lara, Venezuela. E-mails: mesanabria@ucla.edu.ve, mesanabria@yahoo.com, rdorian@ucla.edu.ve y rosariovalera@ucla.edu.ve  Autor para correspondencia

Recibido: 29/01/2009 Fin de primer arbitraje: 28/03/2009 Primera revisión recibida: 03/08/2009
Fin de segundo arbitraje: 05/10/2009 Segunda revisión recibida: 25/10/2009 Aceptado: 30/10/2009

RESUMEN

Se estudió la anatomía de la lámina foliar de plantas *in vitro* de los cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) 'Andinita', 'Caribay' y 'Tibisay', a fin de establecer la posible relación entre las características histológicas de este órgano y la tolerancia de los materiales ante *Phytophthora infestans* Montagne. Las muestras se analizaron según las técnicas usuales de anatomía vegetal. A los datos obtenidos se les realizó un análisis de varianza y comparación de medias por Tukey. Las hojas son pilosas, anfistomáticas, bifaciales. Se observó variación en los espesores de la pared externa de las células epidérmicas adaxiales, las cuales resultaron ser más largas que anchas en 'Andinita' (2,02 µm) y en la abaxial, 'Tibisay' resultó con el mayor valor para esta variable (1,9 µm). Se presentaron diferencias significativas ($P < 0,01$) entre los materiales en cuanto al espesor de la epidermis adaxial, índice y densidad estomática. El espesor de la epidermis abaxial fue similar en los tres cultivares. El espesor del mesofilo fue de 13,6 µm en 'Tibisay'; 13,3 µm en 'Andinita' y de 12,3 µm en 'Caribay' y el largo de las células del parénquima en empalizada fue de 6,0 µm para 'Andinita'; 5,7 µm para 'Tibisay' y 4,7 µm para 'Caribay'; el parénquima esponjoso fue de 7,9 µm; 7,6 µm y 7,4 µm en 'Tibisay', 'Andinita' y 'Caribay', respectivamente. En este último material, el ancho de la lámina foliar fue 18,0 µm, seguida de 'Andinita' (17,8 µm) y 'Tibisay' (16,3 µm). Los tricomas se clasificaron como glandulares y eglandulares. La presencia de apéndices epidérmicos en ambas superficies y un mayor valor de densidad estomática en la abaxial podrían funcionar como las barreras físicas para la entrada del patógeno a la hoja.

Palabras clave: *Solanum*, anatomía vegetal, densidad e índice estomático, Solanaceae.

ABSTRACT

The anatomy of the leaves of *in vitro* grown plants of the cultivars of potato (*Solanum tuberosum* L.) 'Andinita', 'Tibisay' and 'Caribay' was studied in order to establish the possible relationship between the histological characters of this organ and the tolerance of the materials to *Phytophthora infestans* Montagne. Samples were analyzed following standard plant anatomical techniques. The data obtained were evaluated by an analysis of variance and means compared by Tukey test. Leaves were pubescent, amphistomatic, and bi-phacial. Variation in the thickness of the outer wall of the adaxial epidermal cells was observed, which were longer than wide in 'Andinita' (2.02 µm), whereas in the abaxial, 'Tibisay' had the highest value for this variable (1.9 µm). Significant differences ($P \leq 0.01$) were found among cultivars with regard to the thickness of the adaxial epidermis, and stomatal and density indexes. Abaxial epidermis thickness was similar in all three cultivars. Mesophyll thickness was 13.6 µm in 'Tibisay', 13.3 µm in 'Andinita' and 12.3 µm in 'Caribay'. The length of the palisade parenchyma cells was 6.0 µm for 'Andinita', 5.7 µm for 'Tibisay' and 4.7 µm for 'Caribay'. The spongy parenchyma was of 7.9 µm, 7.6 µm and 7.4 µm in 'Tibisay', 'Andinita' and 'Caribay', respectively. In the latter material, leaf width was 18.0 µm, followed by 'Andinita' (17.8 µm) and 'Tibisay' (16.3 µm). Trichomes were classified as glandular and non-glandular. The presence of epidermal appendices on both surfaces and a higher value of stomatal density on the abaxial one could function as physical barriers to control the entry of the pathogen to the leaf.

Key words: *Solanum*, plant anatomy, stomatal index and density, Solanaceae.

INTRODUCCIÓN

De todos los órganos de la planta, la hoja es la más sensible en responder a las condiciones del

ambiente. Por ello, en este órgano se reflejan muchas alteraciones morfológicas y anatómicas ocasionadas como consecuencia del estrés, al producirse cambios en la síntesis de proteínas, de la pared celular, del

espesor de la cutícula y la conductancia estomática (Trewavas, 2003).

