



Corpoica. Ciencia y Tecnología
Agorpecuaria

ISSN: 0122-8706

revista_corpoica@corpoica.org.co

Corporación Colombiana de Investigación
Agropecuaria
Colombia

Medina, Clara Inés; Sánchez, Darío; Camayo, Gloria; Lobo, Mario; Martínez, Enrique
Anatomía foliar comparativa de materiales de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con y sin
espinas

Corpoica. Ciencia y Tecnología Agropecuaria, vol. 9, núm. 1, enero-junio, 2008, pp. 5-13
Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria
Cundinamarca, Colombia

Disponible en: <http://www.redalyc.org/articulo.oa?id=449945024001>

- Cómo citar el artículo
- Número completo
- Más información del artículo
- Página de la revista en redalyc.org

redalyc.org

Sistema de Información Científica

Red de Revistas Científicas de América Latina, el Caribe, España y Portugal

Proyecto académico sin fines de lucro, desarrollado bajo la iniciativa de acceso abierto

ARTÍCULO CIENTÍFICO

Clara Inés Medina¹, Darío Sánchez², Gloria Camayo³, Mario Lobo⁴ y Enrique Martínez⁵

ABSTRACT

Comparative leaf anatomy of lulo (*Solanum quitoense* Lam.) materials with and without thorns

A study was carried out to describe the lulo (*Solanum quitoense* Lam.) leaf anatomy of materials with thorns (CE, accession 'NM') and thorn less (SE, accession 'SV80') under full sun exposure, in the upper, middle and lower plant strata, during the vegetative and productive phases. No significant morphological differences between the leaf structures of both genotypes were found during the ontogenic studied periods. Both presented an adaxial and abaxial monostratified layer leaf epidermis of equidimensional or rectangular cells with the presence of stelate, non glandular trichoma, being more abundant at the lower leaf epidermis; and idioblasts with calcium oxalate crystals. Chloroplasts were evident throughout the mesophyll, with greater frequency in the upper and middle strata. A compact palisade parenchyma was exhibited in the upper and middle strata, and presence of intercellular spaces in the lower strata. Differences in width and length of the palisade parenchyma cell size were evident, between plant strata and ecotypes. Similar to *C₃* plants and in the range of other Solanaceae species, leaf stomas were mainly located at the lower leaf epidermis, with an insignificant amount of them at the upper epidermis.

Key words: Naranjilla, leaf tissues, trichomes, stomatic density, idioblasts.

Radicado: abril 2 de 2008
Aceptado: junio 6 de 2008

(*) Fragmento del Trabajo de Tesis de Maestría en Ciencias Agrarias, Área de Énfasis Plantaciones Agrícolas Tropicales, presentado por la autora principal a la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agronómicas.

1. Investigadora Master Asistente, Centro de Investigación La Selva (Rionegro, Antioquia), CORPOICA. e-mail: cmedina@corpoica.org.co; clara.medina@gmail.com
2. Curador del herbario en el Jardín Botánico Joaquín Antonio Uribe, Medellín (Antioquia). e-mail: sanchezjaum@yahoo.es
3. Licenciada en Biología CENICAFE. e-mail: gloria.camayo@cafedecolombia.com
4. Investigador Ph.D. Titular, Centro de Investigación La Selva (Rionegro, Antioquia), CORPOICA. e-mail: mlobo@corpoica.org.co. Profesor Asociado, Departamento de Ciencias Agronómicas, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. e-mail: mloboa@unal.edu.co
5. Profesor Asociado. Departamento de Ciencias Agronómicas, Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. e-mail: enmartin@unal.edu.co; enmartin@unalmed.edu.co

Anatomía foliar comparativa de materiales de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con y sin espinas*

RESUMEN

El objetivo del estudio fue describir la anatomía foliar de materiales de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con espinas (CE, accesión 'NM') y sin espinas (SE, accesión 'SV80'), bajo condiciones de plena exposición solar, en hojas de los tercios superior, medio e inferior de la planta, durante las etapas reproductiva y productiva. No se apreciaron diferencias importantes entre las estructuras de la lámina foliar de los dos genotipos en los períodos ontogénicos estudiados. Ambos presentaron epidermis adaxial y abaxial monoestratificadas, compuestas por células cuadrangulares o rectangulares, con existencia de tricomas no glandulares estrellados en especial en el envés, y de idioblastos con cristales de oxalato de calcio. Se visualizaron cloroplastos en todo el mesófilo, con mayor abundancia en las partes superior y media de éste. La densidad del parénquima de empalizada fue muy compacta en el follaje de los estratos superior y medio, con presencia de espacios intercelulares en el estrato inferior. Se observaron diferencias en el largo y ancho de las células del parénquima de empalizada entre los materiales y estratos de las plantas. Los estomas se ubicaron en el envés, con ausencia o un número insignificante de éstos en la haz, y una densidad estomática en el envés típica de plantas *C₃*, similar a la de otras especies de Solanaceae.

Palabras clave: Naranjilla, tejidos foliares, tricomas, densidad estomática, idioblastos.

INTRODUCCIÓN

EL LULO (*Solanum quitoense* Lam.) crece en forma espontánea en el área andina, en especial bajo condiciones de sotobosque, en sitios frescos, sombreados, cercanos a corrientes de agua, con temperaturas entre 17 y 20°C (Lobo *et al.*, 1983). Algunos autores han reconocido dos variedades botánicas: *Solanum quitoense* var. *septentrionale* R. E. Schult. & Cuatrec., la cual presenta espinas (CE), y *Solanum quitoense* var. *quitoense*, sin espinas (SE) (Whalen *et al.*, 1981; Morton, 1987), aspecto sobre lo cual hay controversia. De los anteriores grupos, el CE es ancestral, mientras que, filogenéticamente, la ausencia de estas estructuras corresponde a un carácter derivado (Whalen *et al.*, 1981). El fenotipo CE es condicionado por un gene dominante (Vivar, 1968) y la eliminación de la característica con fines de cultivo es consecuencia de procesos de selección antrópica durante la domesticación (Lobo, 1991) (Figura 1).

El lulo se siembra bajo sombrío o a plena exposición solar, caso este último que determina la reducción del período productivo (Lobo, 2000). Ello es consecuencia de la actividad fotosintética y de un metabolismo acelerado de una planta que crece espontáneamente en

el sotobosque, en especial el lulo con espinas, lo que conlleva al debilitamiento de los individuos ante ataques subsiguientes de plagas y enfermedades (Lobo, 1991).

Las hojas son órganos especializados en interceptar la luz necesaria para la actividad fotosintética, la cual es capturada por los cloroplastos; ello se complementa con el abastecimiento de agua por parte de los haces vasculares y la toma de CO₂ a través de los poros estomáticos, los cuales son capaces de modificar rápidamente su grado de apertura (Lambers *et al.*, 1998). De todos los órganos de las plantas, las hojas son los más flexibles para responder a las condiciones del medio ambiente; en éstas, los efectos de estrés por condiciones ambientales o heterogeneidad se reflejan más que en el tallo o la raíz, (Cañizares *et al.*, 2003). Según Sprugel *et al.* (1996) en el follaje, las adaptaciones a la luz incluyen variaciones del tamaño, la densidad y la posición de los estomas; además, en plantas expuestas a pleno sol las hojas por lo regular son más gruesas y tienen una mayor masa por área que las resguardadas a la sombra.

