



Anatomía foliar relacionada con la ruta fotosintética en árboles de café (*Coffea arabica* L., var. Caturra Rojo) expuestos a diferentes niveles de radiación solar en la Sierra Maestra, Granma, Cuba

Leaf anatomy related to photosynthetic pathway in coffee trees (*Coffea arabica* L., var. Caturra Rojo) exposed to different solar radiation levels at Sierra Maestra, Granma, Cuba

Luis Alfredo Rodríguez Larramendi ^{1*}, Francisco Guevara Hernández ², Heriberto Gómez Castro ², María Fonseca Flores ³, Julio Cesar Gómez Castañeda ² y René Pinto Ruiz ²

¹ Universidad de Ciencias y Artes de Chiapas, Sede Villa Corzo, Chiapas, México. ² Facultad de Ciencias Agronómicas, Universidad Autónoma de Chiapas, México. ³ Red de Estudios para el Desarrollo Rural (RED AC), Chiapas, México.

*Autor para correspondencia: luislarra2012@gmail.com

Rec.:22.10.2014 Acep.: 23.07.2015

Resumen

Se diseñó un experimento de campo con el objetivo de investigar el efecto de diferentes niveles de exposición solar (Pleno sol, Sombra regulada y Sombra no regulada) sobre la anatomía foliar de árboles de café (*Coffea arabica* L., var. Caturra Rojo) en una localidad de la Sierra Maestra, en la provincia Granma, Cuba. Se realizaron estudios histológicos y morfológicos foliares que incluyeron el área foliar de hojas individuales, el grosor de la lámina foliar, de los parénquimas en empalizada y esponjoso, de las epidermis abaxial y adaxial, la densidad y las dimensiones de los estomas. Los resultados demuestran que bajo condiciones de pleno sol, el café muestra características de aclimatación determinadas por una disminución en el área foliar, incremento del grosor histológico foliar, del parénquima de empalizada, de la epidermis abaxial, así como de la frecuencia estomática. En todos los niveles de exposición solar se observó en las células del haz envolvente gran cantidad de cloroplastos. El crecimiento de hojas individuales independientemente del nivel de exposición solar estuvo relacionado con las precipitaciones, siendo las hojas de plantas crecidas a pleno sol de menor área foliar. Las hojas emitidas durante los meses más calientes del año y durante la fase de fructificación fueron más pequeñas.

Palabras clave: Área foliar, histología foliar, frecuencia estomática, fotoasimilados, tasa de fotosíntesis potencial máxima.

Abstract

A field experiment was conducted in order to investigate the effect of different solar exposition levels (open sunlight, regulated shade, and no regulated shade) on leaves anatomy of coffee trees (*Coffea Arabica* L. Var. Caturra Rojo) at the Sierra Maestra- Granma, Cuba. Histological and morphological leaf studies were made related with leaf area, leaf, palisade and spongy parenchyma thickness, thickness of abaxial and adaxial epidermis, number and dimensions of stomata. In open sun light conditions, the coffee trees showed some adaptation features characterized by a slower leaf area, an increasing of leaf area, palisade parenchyma and the epidermis thickness and higher stomata frequency. In all three solar exposition levels a greater chloroplasts quantity around the bundle sheet cells were observed. The growing of individual leaves was related to the rain independently from the exposition levels to the sun. The leaves of coffee plants growing under an open sunlight exposition showed the lower leaf area. The leaves growing during the hotter months while fructifying showed the smallest size.

Keywords: Leaf histology, leaf area, stomatal frequency, photoassimilates, maximum potential rate of photosynthesis.

Introducción

La respuesta de los árboles de café a diferentes niveles de exposición solar es el objeto de estudio más ampliamente difundido en la caficultura moderna. Sin embargo, los resultados no son del todo consistentes y se convierten, en la mayoría de los casos, en conclusiones que dependen de aspectos característicos de la localidad o del agro-ecosistema objeto de estudio. El funcionamiento del agro-ecosistema cafetalero depende de factores tales como el tipo de suelo, la sombra utilizada y de las prácticas de manejo que se adopten, ya sea formando parte de un sistema agroforestal o a pleno sol (Velasco *et al.*, 2001a; Da Matta y Rodríguez, 2007).