La presencia de barreras mecánicas en los órganos de los vegetales tales como el espesor, cantidad y calidad de la cera de la cutícula y el grosor de los tejidos epidérmicos dificultan el contacto o entrada de agentes patógenos (Anderson y Albersheim, 1975). Por otra parte existen rasgos de la anatomía foliar que pueden actuar como barreras físicas que controlan la entrada del agente patógeno en la hoja, tales como espesor de la cutícula, desarrollo de las capas cuticulares, espesor de la epidermis, densidad estomática, grado de desarrollo del aerénquima en el parénquima esponjoso, presencia de apéndices epidérmicos, entre otros (Valerio *et al.*, 2002; Agrios, 2005). En el caso de algunas variedades de *Musa* sp. la resistencia a enfermedades, tales como sigatoka negra y amarilla, está relacionada con los mecanismos fitoquímicos, como la acumulación de fenoles y las reacciones de incompatibilidad del hongo (*Micophaerella fijiensis* Morellet) en el apoplasto del huésped y que se desarrollan una vez que el hongo penetra por los estomas.

Agrios (2005) sugirió dos tipos de resistencia ante el ataque de patógenos en los vegetales, una controlada por unos cuantos “genes mayores” que es fuerte y específica para cada uno (resistencia vertical) y la otra determinada por “los menores”, débil pero eficaz contra todas las razas de una misma especie de patógeno (resistencia horizontal). Las estructuras y sustancias de las células vegetales constituyen el medio por el cual se piensa que estos genes confieren resistencia a las enfermedades de las plantas. La mayoría de los hongos y bacterias penetran a los órganos a través de los estomas, hidatodos, nectarios y lenticelas. Algunas defensas estructurales se encuentran en las plantas antes de que el patógeno entre en contacto con éstas, y entre ellas se incluye cantidad y calidad de ceras y de la cutícula que cubre a las células epidérmicas, estructura de la pared celular, tamaño, localización y forma de los estomas, la presencia de tejidos protegidos por paredes celulares gruesas que obstaculizan el avance del patógeno.

Las hojas de las especies de Solanaceae son bifaciales, anfistomáticas y con ambas epidermis uniestratificadas (Cutter, 1978). Las epidermis presentan células con paredes celulares sinuosas en vista superficial (Salas *et al.*, 2007) y variables en

cuanto a forma y tamaño (Granada y Benítez, 2004). García y Torres (1997) describieron caracteres similares en *Physalis pubescens* L. y *P. peruviana* L., cultivadas *in vivo*. Ehleringer y Money (1978) describieron la epidermis de *Solanum lycocarpum* St. Hill. y mencionaron estomas localizados al mismo nivel de las demás células epidérmicas, con las células anexas ligeramente hundidas, por debajo del nivel de las oclusivas y cámaras estomáticas, generalmente pequeñas. Finalmente Granada y Benítez (2004) describieron en *Solanum agrarium* Sendtn las células epidérmicas típicas como grandes y redondeadas, de tamaño desigual en ambas caras, rectangulares o redondeadas en *Solanum capsicoides* All.

Granada y Benítez (2004) determinaron que el índice estomático resultó ligeramente diferente dentro de una misma especie, cuando se calculó en distintos materiales de *Solanum*; según estos mismos autores, puede deberse a que éste tenga una variación definida dentro de un determinado rango, condicionado por la superficie de la lámina que se considere y los factores ambientales. Estos resultados coinciden con los obtenidos por Salas *et al.* (2007) cuyos valores de índice estomático en el cv Granola de *Solanum tuberosum* fueron de 5,46 para la superficie adaxial y de 20,0 para la abaxial.

Liscovsky y Cosa (2005) clasificaron los tricomas de *Cestrum* (Solanaceae) de Argentina como eglandulares, simples o ramificados y glandulares con cabezuela unicelular o bicelular. Salas *et al.* (2007) describieron para plantas *in vitro* del cv. Granola, tricomas simples, unicelulares o pluricelulares, los que se correspondían con los eglandulares descritos por Liscovsky y Cosa (2005) y glandulares, es decir diferentes tipos tricomáticos, lo que coincidió con lo observado en especies de *Physalis* por García y Torres (1997). Granada y Benítez de Rojas (2004) señalaron además los estrellados en la superficie abaxial de las hojas de *Solanum acerifolium* Dun., estructuras éstas que según Ehleringer y Mooney (1978) representan una adaptación morfológica que favorece la asimilación del CO₂, promueven la reducción de la temperatura foliar en períodos de elevada temperatura ambiental y poca disponibilidad de agua y protege a las láminas foliares contra el ataque de patógenos.