Chaves (1991) se refiere a los estomas como estructuras vegetales por medio de los cuales entra el CO₂ necesario para



Figura 1. Morfología del lulo (*Solanum quitoense* Lam.). Apariencia del material sin espinas (SE): a) dosel, b) tallos y frutos; y de la variedad con espinas (CE): c) dosel, d) tallos y frutos.

la fotosíntesis; sin embargo, a través de ellos también se realiza la transpiración (salida de vapor de agua), proceso físico mediante el cual la planta regula su temperatura. Debido a la interacción entre los dos procesos citados, algunos investigadores han trabajado en la búsqueda de alternativas para mejorar el uso eficiente del agua (relación fotosíntesis / transpiración), teniendo en cuenta que la liberación de agua ocurre principalmente por los estomas y equivale al 99% del total de agua tomada por las raíces (Srinivasa, 1985; Bruggink *et al.*, 1987). Además, Chaves (1991) plantea que dicho proceso genera una tensión que se transmite hacia los vasos xilemáticos, donde se origina una succión que permite la entrada de agua y sales minerales al vegetal que favorece el buen desarrollo de los individuos. Lo anterior muestra la importancia que tienen los estomas en procesos fisiológicos fundamentales como son la nutrición, la fotosíntesis y la regulación de la temperatura.

Roth *et al.* (1986) plantearon que, en los estudios relacionados con la anatomía foliar, se deben considerar características anatómicas individuales; entre ellas la densidad estomática (DE), que puede ser alta o baja y parece relacionarse con ciertas familias botánicas; estos autores también señalaron la existencia de una relación conspicua entre la DE y el tamaño de las células oclusivas: se presentan altas densidades en plantas con células oclusivas pequeñas.

La frecuencia o densidad estomática es bastante sensible a las condiciones ambientales, lo que permite observar diferencias entre individuos de la misma especie, hojas del mismo ejemplar y sectores de una misma hoja (Esau, 1977); al respecto, Casson y Gray (2008) señalan que el patrón de distribución estomático en la lámina foliar es ampliamente variable entre especies y está regulado por un mecanismo que mantiene el espacio mínimo de una célula entre estomas en

las plantas con ruta fotosintética C_3 , entre las cuales se encuentra el lulo (Medina, 2003 y Medina *et al.*, 2006). Leegod (1993) ha contabilizado un promedio de 40 a 300 estomas/mm² en el envés. Algunos autores como Larcher (2003), mencionan un rango entre 200 y 600 estomas/mm² en especies siempre-verdes, como lo es el lulo. Otra característica importante es la distribución de los estomas en la superficie de la lámina foliar; si estas estructuras se ubican en la epidermis superior, las hojas se conocen como epiestomáticas, pero si se encuentran en la inferior, las hojas son hipostomáticas; si se presentan en ambas superficies, adaxial y abaxial, son anfiestomáticas (Flores-Viandas, 1999).

Barrientos-Priego *et al.* (2003), afirmaron que varias funciones fisiológicas importantes de los vegetales implican intercambio gaseoso entre la hoja y la atmósfera y se llevan a cabo a través de los estomas de la epidermis foliar, por lo que la elucidación de la morfología, densidad y frecuencia de éstos es importante para comprender los procesos citados, los cuales, incluso a nivel intraespecífico, se ven afectados cuantitativamente por las condiciones ambientales.

Teniendo en cuenta que la hoja es el órgano en el cual se realiza la fotosíntesis, proceso que es fundamental para la productividad, la presente investigación —realizada bajo condiciones de plena exposición solar—, tuvo como propósito conocer la anatomía foliar de los dos tipos de materiales de lulo disponibles: con espinas (CE) y sin espinas (SE); estos materiales genéticos tienen diferentes requerimientos de irradiación debido a los distintos hábitat lumínicos en los que se desarrollaron espontáneamente o fueron adaptados por selección antrópica (Medina, 2003; Medina *et al.*, 2006).

MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación formó parte del proyecto “Estudio de algunos aspectos fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño (bh-MB)”, el cual se adelantó de manera coordinada entre la Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín, la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (CORPOICA)

y el programa de Fisiología Vegetal del Centro Nacional de Investigación en Café (CENICAFÉ en Chinchiná, Caldas).

Los materiales genéticos se sembraron en el Centro de Investigación La Selva (Rionegro, Antioquia) de CORPOICA ubicado a 06° 08' 06'' de latitud norte y 75° 25' 03'' de longitud oeste, con altitud de 2.120 m.s.n.m., temperatura promedio de 17°C y humedad relativa media del 78%, en la zona de vida bh-MB; los tejidos se procesaron en el Laboratorio de Fisiología Vegetal de CENICAFÉ. Se estudiaron los genotipos de lulo 'NM' (CE) y 'SV80' (SE) procedentes de la colección colombiana de *Solanum quitoense* Lam. manejada por CORPOICA; estos materiales habían sido previamente descritos por Medina *et al.* (2006).

Las muestras destinadas al estudio de la anatomía foliar se obtuvieron de parcelas sembradas con un diseño de bloques completos al azar con cuatro repeticiones. De cada una de las parcelas sembradas se extrajeron hojas completamente expandidas, en dos estados de desarrollo (recién transplantadas y en floración), de los tres estratos (tercios) de la planta (Medina *et al.*, 2006). De las hojas se tomaron segmentos cuadrados de 1 cm de lado y se les aplicó la metodología descrita por Londoño *et al.* (2002) para la posterior observación de cinco campos por hoja en un microscopio Southern Precision No. 1864 a 100X, 400X y 1.000X. Con la lectura promedio obtenida de los cinco campos por planta, para el largo y el ancho del parénquima y para los diámetros mayor y menor de los idioblastos, se realizó un análisis de varianza y luego una partición de medias mediante el empleo de la prueba de Duncan con un nivel de confiabilidad del 95%.

Complementariamente, se llevó a cabo el conteo de estomas en dos etapas del cultivo: reproductiva (100 días después del transplante, DDT) y productiva (252 DDT), en ocho plantas al azar por genotipo (dos por repetición). Las hojas se obtuvieron de los tres estratos o tercios de la planta, de acuerdo con su posición: hoja 3 del tercio superior; hoja 5 correspondiente al tercio medio y hoja 8 ubicada en el tercio inferior. En la parte media de la lámina foliar, tanto en la haz como en el envés, se aplicó barniz para uñas transparente y luego se procedió a desprender la capa de esmalte. En las impresiones dejadas, con

ayuda del microscopio descrito anteriormente y a un aumento 100X, se procedió al conteo de los estomas, con visualización de 20 campos por estrato y por genotipo. Con el promedio por tratamiento, derivado de las combinaciones de las dos etapas de cultivo y los tres estratos de la planta, se realizó un análisis de varianza y luego se aplicó una partición de medias a través de la prueba de Duncan con un nivel de confiabilidad del 95%.