En Cuba, el café se desarrolla bajo la sombra que le proyectan otros árboles, al igual que en la mayoría de los países cafetaleros de América Latina (Cardona-Calle y Sadeghian, 2005); aunque se han desarrollado diversas investigaciones para estudiar su comportamiento a pleno sol (Velasco *et al.*, 2001b; DaMatta y Rodríguez, 2007; Morais *et al.*, 2004; Sadeghian, 2011; y Pompelli *et al.*, 2012), con resultados que demuestran patrones de adaptación y plasticidad del café a niveles contrastantes de radiación solar y en algunos casos, rendimientos agrícolas superiores a los obtenidos en Cuba con la aplicación de las Normas Técnicas vigentes para el cultivo; bajo cuyas condiciones el nivel de exposición a la radiación solar definido es del 70% de intensidad de la radiación solar. Los resultados en el ámbito mundial y dentro de Cuba, demuestran que el nivel óptimo de exposición solar depende de muchos elementos, entre ellos se encuentran los ecológicos, topográficos, biológicos y de manejo del cultivo, por lo que no existe un patrón fijo de exposición a la radiación solar que pueda, por sí solo, provocar cambios en el desarrollo y productividad del cultivo.

La morfología y anatomía foliar del cafeto en relación con el nivel de exposición solar al que se cultiva ha sido objeto de estudio de numerosos investigadores (Fonseca *et al.*, 2000; Morais *et al.*, 2004 y Pompelli *et al.*, 2012). El número de estomas decreció linealmente con los niveles de luz en todos los cultivares, en 20 y 40% en las plantas cultivadas a 50 y 30% de luz solar total respectivamente, mientras que las dimensiones de los estomas (largo y ancho) no fueron significativamente afectados por los niveles de luz. El grosor del parénquima en empalizada y esponjoso aumentó con el incremento del nivel de radiación solar; las plantas cultivadas a 50 y 30 % de luz solar, mostraron reducción del grosor total de la hoja de 6,5 y 13% respectivamente.

De los resultados antes expuestos se infiere que el cafeto tiene la capacidad de aclimatarse a niveles contrastantes de luz. No obstante, las

modificaciones estructurales de la hoja, inducidas por las altas radiaciones solares, no serían de relevancia fisiológica a menos que la tasa de fotosíntesis neta incrementa conforme a estos cambios; una respuesta que no ocurre en plantas obligatorias de sombra.

Los resultados que aquí se muestran, forman parte de una serie de investigaciones realizadas en la región oriental de Cuba con el objetivo de estudiar los cambios fisiológicos y anatómicos en hojas de árboles de café cultivado a diferentes niveles de exposición solar en las condiciones de la Sierra Maestra, el mayor macizo montañoso de Cuba.

Materiales y métodos

Localidad

El estudio se realizó en la localidad de “Banco Abajo”, la cual se encuentra ubicada a 20°, 4' N y los 76°, 47' W, a 450 m.s.n.m., sobre un suelo Fersialítico pardo rojizo con pendiente del 30%.

Diseño experimental

Se diseñó un experimento en bloques al azar con tres réplicas y tres niveles de exposición a la radiación solar: Pleno sol (PS), 70 % de la radiación solar (SR), según lo establecido en las Normas Técnicas para este cultivo, para lo cual se podaron los árboles de sombra de forma que interceptaran el 30% de la radiación solar, de acuerdo con mediciones realizadas con Piranómetros colocados en bases metálicas por encima del dosel de los cafetos, y sombra no regulada (SNR), en el que se dejaron los árboles de sombra a libre crecimiento sin regulaciones durante todo el ciclo de crecimiento del cultivo. La densidad de plantación establecida fue de 12500 plantas·ha⁻¹ y las unidades experimentales tuvieron dimensiones 200 m².