Salas *et al.* (2007) describieron los estomas de *Solanum tuberosum* cv. Granola como paracítico y anomocítico, en ambas superficies de la lámina foliar

y señalaron que predominaban los paracíticos y se distribuyen en forma irregular. Benítez y Ferratoto (1997) describieron algo similar en especies de *Cestrum* propagadas por métodos convencionales. Ambos tipos estomáticos han sido señalados como típicos de Solanaceae (Bonas y Lajaye, 2002). El índice estomático citado para el cv Granola fue de 5,46 para el epifilo y de 20 para el hipofilo (Salas *et al.* 2007) y según Granada y Benítez (2004) las hojas son hipostomáticas, muy rara vez anfistomáticas.

Salas *et al.* (2007) estudiaron las hojas del cv Granola en sección transversal y encontraron una epidermis adaxial con células cutinizadas de contorno poligonal, y consideraron la lámina como bifacial, un tipo frecuente de organización de mesofilo común en la familia. El clorénquima fue descrito como constituido por una capa de tejido en empalizada y por dos a tres capas de parénquima esponjoso, con células de paredes delgadas y separadas por espacios intercelulares. Estos autores destacaron que la cutícula de la epidermis abaxial presentaba menor espesor que la adaxial y sus células eran más pequeñas y señalaron que ese cultivar tenía diferencias anatómicas marcadas con respecto a otros cultivares de *Solanum tuberosum* y a otros géneros de Solanaceae.

Los cultivares de *Solanum tuberosum*, Andinita, Caribay y Tibisay, son señalados en la literatura como tolerantes al tizón tardío ocasionado por *Phytophthora infestans*. Entre los caracteres anatómicos foliares de interés fitopatológico que permiten establecer una relación entre estas características y el comportamiento de materiales vegetales ante el ataque de patógenos, causante de enfermedades en las hojas de los cultivos se mencionaron, el grosor de la cutícula de la epidermis, el índice estomático y el desarrollo del mesofilo (Bonas y Lajaye, 2002; Camacho de Torres y Subero, 1991).

Por lo que antecede, esta investigación se planteó como objetivo el estudio de la anatomía de la hoja de plantas *in vitro* de los cultivares de papa (*Solanum tuberosum*) Andinita, Caribay y Tibisay con el fin de establecer la posible relación entre las características estructurales de este órgano y la tolerancia al ataque del hongo *Phytophthora infestans*, causante de la enfermedad conocida como tizón tardío.

MATERIALES Y MÉTODOS

Las plantas *in vitro* de los cultivares Andinita, Caribay y Tibisay (*S. tuberosum* subespecie *andigena*) provenientes del Centro Internacional de la Papa (CIP) se obtuvieron en el Laboratorio de Cultivo *in vitro* del INIA-Mérida, utilizando segmentos nodales con una yema axilar. La multiplicación se hizo en un medio básico de Murashige y Skoog (1962) bajo un fotoperíodo de 16 h.luz⁻¹, 67,6 mol.s⁻¹.m⁻² de luminosidad y 25 °C ±1. A los 25 días, se seleccionaron ocho vitroplantas de cada frasco por cultivar, se fijaron en etanol al 70%, los tercios medios de las láminas foliares de cuatro hojas. Las extracciones de la epidermis adaxial y abaxial se realizaron con hipoclorito de sodio comercial al 70% y con calentamiento moderado durante 5 a 7 min o hasta que se logró la separación de la cutícula (Torres *et al.*, 2006). Se colocó el material en agua destilada y una vez lavado, se coloreó con cristal violeta y se procedió al montaje semipermanente utilizando agua:glicerina (1:1), se selló la preparación con esmalte para uñas transparente (Roth, 1964). Las observaciones se realizaron con un microscopio óptico (MO) Olympus BX40. La caracterización de los estomas y la determinación de la densidad y el índice estomáticos (DE e IE) se realizaron con el mismo MO, en un campo de 400x. El índice estomático se calculó a través de la siguiente fórmula, sugerida por Wilkinson (1979):

$$IE = \frac{NE \times 100}{CE + NE}$$

NE es el número de estomas por campo de observación y CE es el número de células epidérmicas típicas en el campo de observación. La DE se obtuvo contando el número de estomas por área de 4,347 mm² equivalente a la del campo observado con un aumento de 400X bajo el MO.

Para la preparación de las secciones transversales foliares se realizaron preparaciones semipermanentes; se efectuaron secciones a mano alzada que se colorearon con fast-green alcohólico al 0,1% (Martín *et al.*, 2006), se lavaron con agua destilada, se montaron con agua:glicerina (1:1) y se sellaron con esmalte para uñas transparente (Roth, 1964). Se realizó una descripción detallada de la distribución de los tejidos y se determinó el ancho y la longitud de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales; el grosor de la cutícula más la pared

externa de las células epidérmicas abaxiales y adaxiales y el espesor total de la lámina.