RESULTADOS

Histología de la lámina foliar

En las etapas vegetativa y reproductiva no se observaron diferencias importantes entre las estructuras de la lámina foliar en los dos materiales. Tanto la epidermis adaxial como la abaxial son monoestratificadas, formadas por células cuadrangulares o rectangulares. Se identificaron tricomas estrellados y no glandulares, los cuales están en mayor abundancia en el envés foliar, es decir en la epidermis inferior. El parénquima de empalizada exhibió una sola capa de células, de forma prismática, que ocupaban más de la mitad del espesor de la lámina foliar; estas células eran más largas que anchas (Figura 2a). Además, pudo observarse que en el tejido cercano al margen foliar de las hojas en formación, las células pierden la forma alargada, se tornan redondeadas y presentan espacios intercelulares entre ellas.

Igualmente, el parénquima esponjoso está conformado por células redondeadas, con presencia de espacios intercelulares o cámaras aeríferas (Figura 2a). También se visualizaron cloroplastos en todo el mesófilo (Figura 2b), más abundantes en la parte superior y media del mesófilo foliar. A nivel de las nervaduras (Figura 3), se apreciaron haces vasculares bicolaterales, los cuales presentaron floema a ambos lados del xilema, o sea en las posiciones adaxial y abaxial; adicionalmente, se encontraron idioblastos rodeando los haces vasculares.

Se presentaron diferencias en las estructuras de los tres estratos de la planta; así, en la accesión CE se apreció parénquima de empalizada compacto en los tercios superior e intermedio, mientras que en el inferior se destacó la presencia de espacios entre sus células que se comu-

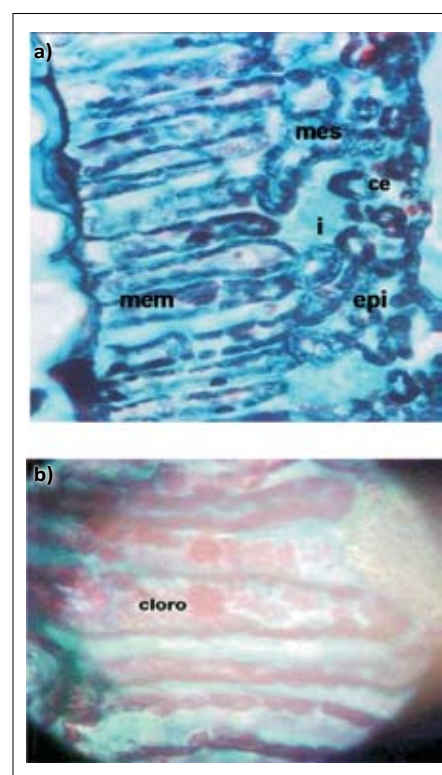


Figura 2. Histología de la lámina foliar de la variedad de lulo con espinas (CE), 400X: a) vista de la epidermis superior o adaxial y la inferior o abaxial (epi), el mesófilo o parénquima en empalizada (mem), los idioblastos (i), el mesófilo o parénquima esponjoso (mes) y cámara subestomática (ce); b) lulo con espinas, 1.000X: cloroplastos (cloro).

nicaban con las del parénquima esponjoso. En el tejido lagunar, desde la primera capa del vegetal, se observó un aumento progresivo en la cantidad de los espacios intercelulares o meatos y en la presencia de cámaras subestomáticas (Figura 2a).

Por su parte, en la población SE, se distinguió un mesófilo de empalizada muy compacto, con pocos espacios intercelulares en los estratos superior y medio, mientras que en el primer tercio se determinó la presencia de tejido con células tipo esclereidas (Figura 3a); en la capa inferior se observaron espacios aeríferos entre los componentes del mesófilo esponjoso (Figura 4).

Tamaño del parénquima de empalizada y de los idioblastos

Al comparar el tamaño (largo y ancho) de las células del parénquima en empalizada de las hojas en las plantas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.), se encontraron

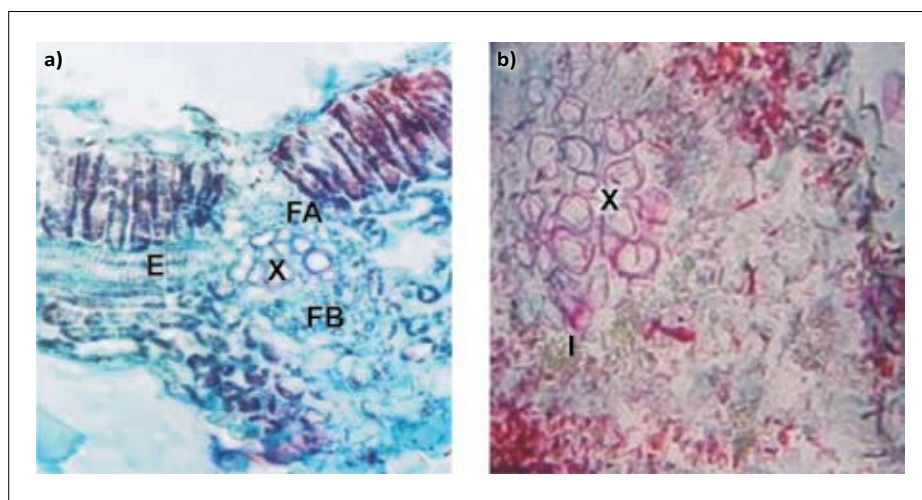


Figura 3. Histología de la lámina foliar de la variedad de lulo sin espinas (SE), 400X. Corte transversal de la hoja a nivel de las nervaduras: a) Haces vasculares bicolaterales, con floema adaxial (FA) y floema abaxial (FB), idioblastos y esclereidas (E). b) Idioblastos (I) rodeando el xilema (X).

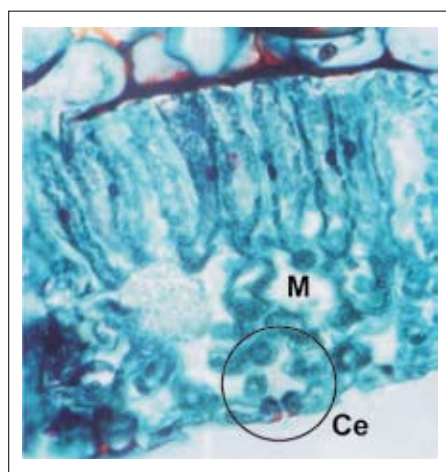


Figura 4. Corte transversal de la hoja del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) sin espinas (SE), 400X: se puede apreciar la estructura de las cámaras subestomáticas (Ce) y la de los espacios intercelulares o meatos (M) a nivel del mesófilo, específicamente en el parénquima esponjoso.

diferencias entre los dos tipos de materiales, con (CE) y sin espinas (SE), y entre los diferentes tercios de la planta.

En la Figura 5a, en la que se comparan el ancho de las células del parénquima de empalizada entre las dos poblaciones (CE y SE) y los tres estratos del dosel (superior, medio e inferior), se observa que en el superior no hubo diferencias significativas entre las células (prueba de Duncan $P < 0,05$). En el tercio medio, las células del material SE fueron proporcionalmente más anchas que las del CE; finalmente, en

el tercio inferior del material SE, las células del parénquima de empalizada fueron más angostas que las del CE.