Las fertilizaciones y demás labores agro-técnicas se realizaron según lo establecido en las Normas Técnicas vigentes para el cultivo (MINA-GRI, 1987).

VARIABLES CLIMATOLÓGICAS

Las precipitaciones acumuladas en esta zona oscilan entre 1800 y 2200 mm anuales, con 1200 y 1400 en periodos lluviosos. La temperatura promedio anual es de 20-22 °C; las máximas absolutas se encuentran entre 32 y 34 °C, mientras que las mínimas oscilan entre 6 y 8 °C. La insolación media anual está en el rango de 2500 a 2700 horas luz y la radiación global anual de 15,5 MJ·m⁻²

Los árboles predominantes en el área experimental fueron *Samanea saman* Mer, *Gliricidia sepium* Jack e *Inga vera* W. La variedad de café utilizada fue “Caturra Rojo”.

Radiación solar

La cantidad de energía radiante incidente por unidad de área se determinó con tres piranómetros, colocados simultáneamente en el centro de las parcelas siguiendo las curvas de nivel. Se dispuso el sensor del equipo sobre un soporte metálico por encima de la copa de los cafetos para impedir el efecto del autosombreo de los mismos. Durante dos años consecutivos se midió esta variable tres días por mes (una vez en cada réplica) durante 15 minutos (30 minutos durante las horas cercanas al mediodía).

Características anatómicas de las hojas

Fueron muestreadas 10 hojas de 5 plantas por tratamiento, durante la fase de crecimiento del fruto. Las variables densidad, dimensiones de los estomas y cortes histológicos se realizaron a partir de muestras de hojas recogidas del 3^{er} al 4^{to} par de hojas seleccionadas desde el ápice de las ramas plagiotrópicas centrales de la planta. La densidad estomática, grosor de la lámina foliar, las epidermis abaxial y adaxial, de los parénquimas en empalizada y esponjoso, la longitud y ancho de las células oclusivas se determinaron a partir de impresiones foliares con acetato de celulosa diluido en ácido acético, tomadas de la parte central de la lámina foliar. El grosor de la epidermis incluyó en ambos casos, adaxial y abaxial, la cutícula. El ancho de las células oclusivas se obtuvo a partir de mediciones en la parte central y transversal de las células oclusivas, seleccionando los estomas que se encontraban cerrados para evitar el efecto del estado de apertura o cierre en que se encontraban al momento del muestreo. Las medidas fueron obtenidas a partir de 10 campos de área conocida con el empleo de un microscopio óptico Karl Zeiss.

Para la realización de los cortes histológicos se utilizó como fijador una solución de formol-ácido acético-etanol (FAA) al 50%, siguiendo posteriormente el método de inclusión en parafina con deshidratación de tejidos con una serie creciente de alcohol butílico terciario, a través de cortes transversales de 7 μm de grosor de la lámina foliar, en un micrótopo de deslizamiento horizontal. Para la tinción de los tejidos se empleó azul de toluidina pH 4.0 (Benetti *et al.*, 1992)

Área foliar

Se seleccionó una planta al azar en cada parcela y dos pares de hojas jóvenes emitidas mensual-

mente de las primeras ramas plagiotrópicas del tercio superior del dosel. Durante dos ciclos reproductivos del café se siguió la dinámica del crecimiento foliar, en distintas épocas del año y fases fenológicas del cultivo. El área foliar se calculó indirectamente a partir de la longitud de cada una de las hojas.

Análisis estadístico

Para demostrar la hipótesis del efecto del nivel de exposición solar en el largo y ancho de las células oclusivas, el grosor de la epidermis abaxial y adaxial, así como de los parénquimas en empalizada y esponjoso, así como la densidad estomática se realizaron Análisis de Varianza multivariado (MANOVA) y univariado (ANOVA). Las diferencias estadísticas entre las medias se determinaron con la prueba de Tukey ($p < 0,05$). La relación entre el área foliar y las precipitaciones se demostró a través de análisis de correlación para cada uno de los niveles de exposición solar. Todos los análisis se realizaron con el Software STATISTICA[®].