Para la descripción anatómica y la determinación de los valores se usaron 32 hojas, provenientes de 8 individuos, cuyas secciones se observaron en 10 campos del MO. Se calculó varianza y se efectuaron comparaciones de medias según la prueba de Tukey. Para el análisis estadístico se utilizó el Programa Statistix (Versión 8).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La histología de los tercios medios foliares de los cultivares de *Solanum tuberosum*, Andinita, Caribay y Tibisay fue similar y coincidió con lo observado para otras especies de Solanaceae (Cutter, 1978; Metcalfe y Chalk, 1979); para los cultivares Granola (*S. tuberosum* subespecie *tuberosum*); Idiafrit, María Bonita y los clones E86-011, I-931, 390663-8, E86695, I-1062 y E-86604 (*S. tuberosum* sub especie *andigena*) (Salas *et al.*, 2003; Salas *et al.*, 2007).

Las láminas foliares de los cultivares de papa incluidos en esta investigación son bifaciales y anfistomáticas y los tejidos vasculares se disponen en haces colaterales, algo común en Solanaceae (Metcalfe y Chalk, 1979, Granada y Benítez, 2004, Liscovsky y Cosa, 2005), Salas *et al.* (2003) y Salas *et al.* (2007), también observaron estas características

en otros género de Solanaceae; en los cultivares Granola, Idiafrit, María Bonita y los clones E86-011, I-931, 390663-8, E86695, I-1062 y E-86604.

En los haces vasculares de las hojas de los cultivares Andinita, Caribay y Tibisay no se observaron las vainas transcurrentes rodeando a los haces vasculares descritas para algunas especies de *Solanum* por Granada y Benítez (2004) y que según estos autores están asociadas con la capacidad de la hoja para evitar en mayor o menor grado el colapso del mesofilo ante una eventual disminución de la turgencia, en condiciones de déficit hídrico, como el que experimentan las plantas en ambientes secos o en condiciones de sequía. Esta diferencia podría deberse al hecho de que este estudio se realizó con vitroplantas, por lo tanto las condiciones del cultivo son distintas a las planteadas por estos autores.

En la sección transversal la hoja presentó una epidermis adaxial uniestratificada, con las paredes externas cutinizadas y células aproximadamente cuadrangulares. El mesofilo está diferenciado en un estrato de células parenquimáticas en empalizada y de dos a tres de células de parénquima esponjoso, ambos con las células de paredes delgadas. La epidermis abaxial y adaxial son similares (Cutter, 1978; Salas *et al.*, 2003; Salas *et al.*, 2007) (Figura 1).

En esta investigación, las paredes de las células epidérmicas en vista superficial, se

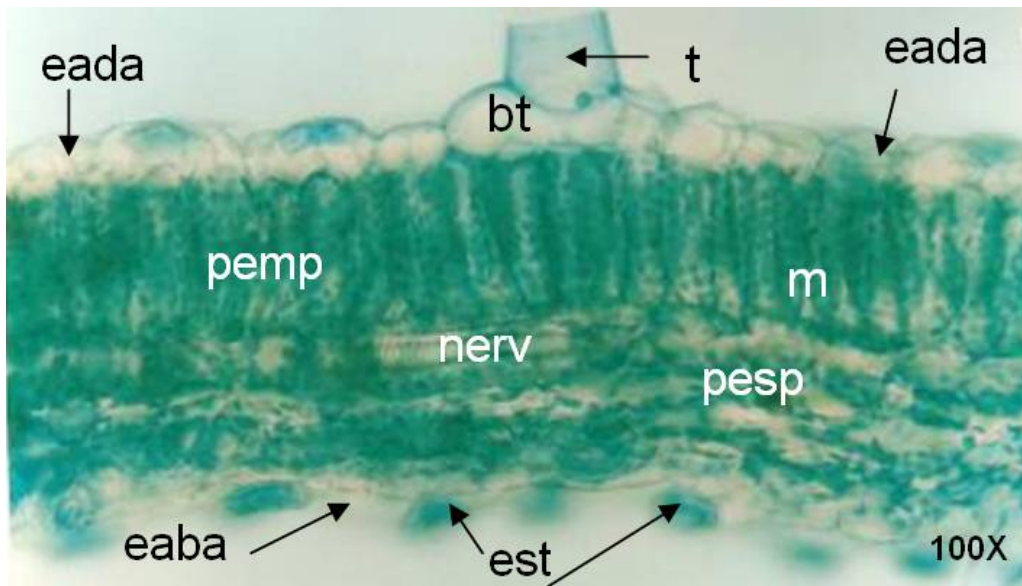


Figura 1. Sección transversal de la lámina foliar del cultivar Andinita de *Solanum tuberosum* L. Tricoma (t); base del tricoma (bt); epidermis adaxial cutinizada (eada); mesofilo (m) no es necesario, pero si se quiere dejar, hay que colocar una llave o lago que permita destacar cuál es; parénquima en empalizada (pemp.); parénquima esponjoso (pesp.); epidermis abaxial cutinizada (eaba) y estomas (est) y nervadura (nerv).

presentaron desiguales en cuanto a forma y tamaño y con las paredes sinuosas, con ondas curvas y angulosas. Caracteres similares se observaron en *Physalis pubescens* y *P. peruviana*, cultivadas *in vivo* por García y Torres (1997) y Granada y Benítez (2004). No se observó la hipodermis ni tejido esclerenquimático, como los descritos en la lámina foliar de *Solanum lycocarpum*, una especie cuya epidermis tiene células más sinuosas en el epifilo (Elias *et al.*, 2003) (Figura 2).