En la Figura 5b se puede observar una situación similar a la anterior al comparar la longitud de las células del parénquima en empalizada entre las variedades CE y SE y en los tres tercios del dosel. En el superior no hubo diferencias significativas en la longitud de las células de ambos genotipos; en el tercio medio se aprecia que en la población SE las células son más largas que en la CE, pero en el inferior, las células en empalizada de las hojas del taxón CE tienen mayor longitud que las de SE ($P < 0,05$). En el parénquima esponjoso no se estableció diferencia significativa alguna entre las poblaciones estudiadas.

Con relación al tamaño de los idioblastos, la Figura 6a corresponde a la comparación del diámetro mayor; el ecotipo de lulo CE no exhibió diferencias estadísticas significativas entre las hojas de los diversos estratos de la planta; en contraste, en el material SE se observó que el diámetro mayor de los idioblastos del estrato medio tenía un mayor valor en comparación con el del follaje de los otros dos tercios del

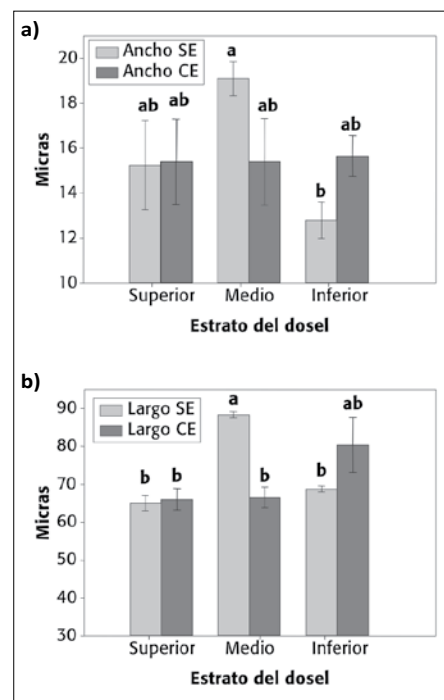


Figura 5. Anatomía del parénquima de empalizada en los tres tercios de plantas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) con espinas (CE) y sin espinas (SE): a) ancho y b) largo. Tratamientos marcados con la misma letra no presentan diferencias significativas (prueba de Duncan, $P < 0,05$).

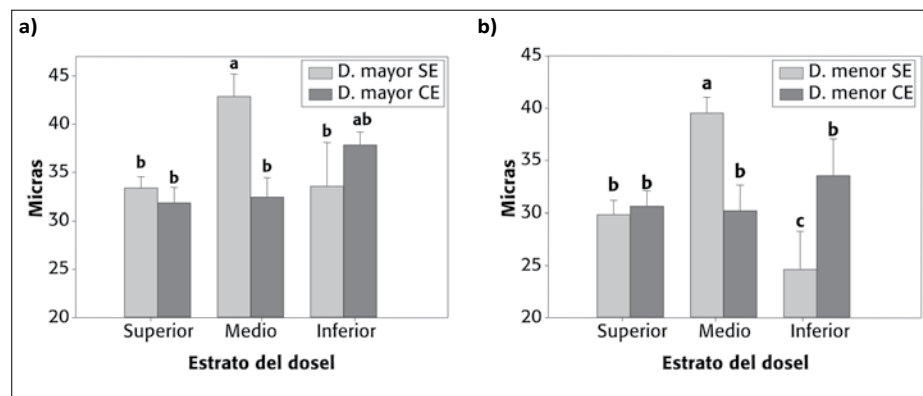


Figura 6. Diámetro mayor (a) y menor (b) de los idioblastos en los tres estratos de las plantas de dos ecotipos de lulo (*Solanum quitoense* Lam.): con espinas (CE) y sin espinas (SE). Tratamientos marcados con la misma letra no presentan diferencias significativas (prueba de Duncan, $P < 0,05$).

vegetal ($P < 0,05$). Complementariamente, como puede verse en la Figura 6b, no hubo diferencias para el diámetro menor de los idioblastos entre estratos para el caso del material CE; por el contrario, en el ecotipo SE hubo diferencias significativas ($P \leq 0,05$) en las medidas del diámetro menor de los idioblastos entre los tercios, así: medio>superior>inferior.

Densidad estomática

En ambas poblaciones, CE y SE, se encontró un bajo número o ausencia total de estomas en la haz, tanto en la etapa productiva (fructificación) como en la reproductiva (floración), sin diferencias estadísticas significativas entre materiales y estratos (datos no incluidos).

La Figura 7a incluye el número de estomas/mm² del envés foliar en los estratos superior, medio e inferior del material CE en las etapas reproductiva y productiva. Por su parte, la Figura 7b revela el comportamiento de esta variable en el lulo SE durante las mismas etapas. Como puede apreciarse, en la etapa reproductiva de la variedad de lulo CE, se pudo constatar mayor densidad estomática abaxial en los estratos superior y medio, sin diferencias significativas entre éstos, pero sí respecto del tercio inferior ($P < 0,05$). En la etapa productiva (Figura 7b) fue evidente en el lulo CE un incremento significativo del número de estomas desde el estrato inferior al superior ($P < 0,05$). Igualmente, en este deme se encontró aumento del número de estomas/mm², de la fase reproductiva a la productiva, en los tercios medio y superior, sin que esto se apreciara en el inferior (prueba de Duncan, $P < 0,05$) (Figuras 7a y b).

Con relación al lulo SE en la fase reproductiva (Figura 7a), se encontró una densidad estomática mayor en los estratos medio e inferior, con diferencias respecto del estrato superior, mientras que en la fase productiva se apreció una alta densidad en las hojas del tercio medio, con diferencias significativas con los estratos superior e inferior. También fue claro el crecimiento significativo del número de estomas desde el período reproductivo al productivo, con un valor máximo para los dos materiales de 125 estomas/mm² en el estrato medio del material SE durante la fase productiva, el cual difiere significativamente de los demás valores obtenidos ($P < 0,05$) (Figura 7b).

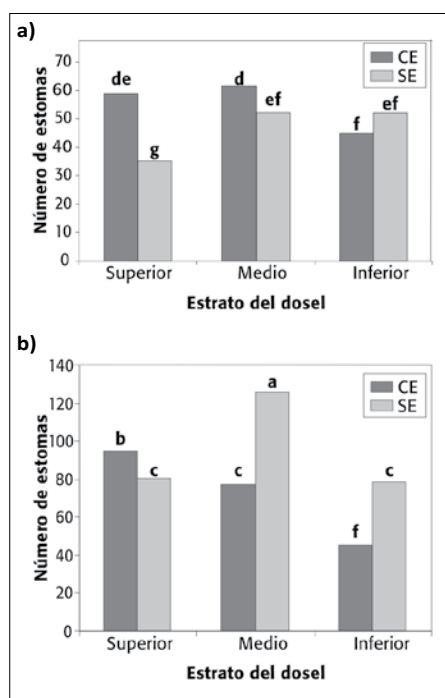


Figura 7. Número de estomas/mm² en el envés de hojas de los tres estratos de plantas de lulo (*Solanum quitoense* Lam.) durante las fases reproductiva (a) y productiva (b) en los materiales con espinas (CE) y sin espinas (SE). Los tratamientos marcados con la misma letra no presentaron diferencias significativas, lo cual se extiende a comparaciones entre las Figuras 7a y 7b (prueba de Duncan, $P < 0,05$).