Resultados y Discusión

Durante el primer ciclo productivo, el mayor crecimiento foliar se manifestó en los cafetos expuestos a mayor sombra no regulada (SNR) durante la mayoría de los meses del año. Durante el segundo ciclo, el crecimiento fue similar en ambos niveles de exposición solar, excepto en los meses de enero, febrero y junio, momentos en los cuales los cafetos expuestos a SR desarrollaron hojas de mayor tamaño (Figura 1). Los cafetos expuestos a pleno sol desarrollaron hojas de menor tamaño en la mayoría del período evaluado para el primer ciclo, excepto en los meses de julio, septiembre, octubre y noviembre para el primer ciclo y en mayo del segundo, en el que las hojas expuestas al sol mostraron un crecimiento intermedio en comparación con las hojas expuestas a sombrío (Figura 1).

Morais *et al.* (2004), encontraron que cuando plántulas de café se cultivan a pleno sol, las hojas disminuyen su crecimiento en un 27% en comparación con aquellas que se cultivan al 50% de exposición solar. En este sentido argumentan, que las alteraciones en el crecimiento encontradas en hojas de cafetos expuestos a diferentes niveles de exposición solar pueden atribuirse a variaciones en las concentraciones de los reguladores de crecimiento. Se ha demostrado que las auxinas son responsables de la distensión celular y que son capaces de migrar a los sitios menos iluminados de ambas caras de la lámina foliar. Al concentrarse en los sitios menos iluminados provocan mayor crecimiento celular. Como resultado las hojas más iluminadas concentran

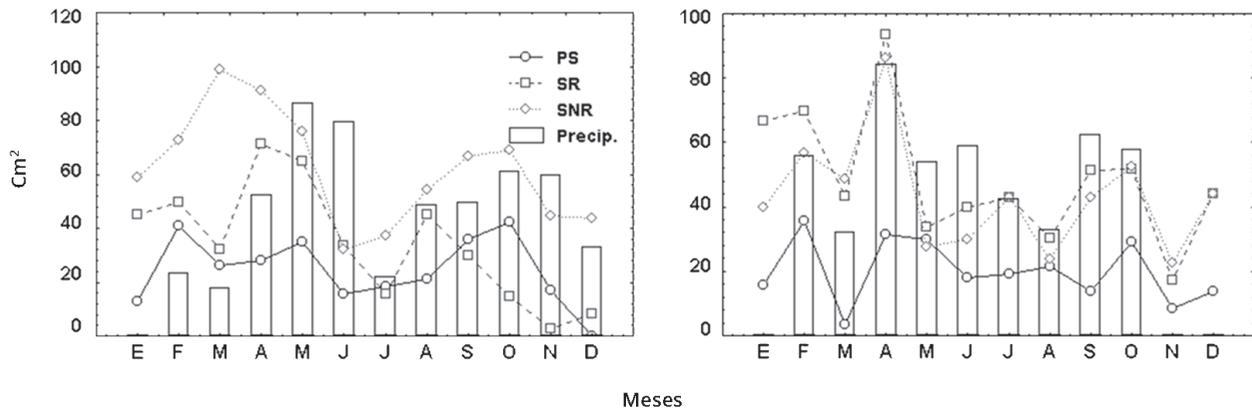


Figura 1. Área de hojas individuales de árboles de café expuestos a diferentes niveles de exposición solar y precipitaciones mensuales (mm) ocurridas durante el primer ciclo (izquierda) y segundo ciclo productivo del cultivo (derecha).

auxinas dentro del mesófilo a diferencia de lo que ocurre en las hojas sombreadas, cuyas auxinas se diluyen en toda la hoja, incluyendo el mesófilo y la epidermis. Esta diferencia en la distribución de las auxinas es, en gran medida, responsable de las diferencias estructurales, permitiendo la distensión de las células epidérmicas de las hojas sombreadas y de ahí su mayor crecimiento.