Los tricomas observados en la lámina foliar de los cultivares Andinita, Caribay y Tibisay fueron clasificados como glandulares y eglandulares. Los primeros presentan un pie 1-celular y una cabezuela ovoide también 1-celular, o bien un pie 2-celular y cabezuela globosa 4-6-celular, tectores, rectos o

recurvados. Los segundos son simples 1-celulares o pluricelulares, uniseriados. Estos mismos tipos de tricomas fueron descritos en las investigaciones relacionadas con la anatomía foliar de *Solanum* por Cutter (1978) y Elias *et al.* (2003); en *Physalis* por García y Torres (1997); en *Cestrum* por Benítez y Ferratoto (1997); en los cultivares Granola, Idiafrit, María Bonita y los clones E86-011, I-931, 390663-8, E86695, I-1062 y E-86604 por Salas *et al.* (2003) y Salas *et al.* (2007). Sin embargo, no se presentaron los estrellados (eglandulares, ramificados) descritos por Elias *et al.* (2003) en las plantas *in vitro* de *Solanum*. Se podría inferir que estas estructuras se presentan en las siguientes etapas de desarrollo de las plantas (Dangl y Jones, 2001; Fornoni *et al.*, 2004) (Figura 3).

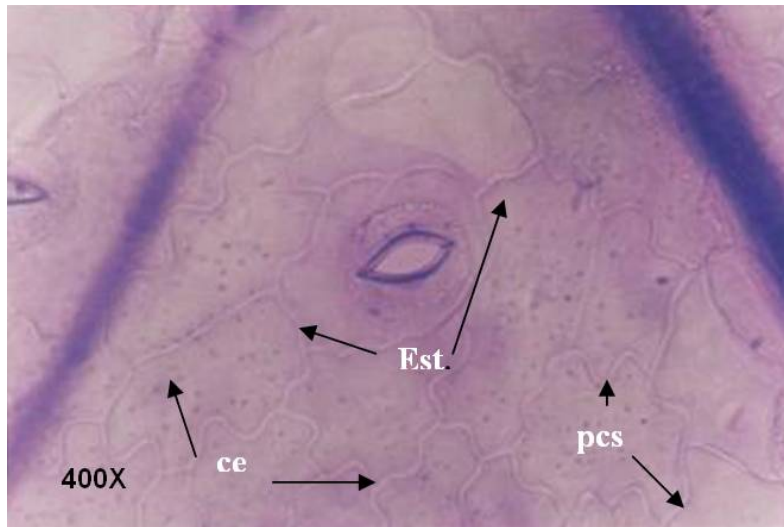


Figura 2. Vista superficial de la epidermis abaxial del cv. Caribay de *Solanum tuberosum* L. Estoma (est); célula epidérmica (ce); paredes celulares sinuosas (pcs).

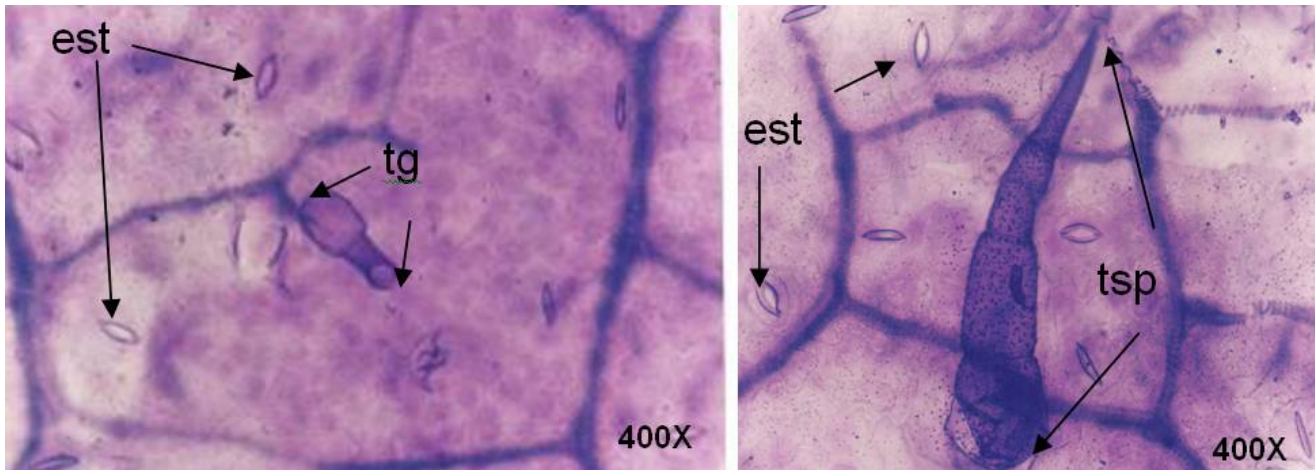


Figura 3. Vista superficial de la epidermis adaxial del cv. Caribay de *Solanum tuberosum* L. Estoma (est); tricoma glandular (tg); tricoma simple pluricelular (tsp).