DISCUSIÓN

Histología de la lámina foliar

Las hojas son los órganos de la planta que están más expuestos a las condiciones ambientales aéreas; en tal sentido, las modificaciones de los atributos foliares se interpretan como adaptaciones a los cambios ambientales. En efecto, las variaciones en las características morfológicas y anatómicas foliares han sido descritas en muchas especies y se han relacionado, especialmente con la cantidad de luz que reciben y la disponibilidad de agua (Kaufmann y Troendle, 1981; Fahh y Cutler, 1992; Niinemets y Kull, 1994; Smith, *et al.*, 1997), así como también por alteración de los componentes de la conductancia del CO₂ desde las cavidades subestomáticas hasta los sitios de carboxilación (Solís y Ferruci, 2000).

En los dos tipos de plantas del lulo, CE y SE, el parénquima de empalizada exhibió una sola capa de células, lo cual también fue reportado por Aguirre y Jara-

millo (2006) en un estudio realizado con los mismos ecotipos de la investigación presente. Esta condición ha sido observada, de acuerdo con Granada-Chacón y Benítez (2004), en otras especies del género *Solanum* como *S. acerifolium* Dunal, *S. agrarium* Sendtn., *S. capsicoides* All. y *S. mammosum* L. Según Metcalfe y Chalk (1979), el número de estratos del parénquima de empalizada puede variar entre especies con posibilidades que ocurra polimorfismo entre individuos del mismo taxón; éste se comporta como un paquete de 'fibras ópticas' ante la luz direccional, lo que favorece la penetración de los haces lumínicos hacia capas más profundas del mesófilo (Universidad Complutense, 1999). Igualmente, la presencia en el tercio superior de células tipo esclereidas concordó con una serie de informes de esta índole en otros taxa de Solanaceae (Solereder, 1908).

El parénquima esponjoso, caracterizado por grandes espacios intercelulares que acumulan aire, probablemente amortigua los cambios de temperatura en el ciclo diario (Ragonese, 1990), a la vez que le proporciona rigidez a la lámina foliar (Torres y Gaviria, 2005).

En el estudio actual, realizado bajo condiciones de plena exposición solar, fue evidente en las dos poblaciones evaluadas una mayor presencia de cloroplastos en los estratos superior y medio de las plantas, lo cual se apreció claramente en los cortes histológicos (Figuras 2 a y b). Al respecto, Medina *et al.* (2006) reportaron en los dos materiales evaluados variaciones en la tasa de fotosíntesis entre los diversos tercios de la planta y en las distintas etapas ontogénicas; en efecto, hallaron que a partir de cierta edad las hojas del estrato inferior no son activas fotosintéticamente sino que respiran, lo cual es un índice de senescencia del follaje. Igualmente, Aguirre y Jaramillo (2006), en estudios de incidencia lumínica que incluyeron los demes de lulo CE y SE, señalaron que la disposición de los cloroplastos varió según la intensidad lumínica que recibieron los ejemplares.

En este estudio se reportó la presencia de tricomas, lo cual había sido registrado previamente por Whalen *et al.* (1981) en especies de la sección *Lasiocarpa* a la cual pertenece el lulo; los autores consideraron

que los tricomas tenían valor sistemático para diferenciar entre las especies de este clado. Éstos, de acuerdo con Wagner *et al.* (2004), se pueden manifestar en diversos estados del desarrollo de los órganos y su densidad, forma, textura de la superficie y orientación puede tener influencia en diversos aspectos fisiológicos y ecológicos. A estas estructuras se le han asignado diferentes funciones que incluyen, entre otras, obstaculizar el movimiento de los insectos (Kennedy, 2003), regular la temperatura, mitigar la pérdida de agua por reflexión, aumentar la reflectancia incremental de la luz, incluyendo la UV (Ehleringer, 1984), y absorber agua y nutrientes (Werker, 2000).

Los idioblastos observados en las dos poblaciones de lulo analizadas almacenaban cristales de oxalato de calcio. Éste es un proceso celular altamente controlado más que una simple actividad de concentración. La formación de estos cristales ha sido estudiada por Horner y Wagner (1995), Webb (1999) y Nakata (2003) citados por Nitta *et al.* (2006), quienes señalaron que provienen del ácido oxálico, el cual se forma en los vegetales por diversas rutas metabólicas, las que fueron discutidas por Franceschi y Horner (1980). Estos autores señalaron diversas funciones de los cristales y los idioblastos: regulación de los equilibrios iónicos, remoción y acumulación de los cristales para prevenir toxicidad, reabsorción de éstos en condiciones de deficiencia de calcio, soporte estructural y defensa de la planta contra comedores del follaje, aspecto importante en taxa con bajo grado de domesticación como es el caso del lulo (Lobo, 2006).

En *Solanum habrochaites* Knapp, Sponer (sin. *Lycopersicon hirsutum* Humb., Bompl.), planta de la familia Solanaceae, se ha reconocido la resistencia a muchos insectos plaga, aspecto que ha sido atribuido a diversos factores que incluyen, entre otros, la presencia de idioblastos con oxalatos de calcio (Leite *et al.*, 1999). Por su parte, Finley (1999) señaló que estas sustancias —producto del metabolismo de CaO_x —, son tóxicas y su acumulación es una forma de excreción que es aprovechada por la planta para prevenir el consumo por parte de los herbívoros, pues los cristales provocan irritación de las mucosas bucales en estos animales.

Lobo (2006) afirmó que la presencia de los idioblastos con cristales de oxalato de calcio en lulo es una característica asociada con un bajo grado de domesticación de la especie. Según Wu *et al.* (1997), la presencia o ausencia de idioblastos en diversas especies de Solanaceae es un carácter de importancia para entender las relaciones evolutivas de las especies y grupos de esta familia botánica.

La ubicación de los idioblastos alrededor de los haces vasculares en las hojas del estudio actual concuerda con lo descrito por Wu *et al.* (1997) quienes señalaron que éstos se localizan especialmente en la zona que rodea dichos tejidos. Lo anterior, de acuerdo con Franceschi y Horner (1980), apoya la sugerencia de que la formación de cristales de oxalato de calcio en las plantas puede también relacionarse con la evaporación del agua. Es importante anotar que estos cristales se han asociado, especialmente, con especies leñosas (Wu *et al.*, 1997), categoría a la cual pertenece el lulo.

Tamaño del parénquima de empalizada y de los idioblastos

Klich (2000) resaltó que las hojas son los órganos que están más expuestos a alta irradiación y baja humedad del aire, y que las láminas foliares del estrato superior son más delgadas que las del tercio medio, por estar estas últimas expuestas a cierto grado de autosombrío recibido del follaje del tercio terminal; esto conduce a la modificación de su ángulo de inserción de erectofilas a plagiofilas, aspecto que se ha apreciado en diversos estudios realizados con lulo hasta el momento por el primer autor de este artículo (datos no publicados).