En cuanto a las variaciones estacionales, los coeficientes de correlación calculados entre el área foliar y las precipitaciones ocurridas en ambos ciclos, puede explicar la disminución del área foliar en los meses de noviembre a febrero, ya que en ambas etapas, se observan periodos de mínimo crecimiento durante los meses de menor precipitación, principalmente aquellos comprendidos entre diciembre-enero, julio-agosto, así como una disminución evidente en noviembre para ambos ciclos y diciembre, para el primero de los ciclos de desarrollo del cultivo de Café.

Las disminuciones en el área foliar durante los meses de junio-agosto pueden estar muy probablemente asociadas también con las altas temperaturas registradas durante esos meses, como resultado del efecto concomitante de las altas radiaciones solares. En este período los cafetos están sometidos a las altas temperaturas de verano, momento en el cual la hoja puede llegar a alcanzar temperaturas de 20 °C por encima de la temperatura del aire, por lo cual Rena y Maestri (1986), atribuyeron a este factor la disminución en el área foliar observada en cafetos en Brasil. Paralelamente, durante esta época se combinan las bajas precipitaciones, influyendo significativamente en el crecimiento de este cultivo.

No obstante, los argumentos que justifican el efecto negativo de las altas temperaturas sobre el crecimiento del cafeto son un tanto contradictorios. Al respecto se han observado valores de fotosíntesis neta de hasta de 11-12 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ de fijación de CO_2 ; cuando la temperatura foliar

registra valores entre 32-34°C. Bajo estas mismas condiciones la conductancia estomática foliar es superior a 25 $\mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ (Carvalho *et al.*, 2003 y Silva *et al.*, 2004). Bajo condiciones controladas con suministro de CO_2 y luz saturante, la tasa de fotosíntesis potencial máxima se alcanza a temperaturas de 35°C.

Barros *et al.* (1997), indicaron que en Viçosa, Brasil la disminución del área foliar unitaria se produce desde la mitad de enero hasta finales de marzo, tanto en cafetos regados como sin riego y no encontraron relación con el potencial hídrico. Otros autores afirman que si las temperaturas son adecuadas, el crecimiento foliar responde más a la distribución de las lluvias (Rena *et al.*, 1994) citados por Barros *et al.* (1997).

Otro argumento válido para explicar la disminución del crecimiento foliar durante los meses de junio-julio podría ser que durante este período el cultivo se encuentra en la fase de fructificación, hecho que podría estar estrechamente relacionado con el limitado crecimiento mostrado a nivel de planta. Este resultado apoya la hipótesis de que la presencia de frutos, el principal sumidero del cultivo, compite con el crecimiento foliar al limitar la movilización de fotoasimilados hacia los tejidos vegetativos y reduce el crecimiento (Bakker, 1998); de lo cual se infiere que durante este período, las plantas invierten mayor cantidad de energía y fotoasimilados para suplir las demandas de los frutos en crecimiento.

Durante la fase de fructificación, se acelera la demanda de fotoasimilados y minerales de la planta, la cual se suple a través del transporte de nutrientes y fotoasimilados desde las hojas, provocando la caída de las mismas. Se infiere entonces, que la afectación en el crecimiento foliar del cafeto en las condiciones desfavorables, se manifiesta tanto por una excesiva abscisión foliar, como por su tamaño limitado.

Al analizar las variaciones en las características anatómicas foliares y en correspondencia con el análisis de varianza multivariado (MANOVA), las hojas de los cafetos expuestos a mayor intensidad de radiación solar muestran modificaciones significativas (λ de Wilk=0.84 $P < 0.001$) de las dimensiones en la estructura anatómica foliar (Tabla 1). De manera general, las hojas desarrolladas a pleno sol son aproximadamente 2,5% más gruesas que las de SR y 5,4% que las de SNR, mientras que esta diferencia para el parénquima en empalizada es del orden del 12 y el 16,4%, respectivamente. Benetti *et al.* (1992), en Brasil, obtuvieron resultados equivalentes y demostraron que cuando el café se cultiva a 50 y 30% de luz, las hojas presentan reducciones de 6,5 y 13% del espesor del mesofilo, respectivamente.