En los cultivares Idiafrit, María Bonita y los clones E86-011, I-931, 390663-8, E86695, I-1062 y E-86604, solamente fueron paracíticos (Salas *et al.*, 2007). En 'Granola', 'Andinita', 'Caribay' y 'Tibisay' fueron paracíticos y anomocíticos, sin la predominancia del primer tipo mencionado. Los estomas tienen células oclusivas orientadas de forma variada con respecto a las nervaduras de la lámina foliar. De esta forma fue descrito también para *Cestrum* (Solanceae) por Benítez y Ferratoto (1997) (Figura 4).

Los valores obtenidos en la determinación del espesor de la cutícula más la pared externa de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales; largo de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales; el ancho de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales en los tercios medios de las láminas foliares de los cultivares obtenidos en este estudio se muestran en el Cuadro 1. Se presentaron diferencias significativas ($p \leq 0,05$) entre los materiales con respecto al ancho de las

células epidérmicas adaxiales, las más anchas en Tibisay (2,61 μ m), algo menos anchas en Caribay (1,79 μ m) y las de menor ancho en Andinita (1,65 μ m). Lo contrario se presentó en la superficie abaxial, donde en este último cultivar se observó una tendencia a que el ancho de las células epidérmicas abaxiales fuera mayor (1,88 μ m) si se les compara con las de Caribay (1,65 μ m) y Tibisay (1,83 μ m). Los valores de espesor de la cutícula más la pared externa de la epidermis adaxial fueron similares (0,37 μ m) para los tres materiales. Respecto a la superficie abaxial, 'Andinita' presentó el mayor espesor (0,413 μ m), seguida por 'Tibisay' (0,367 μ m) y en esta última también se presentaron los mayores valores de ancho de la lámina foliar (18,01 μ m) (Cuadros 1 y 2). Se podría pensar que la presencia de células epidérmicas y láminas foliares más gruesas, deberían ejercer algún efecto sobre el factor de resistencia estructural de las plantas, considerando que la línea de defensa de los vegetales para el ataque del patógeno es la epidermis (Anderson y Albersheim, 1975; Agrios, 2005).

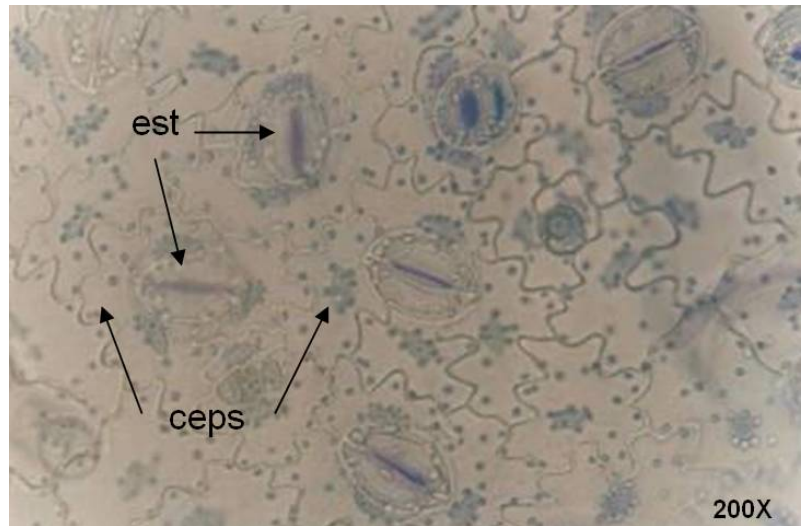


Figura 4. Vista superficial del tercio medio de la epidermis abaxial de la lámina foliar del cultivar Tibisay de *Solanum tuberosum* L. Estomas (est); células epidérmicas de paredes sinuosas (ceps).

Cuadro 1. Grosor de la cutícula + la pared externa de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (Gc+pceada y Gc+pceaba); largo de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (lcepada y lceaba); ancho de las células epidérmicas adaxiales y abaxiales (acepada y acepaba) en los tercios medios de las láminas foliares de los cultivares Andinita, Caribay y Tibisay de papa (*Solanum tuberosum* L.). Unidades micras (μ m).