Los primeros trabajos que relacionan la anatomía foliar y las características de intercambio gaseoso fueron realizados en plantas C_3 . Para Moreno *et al.* (2002) la estructura de la hoja y su anatomía influyen la fotosíntesis y señalaron que la función está determinada genéticamente, con un papel importante en su expresión por parte del medio ambiente. En tal sentido, Nobel *et al.* (1975) demostraron que los índices fotosintéticos más altos, en hojas más gruesas de plantas C_3 , podrían resultar de cambios en la morfología interna de las hojas. La mayor longitud de las células del parén-

quima en empalizada que se reporta en la presente investigación, en los estratos medio y superior del deme SE, podría estar relacionada con las condiciones que facilitan el movimiento del CO_2 de los estomas a los cloroplastos y, por tanto, con una mayor tasa fotosintética. En el contexto anterior, Medina *et al.* (2006) observaron variaciones en la tasa de fotosíntesis en los tres estratos y en las distintas etapas ontogénicas de los mismos materiales de lulo analizados en este trabajo.

Como corolario a la histología foliar y a las medidas de las células de empalizada que se presentan, es pertinente indicar que la estructura de las hojas puede ser influida en forma notoria por el nivel de luz, lo cual parece depender de la especie. Así, en concordancia con las afirmaciones de Klich (2000) sobre el efecto de la incidencia lumínica en el espesor de las hojas, las del tercio superior —sometidas a mayor nivel de irradiación—, fueron más delgadas que las del medio en el estudio actual. Sobre lo precedente, Queiroz *et al.* (1992), en sus trabajos con café, llegaron a resultados diferentes al señalar que un incremento en la intensidad lumínica produce aumentos en el grosor de las hojas. Lo anterior, podría relacionarse con comportamientos diferentes entre especies ante la irradiación. Los mismos autores indicaron que en sus investigaciones el grado de iluminación influyó en forma directa en la masa foliar específica, el desarrollo de la epidermis y del parénquima, y en el número total de células por limbo foliar.

Densidad estomática

Los estomas, de acuerdo con Rob *et al.* (2005), pueden considerarse como válvulas de conducción hidráulica en la superficie de la hoja que se abren para permitir la toma de CO_2 y se cierran para prevenir la pérdida excesiva de humedad, lo cual es regulado por condiciones ambientales, tales como la luminosidad, el CO_2 y la humedad. Los resultados señalan que el lulo es una planta hipoestomática, esto es, que tiene sus estomas en el envés, con ausencia de éstos en la haz (Verdugo *et al.*, 2002). Esta característica, que puede llegar a cambiar en ciertas etapas del crecimiento de la planta o como respuesta a estímulos ambientales, llevó a Esau (1977) a afirmar que pueden ocurrir diferencias

intraespecíficas para este atributo, también entre hojas de la misma planta y aún en sectores de una hoja.

Barrientos-Priego *et al.* (2003) indicaron que diversas funciones fisiológicas importantes en las plantas superiores, involucran intercambio gaseoso entre la atmósfera y la hoja, lo cual se hace generalmente a través de los estomas en la epidermis; por ello, es importante la información acerca de la morfología y la densidad estomática. Esta última, en el envés de las plantas de lulo de la investigación presente, presentó valores típicos de las plantas C_3 (Verdugo *et al.*, 2002). Cabe señalar que Medina *et al.* (2006) determinaron, en un trabajo de bioquímica realizado simultáneamente con la investigación presente, que *Solanum quitoense* es una planta C_3 , lo cual ocurre normalmente en plantas cuyo hábitat espontáneo es el sotobosque, como es el caso del lulo. Además, en los cortes histológicos practicados no se apreció la estructura de células en corona, la cual, de acuerdo con Larcher (2003), es típica de las plantas C_4 .

Los valores de densidad estomática de los materiales de lulo se ajustan a los hallados para otros taxa de la familia Solanaceae. Así, en el tomate (*Lycopersicon esculentum* Mill., sin. *Solanum lycopersicum*), se han registrado en la haz 96 estomas/mm² y en el envés 203 estomas/mm², mientras que en la papa (*Solanum tuberosum* L.) se han contado 51 estomas/mm² en la haz y 161 estomas/mm² en el envés (Verdugo *et al.*, 2002). Igualmente, Cosa (2002), en un estudio anatómico llevado a cabo en tres especies de Solanaceae, encontró que los estomas eran más abundantes en la superficie abaxial que en la adaxial. La presencia en las hojas del mesófilo de los tejidos de empalizada y lagunar, ha sido considerada importante en especies con hojas hipostomáticas, como es el caso del lulo, ya que permite una resistencia constante a la difusión de gases en la capa limítrofe, lo cual maximiza la eficiencia fotosintética (Universidad Complutense, 1999).

En el presente estudio, el lulo con espinas (CE) exhibió la mayor cantidad de estomas por unidad de área en el estrato superior; en tanto que en el lulo sin espinas (SE), esto acaeció en el tercio medio. En este último material, Medi-

na *et al.* (2006) reportaron una tasa de fotosíntesis incremental durante la fase reproductiva en el estrato superior del material SE, significativamente superior a la de los otros tercios. Lo anterior, en combinación con la densidad estomática hallada para el lulo SE, no concuerda con lo reportado por Wen y Chen (1998) en estudios realizados en arroz, quienes informaron una relación directa entre la capacidad fotosintética y el número de estomas por área foliar.

Con las divergencias en la densidad estomática que se constataron entre las distintas etapas ontogénicas, se ha puntualizado que el mecanismo de control durante el desarrollo de la hoja no está completamente establecido (Ferris *et al.*, 2002); se dispone de indicios de la influencia genética en los mecanismos de regulación relacionados con el inicio del desarrollo de los estomas (Dolan y Okada, 1999; y Gray *et al.*, 2000, citados por Ferris *et al.*, 2002). Igualmente, se han identificado mutantes cuya respuesta es el incremento cuantitativo de estos órganos.

CONCLUSIONES

No se aprecian diferencias notables en la histología de la lámina foliar entre los materiales de lulo con espinas (CE) y sin espinas (SE), clasificados como *S. septentrionale* y *S. quitoense*, en las etapas ontogénicas reproductiva y productiva, bajo condiciones de plena exposición solar.

Al respecto, ambas epidermis son monoestratificadas, con células cuadradas o rectangulares. El parénquima de empalizada, que exhibe una única capa de células prismáticas, ocupa más de la mitad de la lámina foliar. Por su parte, el parénquima esponjoso muestra células redondeadas con presencia de cámaras aeríferas; además, hay cloroplastos en todo el mesófilo, presencia de ideoblastos rodeando los haces vasculares y tricomas no glandulares y estrellados en ambas epidermis.

En las variedades de lulo estudiadas se presentaron diferencias morfológicas entre los materiales con y sin espinas, y entre los estratos de las plantas; esto se tipificó a nivel del parénquima de empalizada, el cual fue compacto en los

tercios superior y medio del follaje en la población CE y muy compacto en la SE, con espacios entre las células en las hojas del tercio inferior de las plantas de ambos ecotipos, lo cual se supone se encuentra asociado con la senescencia foliar en esta porción del vegetal.