De todos los indicadores evaluados, al observar la significación estadística del ANOVA univariado (Tabla 1), el grosor del parénquima en empalizada fue el que mayor discriminación mostró entre tratamientos, indicando que esta variable fue la que más se modificó en función de los niveles de radiación solar.

Las observaciones microscópicas revelaron que las hojas de los cafetos crecidos a pleno sol muestran mayor longitud de las células del pa-

rénquima en empalizada, de la epidermis abaxial y del grosor de la lámina foliar (Figura 2), aunque estos incrementos no significaron la aparición de una segunda capa de células en el parénquima en empalizadas, como suele ocurrir en estos casos. Morais *et al.* (2004), por su parte demostraron que las hojas de cafetos expuestos al sol desarrollan hojas con parénquimas en empalizada y esponjoso más gruesos. Las células del parénquima en empalizada de las hojas de sol fueron más alargadas que las de sombra.

En cuanto a las dimensiones de los estomas, solamente el ancho de las células estomáticas mostró diferencias estadísticamente significativas a favor de los cafetos expuestos a mayor iluminación.

Las variaciones observadas en dichas dimensiones en cada una de las condiciones de luz podrían en cada caso variar la absorción de la luz.

Los cloroplastos dentro de las células del parénquima de empalizada y lagunar en hojas expuestas y sombreadas se distribuyen en la periferia de las paredes de la célula (Figura 3).

En ambas figuras, (Figuras 2 y 3), se observan en aquella posición ligada al carácter de ser célula parenquimatosa con una gran vacuola que

Tabla 1. Influencia de los niveles de exposición a la radiación solar sobre algunas variables anatómicas cuantitativas medidas en hojas de café.

Nivel de exposición solar	Grosor (μm)					Largo del estoma (μm)	Ancho del estoma (μm)
	Hoja	Epidermis adaxial	Parénquima en empalizada	Parénquima lagunar	Epidermis abaxial		
Pleno sol	63,2 a	7,4	18,3 a	32,4	5,0 a	26,8	16,2 a
SR	61,6 b	7,6	16,1 b	33,2	4,8 a	26,8	15,5 b
SNR	59,8 b	7,7	15,3 b	32,3	4,5 b	27,0	15,6 b
P	0,05	0,48	0,00001	0,62	0,05	0,73	0,02
E.S	0,68	0,12	0,34	0,76	0,11	0,20	0,11

Medias con letras iguales en las columnas no difieren para $P \leq 0,05$ según la prueba de Tukey.

P: Probabilidad de error

E.S: Error estándar de la media

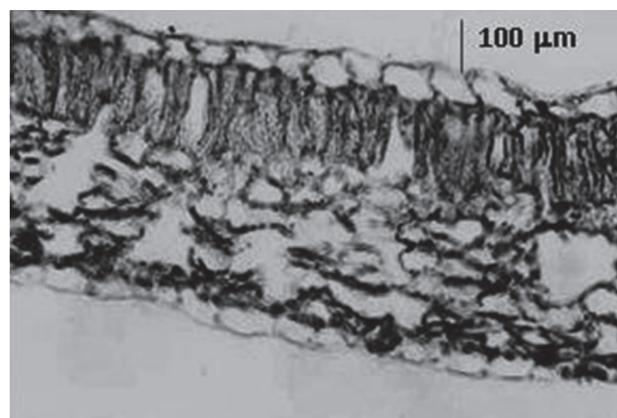
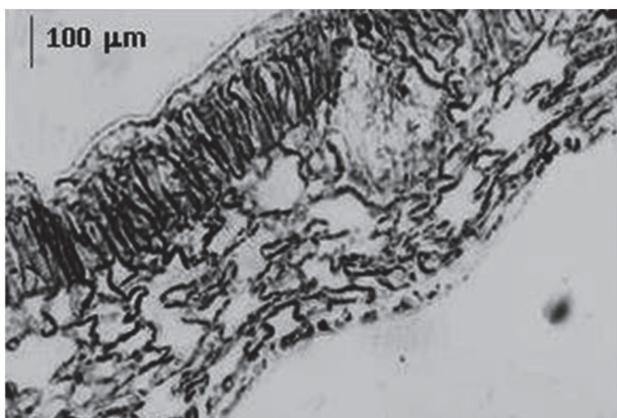


Figura 2. Sección transversal de hojas de cafetos cultivadas al sol (izquierda) y bajo sombra (derecha).