Cultivares	Gc+pcead	Gc+pceaba	lceada	lceaba	aceada	aceaba
Andinita	0,37 a	0,41 a	2,02 a	1,65 a	1,65 b	1,88 a
Carbay	0,37 a	0,32 a	1,88 a	1,42 a	1,79 b	1,65 a
Tibisay	0,37 a	0,37 a	1,74 a	1,93 a	2,61 a	1,83 a
Significación	ns	ns	ns	ns	**	ns
C. V. (%)	38,73	37,08	18,32	24,43	17,60	25,69

** Altamente significativo ($p \leq 0,01$); ns : No Significativo ($p > 0,05$). C. V. : Coeficiente de variación
 † Letras diferentes indican promedios estadísticamente diferentes según Prueba de Tukey ($p \leq 0,05$)

Cuadro 2. Largo del mesófilo (lm), número de capas de células del mesófilo (nccm); largo del parénquima en empalizada (lpemp); largo del parénquima esponjoso (lpesp.) y ancho de la lámina foliar en sección transversal (alf) en los tercios medios de las láminas foliares de los cultivares Andinita, Caribay y Tibisay de papa (*Solanum tuberosum* L.). Unidades micras (μm).

Cultivares	lm	nccm	lpesp	lpem	alf
Andinita	13,34 ab	5,00 a	7,38 a	5,95 a	17,74 ab
Caribay	12,28 b	4,83 a	7,61 a	4,68 b	16,27 b
Tibisay	13,61 a	5,17 a	7,88 a	5,73 ab	18,01 a
Significación	*	ns	ns	*	*
C. V. (%)	5,49	6,67	7,06	12,89	6,07

* Significativo ($p \leq 0,05$); ns : No Significativo ($p > 0,05$). C. V. : Coeficiente de variación

† Letras diferentes indican promedios estadísticamente diferentes según Prueba de Tukey ($p \leq 0,05$)

Cuadro 3. Índice estomático (IE) y la Densidad estomática (DE) en los tercios medios de la lámina foliar de los cultivares de papa (*Solanum tuberosum* L.) Andinita, Caribay y Tibisay. Índice estomático adaxial (IEADAX); Índice estomático abaxial (IEABAX); Densidad estomática adaxial (DEADAX); Densidad estomática abaxial (DEABAX). Unidades para la DE estomas/ mm^2 .

Cultivares	IEABAX	IEADAX	DEADAX	DEABAX
Andinita	36,2 c	17,7 a	33,6 a	131,5 a
Caribay	40,7 b	12,7 b	17,0 b	114,5 b
Tibisay	44,9 a	17,5 a	31,1 a	131,7 a
Significación	**	**	**	**
C. V. (%)	8,2	18,9	24,4	8,9

* Altamente Significativo ($p \leq 0,01$) C. V. : Coeficiente de variación

† Letras diferentes indican promedios estadísticamente diferentes según Prueba de Tukey ($p \leq 0,05$)

Se presentaron diferencias altamente significativas ($p \leq 0,01$) para el índice y la densidad estomática. Estos valores variaron entre las superficies foliares y entre los materiales (Cuadro 3) lo que coincide con lo señalado por Salas *et al.* (2003) para el cv. 'Granola' y para los cvs. Idiafrity María Bonita; resistente y medianamente tolerantes a *Phytophthora infestans* y los clones E86-011; I-931, 390663-8, E86695, I-1062 y E-86604 (Salas *et al.*, 2007). Los valores del índice y la densidad estomática representan adaptaciones que favorecen los procesos fisiológicos de las plantas y las protegen contra el ataque de los patógenos (Dangl y Jones, 2001).

CONCLUSIONES

En los cultivares de *Solanum tuberosum* Andinita, Caribay y Tibisay tolerantes a *Phytophthora infestans*, se sugiere que el escaso desarrollo de las cutículas en las paredes celulares engrosadas de la epidermis es compensado fisiológicamente con la formación de cubiertas pilosas y un mayor número de estomas en la superficie abaxial.

La presencia de apéndices epidérmicos en ambas superficies y un mayor valor de densidad estomática en la abaxial podrían funcionar como las barreras físicas para el control de la entrada del patógeno a la hoja.

RECOMENDACIONES

La tolerancia de los cultivares de *Solanum tuberosum* L., Andinita, Caribay y Tibisay a *Phytophthora infestans* podría estar asociada a factores o mecanismos de tipo bioquímico, por lo que se recomienda su estudio en este sentido, en plantas obtenidas *in vitro*, en fase de aclimatación y campo.

LITERATURA CITADA

- Agrios, N. 2005. Fitopatología. Traducción del inglés por Manuel Guzmán Ortiz. Limusa. México. 756 pp.
- Anderson, A. and P. Albersheim. 1975. Host pathogen interaction. Plant Physiology. 56: 286-291.