También fueron evidentes tamaños diferenciales en cuanto al largo y ancho del parénquima de empalizada, entre los estratos de los dos tipos de materiales estudiados, con mayor longitud y ancho de éste en el tercio medio del ecotipo SE, y sin diferencias al respecto entre el follaje de los tres estratos del deme CE.

El lulo es una planta hipostomática, con un mayor número de estomas en el estrato medio del material SE durante la etapa productiva y en el tercio superior de las hojas de la población CE durante la fase reproductiva.

Los datos logrados, sobre densidad estomática y ausencia de tejidos con células típicas de las plantas C_4 , apoyan la clasificación del lulo en la categoría C_3 , lo cual ocurre normalmente en plantas cuyo hábitat espontáneo es el sotobosque, lo que se confirma en el lulo.

AGRADECIMIENTOS

Los autores reconocen y agradecen a la Dirección de Investigación de Medellín –DIME– de la Universidad Nacional, por el apoyo financiero al proyecto “Estudio de algunos aspectos fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam.) en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño” código Quipu: 20201004413. Así mismo, al Centro Nacional de Investigaciones del Café –CENICAFE–, por participar y permitir el uso de las instalaciones del Laboratorio de Fisiología Vegetal.

BIBLIOGRAFÍA CITADA

- Aguirre, J.J y S. Jaramillo. 2006. Incidencia de la radiación lumínica en el desarrollo vegetativo y reproductivo del lulo (*Solanum quitoense* Lam.). Trabajo de grado, Ingenieros Agrónomos. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 144 p.
- Barrientos-Priego, A.F.; M.W. Borys; C. Trejo y L. López-López. 2003. Índice y densidad estomática en plántulas de tres razas de aguacatero. Rev. Fitotec. Mex. 26(4): 285-290.

- Bruggink, G.T.; H.E. Schouwink y E.A.J.M. Coolen. 1987. Effects of different day and night osmotic pressure of the nutrient solution on growth, water potentials and osmotic potentials of young tomato plants in soilless culture. *Soiless Culture* 3(2): 8-19.
- Cañizares, A.; M.E. Sanabria; D. Rodríguez y Y. Perozo. 2003. Características de los estomas, índice y densidad estomática de las hojas de lima Tahití (*Citrus latifolia* Tanaka) injertada sobre ocho patrones cítricos. *Revista UDO Agrícola* 3(1): 59-64.
- Casson, S. y J.E. Gray. 2008. Influence of environmental factors on stomatal development. *New Phytologist* 178: 9-23.
- Chaves, M.M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *J. Expt. Bot.* 42:1-16.
- Cosa, M.T.; M. Hadid; N. Dottori y G. Bruno. 2002. Anatomía de órganos vegetativos en *Solanum palinacanthum*, *S. sisymbriifolium* y *S. euacanthum* (Solanaceae). Universidad Nacional Autónoma de México. *Anales del Instituto de Biología, Serie Botánica*; No. 73: 1-38.
- Ehleringer, J. 1984. Ecology and ecophysiology of leaf pubescence in North American desert plants. En: Rodríguez E., P.L. Haley e I. Mehta (eds.). *Biology and chemistry of plant trichomes*. Plenum Press, New York. pp. 113-132.
- Esau, K. 1977. *Anatomy of seed plants*. John Wiley & Sons, Inc. New York. 240 p.
- Fahn, A. y D.F. Cutler. 1992. *Xerophytes*. Gebrüder Borntraeger, Berlín (Alemania). 180 p.
- Ferris, R.; L. Long; S.M. Bunn; K.M. Robinson; H.D. Bradshaw; A.M. Rae y G. Taylor. 2002. Leaf stomatal and epidermal cell development: identification of putative quantitative trait loci in relation to elevated carbon dioxide concentration in poplar. *Tree Physiology* 22: 633-640.
- Finley, D.S. 1999. Patterns of calcium oxalate crystals in young tropical leaves: a possible role as an anti-herbivory defense. *Rev. Biol. Trop* 47(1-2): 27-31.
- Flores-Viandas, E. 1999. La planta. Estructura y función. Vol 1. Libro Universitario Regional (LUR). Costa Rica.
- Franceschi, V.R y H.T. Horner Jr. 1980. Calcium oxalate crystals Plants. *Botanical Review* 46: 361-427.
- Granada-Chacón, W.A. y C.E. Benítez. 2004. Anatomía foliar de cuatro especies de *Solanum* L. sección *Acanthophora* Dunal en Venezuela. *Acta Científica Venezolana* 55: 13-26.
- Horner H.T. Jr. y B.L. Wagner. 1995. Calcium oxalate formation in higher plants. En: Khan S.R. (ed). *Calcium oxalate in biological systems*. CRC Press, Boca Ratón (Fla, EUA). pp 53-72. Citados por: Nitta, I.; A. Kida; Y. Fujibayashi; H. Katayama y Y. Sugimura. 2006. Calcium carbonate deposition in a cell wall sac formed in mulberry idioblasts. *Protoplasma* 228: 201-208.
- Kaufmann, M.R. y C.A. Troendle. 1981. The relationship of leaf area and foliage biomass to sapwood conducting area in four subalpine forest tree species. *Forest Sci.* 27: 477- 482.
- Kennedy, G.G. 2003. Tomato, pest, parasitoid, and predators: tritrophic interactions involving the genus *Lycopersicon*. *Ann. Rev. Entomol.* 48: 51-72.
- Klich, M.G. 2000. Leaf variations in *Elaeagnus angustifolia* related to environmental heterogeneity. *Environmental and Experimental Botany* 44: 171-183.
- Lambers, H.; F.S. Chapin y T.L. Pons. 1998. *Plant physiological ecology*. Springer-Verlag. New York, USA. 540 p.
- Larcher, W. 2003. *Physiological plant ecology. Ecophysiology and stress physiology of functional groups*. 4th ed. Springer, Berlín. 513 p.
- Leegod, R.C. 1993. Carbon dioxide concentrating mechanisms. En: P.J. Lea and R.C. Leegod (eds.). *Plant biochemistry and molecular biology*. John Wiley & Sons, Ltd. Chichester, U.K. pp. 42-72.
- Leite, G.L.D.; M. Picanço; R.N.C. Guedes y L. Skowronski. 1999. Effect of fertilization levels, age and canopy height of *Lycopersicon hirsutum* on the resistance to *Myzus persicae*. *Entomologia Experimentalis et Applicata* 91: 267-273.
- Lobo, M. 1991. Perspectivas de siembra del lulo o naranjilla (*Solanum quitoense* Lam). Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias, Palmira. *Boletín Técnico* 2(2): 125-130.
- Lobo, M. 2000. Papel de la variabilidad genética en el desarrollo de los frutales andinos como alternativa productiva. *Memorias 3er Seminario de Frutales de Clima Frio Moderado*. Centro de Desarrollo Tecnológico de Frutales, Manizales, noviembre 15 al 17 de 2000. pp. 27-36.
- Lobo, M. 2006. Empleo de la biotecnología para el conocimiento y la conservación de la biodiversidad. En: Resúmenes "I Congreso de Biotecnología UCO: La biotecnología una ciencia para la vida".
- Lobo, M.; E. Girard; J. Jaramillo y G. Jaramillo. 1983. El cultivo del lulo naranjilla. *Revista ICA-informa* XVII (2): 10-21.
- Londoño, X.; G.C. Camayo; N.M. Riaños y Y. López. 2002. Characterization of the anatomy of *Guadua angustifolia* (Poaceae: Bambusoideae) culms. *Bamboo Science and Culture* 16(1): 18-31.
- Medina C.I. 2003. Estudio de algunos aspectos fisiológicos del lulo (*Solanum quitoense* Lam) en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño. Tesis Magister en Ciencias Agrarias. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Universidad Nacional de Colombia, sede Medellín. 249 p.
- Medina, C.I.; E. Martínez; M. Lobo; J.C. López y N.M. Riaño. 2006. Comportamiento bioquímico y del intercambio gaseoso del lulo (*Solanum quitoense* Lam) a plena exposición solar en el bosque húmedo montano bajo del Oriente Antioqueño colombiano. *Rev. Fac. Nal. Agro. Medellín*. 59(1): 3123-3146.
- Metcalfe, C. R. y L. Chalk. 1979. *Anatomy of the dicotyledons*. 2.ed. Oxford: Clarendon. Press, 1979. 204 p.
- Moreno-Sotomayor, A.; A. Weiss; E.T. Paparozzi y T.J. Arkebauer. 2002. Stability of leaf anatomy and light response curves of field grown maize as a function of age and nitrogen status. *J. Plant Physiol.* 159: 819-826.
- Morton, J.F. 1987. Naranjilla (*Solanum quitoense* Lam., *Solanum angulatum* Lam.), pp. 425-428. In: Morton, J.F. (ed.). *Fruits of warm climates*. Creative Resources Systems Inc., Winterville (NC, EUA), 505 p.
- Nakata, P.A. 2003. Advances in our understanding of calcium oxalate crystal formation and function in plants. En: *Plant Sci* 164: 901-909. Citados por: Nitta, I.; A. Kida; Y. Fujibayashi; H. Katayama y Y. Sugimura. 2006. Calcium carbonate deposition in a cell wall sac formed in mulberry idioblasts. *Protoplasma* 228: 201-208.
- Niinemets, U. y K. Kull. 1994. Leaf weight per area and leaf size of 85 Estonian woody species in relation to shade tolerance and light availability. *Forest Ecol. Manage.* 70: 1-10.
- Nitta, I.; A. Kida; Y. Fujibayashi; H. Katayama y Y. Sugimura. 2006. Calcium carbonate deposition in a cell wall sac formed in mulberry idioblasts. *Protoplasma* 228: 201-208.
- Nobel, P.; L. Zaragozav y W. Smith. 1975. Relation between mesophyll surface area, photosynthetic rate, and illumination level during development for leaves of *Plectranthus parviflorus* Henckel. *Plant Physiol* 55: 1067-1070.
- Queiroz, R.; J. Irineu y M.L. Carvalho. 1992. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 4 (2): 99-105.
- Ragonese, A. 1990. Caracteres xeromorfos foliares de *Nassauvia lagascae* (Compositae). *Darwiniana* 30(1-4): 1-10.