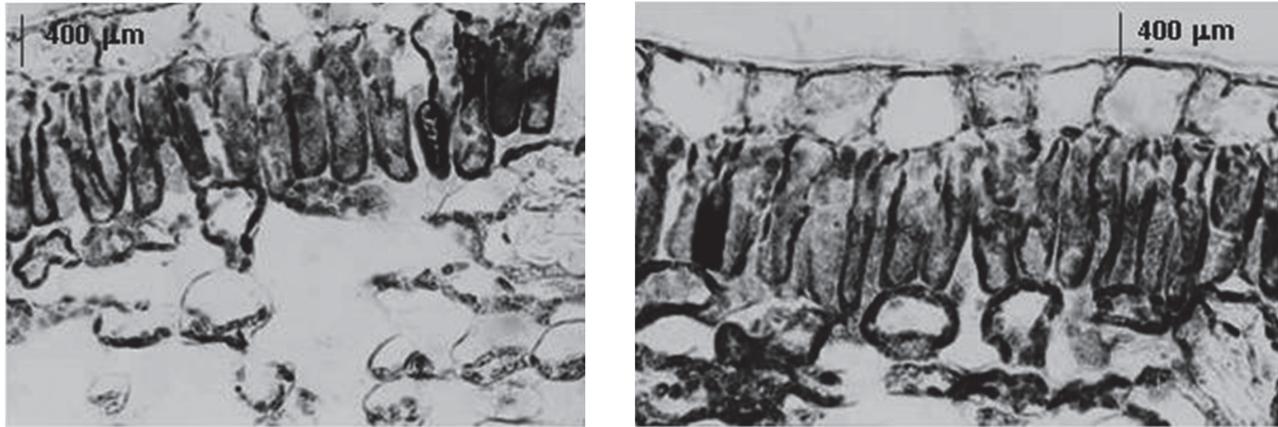


Figura 3. Detalles de la epidermis y del mesofilo de hojas de cafetos expuestos al sol (izquierda) y bajo sombra regulada (derecha).

desplaza los cloroplastos a la periferia, lo cual es otra evidencia de los mecanismos que desarrolla la planta para maximizar la absorción de la radiación solar, indicando, y de acuerdo con Taiz & Zeiger (1998), que el reordenamiento de los cloroplastos dentro de la célula puede cambiar la cantidad de luz absorbida por la hoja, sobre todo si las condiciones de luz son limitadas.

De modo general, los estomas responden fuertemente a la demanda evaporativa de la atmósfera, lo cual causa reducción significativa de la conductancia estomática en la medida en que el aire se torne más seco (DaMatta y Rodríguez, 2007; Barros *et al.*, 1997; Pinheiro *et al.*, 2005; Tausend *et al.*, 2000). En las horas del día cuando se registra alta temperatura del aire y la HR es mayor, como ocurre en las plantaciones arborizadas, puede observarse mayor apertura estomática, especialmente cuando el suministro o la disponibilidad de agua no es un factor limitante. En este sentido, los estomas de los árboles del café, pueden responder a las variaciones en relación a la demanda de evaporación en forma independiente del status hídrico foliar. De cualquier modo, la alta sensibilidad de los estomas del café a la H.R., y a la reducción de la disponibilidad hídrica en el suelo, pueden ocasionar una restricción significativa en la producción, especialmente en zonas con períodos de sequía prolongados y demanda de evaporación significativamente alta. Por lo tanto, en plantaciones de café ubicadas en regiones que poseen ese tipo de condiciones agroclimatológicas, el riego puede ser poco satisfactorio en ausencia de arborización. Además, una apropiada densidad de árboles por unidad de área, sembrados con el objeto de mejorar las condiciones agroclimatológicas, puede favorecer el intercambio gaseoso foliar y atenuar los efectos adversos de la demanda de evaporación de la atmósfera, ofreciendo como resultado un incremento en la eficiencia en el uso del agua de la plantación (Da Matta y Ramalho, 2006).