- Benítez de Rojas, C. y M. Ferratoto. 1997. Arquitectura foliar de tres especies de *Cestrum* (Solanaceae-Cestreae) de Venezuela. *Anales de Botánica Agrícola* 4: 5-10.
- Bessus, J. and M. Guyot. 1979. An attempt to use stomatal characters in systematic and phylogenetic studies of Solanaceae. pp.321-326. *In*: Hawkes, J.R. Lester y A. Skelding (Eds.) *The biology and taxonomy of the Solanaceae*. Linn. Soc. Symp. Ser. 7 Academic Press. London.
- Bonas, U. and T. Lahaye. 2002. Plant disease resistance triggered by pathogen-derived molecules: refined models of specific recognition. *Current Opinion Microbiology* 5: 44-50.
- Camacho de Torres, E. y L. Subero. 1991. Características anatómicas foliares de interés fitopatológico en tres cultivares de maní (*Arachis hypogaea* L.). *Biollania* 3: 11.
- Cutter, E. 1978. Structure and development of potato plant. pp. 70-152. *In*: *The potato crop* (ed.) P.N.H. Harris. Chapman and Hall. London.730p.
- Dangl, J. and J. Jones. 2001. Plant pathogens and integrated defence responses to infection. *Nature* 411: 826-833.
- Ehleringer, J. and H. Mooney. 1978. Leaf hairs: effect on physiological activity and adaptive value to a desert shrub. *Oecologia* 37:183-200.
- Elias, S.; R. Assis, E. Stacciarini Seraphin y M. Rezende. 2003. Anatomía foliar en plantas jóvenes de *Solanum lycocarpum* A.St.-Hil. (Solanaceae) Brasil. *Bot.* 26 (2): 169-174.
- Fornoni, J.; J. Núñez Farfán, P. Valverde and M. Rausher. 2004. Evolution of mixed strategies of plant defense allocation against natural enemies. *Evolution* 58: 1685-1695.
- García, M. y F. de Torres. 1997. Anatomía foliar de cuatro especies del género *Physalis* (Solanaceae). *Anales de Botánica Agrícola* 4: 23-32.
- Granada, W. y C. Benítez de Rojas. 2004. Anatomía foliar de cuatro especies de *Solanum* L. sección *Acanthophora* Dunal en Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 55: 13-26.
- Liscovsky, I. y M. Cosa. 2005. Anatomía comparativa de la hoja y tallo en los representantes de Cestreae g. Don (Solanaceae) de Argentina. *Gayana Bot.* 61 (2): 36-42.
- Martín, M.; J. Pastor y R. Juan. 2006. Observaciones morfológicas y anatómicas en núculas de *Rosmarinus* L. (Lamiaceae) en el suroeste de España. *Lagascalia* 26: 111- 117.
- Metcalf, C. and L. Chalk. 1979. *Anatomy of dicotyledons*. 2nd ed. v.1. Clarendon Press. Oxford. 581p.
- Murashige, T. y F. Skoog. 1962. A revised medium for rapid growth and bioassays with tobacco tissue cultures. *Physiol. Plant.* 15: 473-497.
- Roth, I. 1964. *Microtecnia vegetal*. Ediciones de la Biblioteca. Universidad Central de Venezuela. Caracas.
- Salas, J. E.; N. Mogollón y M. E. Sanabria. 2003. Anatomía de estructuras vegetativas y origen de los estolones, microtubérculos y raíces adventicias en plantas *in vitro* de papa (*Solanum tuberosum* L.) cv. Granola. *Rev. Fac. Agron.* 20 (2): 131-143.
- Salas, J. E.; M. E. Sanabria, D. Ulacio, D. Rodríguez y R. Valera. 2007. Anatomía foliar de materiales genéticos de papa (*Solanum tuberosum* L.) *in vitro*. *Memorias del XVII Congreso Venezolano de Botánica*. Maracaibo, edo. Zulia del 20-25 de Mayo.
- Torres, J.; L. Laskowski y M. E. Sanabria. 2006. Efecto del ambiente de desarrollo sobre la anatomía de la epidermis foliar de *Cattleya jenmanii* Rolfe. *BIOAGRO* 18 (2): 93-99.
- Trewavas, A. 2003. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany* 92: 1-20.
- Valerio, R.; H. Lindorf y E. García. 2002. Relación entre la anatomía foliar de variedades de *Musa* sp. y su comportamiento frente a la Sigatoka (amarilla y negra). *En*: ACORBAT. *Memorias XV Reunión*. Cartagena de Indias, Colombia, 27 octubre-2 de noviembre. p. 249-254.
- Wilkinson, R. 1979. The plant surface (mainly leaf). *In* C.R. Metcalfe y Chalk (eds.) *Anatomy of dicotyledons*. 2da edición. Oxford. Clarendon Press.1:97-165.