- Rob, M.; G. Roelfserna y R. Hedrich. 2005. In the light of stomatal opening: new insights into the "Watergate". *New Phytologist* 167: 665-691.
- Roth, I., T. Merida y Y.H. Lindorf. 1986. Morfología y anatomía foliar de plantas de la Selva Nublada de Rancho Grande. Parque Nacional 'Henry Pittier'. El ambiente físico, ecología general y anatomía vegetal. Fondo Editorial. En: *Act. Cient. Venezolana* 205-241.
- Smith, W.K.; T.C. Vogelmann; E.H. Delucia; D.T. Bell y K.A. Shepherd. 1997. Leaf form and photosynthesis. *BioScience* 47: 785-793.
- Solereder, H. 1908. Systematic anatomy of the dicotyledons. En: *A handbook for laboratories of pure and applied botany*. Oxford : Oxford at the Clarendon Press, Vol. 1.
- Solís, S. y M.Y. Ferruci. 2000. Morfo-anatomía foliar en dos especies de *Cardiosperma* (Sapindaceae). Universidad Nacional de Nordeste. Buenos Aires, Comunicaciones Científicas y Tecnológicas, octubre de 2000. En: http://www.unne.edu.ar/cyt/2000/6_biologicas/b_pdf/b_009.pdf; consulta: octubre de 2006.
- Sprugel, D.G.; J.R. Brooks y T.M. Hinckley. 1996. Effects of light on shoot geometry and needle morphology in *Abies amabilis*. *Tree Physiology* 16: 91-98.
- Srinivasa Rao, N.K. 1985. The effects of anti-transpirants on leaf water status, stomatal resistance and yield in tomato. *J. Hort. Sci.* 60(1): 89-92.
- Torres, E.F. y J. Gaviria. 2005. Morfología y anatomía foliar de *Monochaetum meridense* (Melastomataceae). *Acta Bot. Venez.* 28(2): 197-212.
- Universidad Complutense, Madrid. 2000. Departamento de Biología Vegetal. Organografía y anatomía vegetal. En: <http://www.ucm.es/info/vegetal/Anatomia/Anatomia.htm>; consulta: enero de 2003.
- Verdugo, V.; A. Rojas; A. De León; B. Zambrano; S. Barrios; E. León; B. Ríos y M. Benavides. 2002. Estimación del índice estomático y la frecuencia estomática en cuatro variedades de ajo (*Allium sativum* L.). En: http://www.herbario.com.br/dataherb%20_rev_disc_univ_2_4/indiceestomalho.htm#log; consulta: enero de 2007.
- Vivar, H.E. 1968. Algunos estudios citológicos y genéticos sobre la naranjilla (*Solanum quitoense* Lamarck). Tesis. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas, Turrialba (Costa Rica). 230 p.
- Wagner, G.J.; E. Wang y R.W. Shepherd. 2004. New approaches for Studying and Exploiting an old protuberance, the plant trichome. *Annals of Botany* 93:3-11.
- Webb M.A. 1999. Cell-mediated crystallization of calcium oxalate in plants. En: *Plant Cell* 11: 751-761. Citados por: Nitta, I.; A. Kida; Y. Fujibayashi; H. Katayama y Y. Sugimura. 2006. Calcium carbonate deposition in a cell wall sac formed in mulberry idioblasts. *Protoplasma* 228: 201-208.
- Weng, J.H. y C.Y. Chen. 1998. Stomatal frequency associated with an sterase band in raice genotypes. En: <http://probe.nalusda.gov:8000/otherdoc/rgn5/V51V26.html>; consulta: mayo de 2003.
- Werker, E. 2000. Trichome diversity and development. *Advances in botanical research* 31: 1-35.
- Whalen, M.D.; D.E. Costich y C.B. Heiser. 1981. Taxonomy of *Solanum* section *lasiocarpa*. *Gentes Herbarium* 12(2): 41-129.
- Wu, C.C. y L.L. Kuo-Huang 1997. Calcium crystals in the leaves of some species of *Moraceae*. *Botanical Bulletin Academy Sinica*. 38: 97-104.