La mayor frecuencia estomática se registró en los cafetos expuestos a pleno sol y disminuyó significativamente en la medida que incrementó la sombra (Tabla 2). La existencia de una correlación negativa entre la frecuencia estomática y el área de la hoja significa que el incremento en la radiación solar, lejos de provocar aumento del número de estomas favorece mayor agrupamiento de los mismos, presumiblemente debido al menor tamaño de las hojas. Por último, la relación entre la frecuencia estomática y el grosor de la hoja demostró que las plantas de sol y SR presentan mayor proporción de estomas por área por cada μm de espesor de la hoja, lo cual presumiblemente le confiera mayor capacidad intercambio de CO_2 .

En las hojas de cafetos expuestos al sol, el parénquima en empalizada representa el 30% del grosor de la hoja, significativamente superior que las hojas de sombra (26,6 y 25,6 % respectivamente para SR y SNR). Contrariamente a lo que ocurre en el parénquima esponjoso en las hojas de sol, cuya proporción es de 50,9% del grosor de la hoja, significativamente inferior a los tratamientos de sombra (Tabla 2).

Tabla 2. Efecto de los niveles de radiación solar sobre la frecuencia estomática y algunas relaciones existentes entre las características anatómicas foliares.

Niveles de exposición solar	Relación P. empalizada /Grosor de la hoja (%)	Relación P. esponjoso/ Grosor de la hoja (%)	Frecuencia estomática (est./mm ²)	Relación Frec.Estom./ Grosor de la hoja (est./ μm)
P. Sol	29,0 a	50,9 b	202,6 a	3,3 a
SR	26,6 b	53,4 a	186,0 b	3,0 a
SNR	25,6 b	53,7 a	163,8 c	2,7 b
E.S	0,09	0,12	0,76	0,027
P	0,0005	0,05	0,00002	0,0018

Medias con letras iguales en las columnas no difieren para $P \leq 0,05$ según la prueba de Tukey.

E.S: Error estándar de la media

P: Probabilidad de error

El análisis de regresión múltiple realizado entre el grosor de la hoja en función del resto de las características anatómicas demostró, a partir de la magnitud de los coeficientes *Beta* (Tabla 3), que es el grosor del parénquima esponjoso el que más contribuye al incremento del grosor de la hoja, seguido del parénquima en empalizada, la epidermis adaxial y abaxial respectivamente, mientras que la contribución de las epidermis no fueron significativas.

Tabla 3. Estadígrafos del análisis de regresión múltiple entre el grosor de la hoja y el resto de las variables anatómicas. $F=848,0$; $p<0,01$; $r^2=0,92$.

VARIABLES INDEPENDIENTES /INTERCEPTO	COEFICIENTE BETA	COEFICIENTE b	ERROR ESTÁNDAR	t	NIVEL DE p
Intercepto	-	1,59	1,77	1,16	0,25
Epidermis superior	0,15	1,1	0,12	8,64	< 0,01
Epidermis inferior	0,10	0,81	0,04	6,14	< 0,01
Parénquima en empalizada	0,38	0,97	0,02	22,9	< 0,01
Parénquima esponjoso	0,83	0,96	0,13	48,5	< 0,01

t: t de Student

p: probabilidad de error

Todos los cambios anatómicos observados en este estudio, como consecuencia del efecto de la radiación solar, se pueden considerar como mecanismos de aclimatación de la planta para evitar y/o disipar el exceso de energía radiante, acorde con lo planteado por Valladares y Pugnaire (1998), para el caso de las plantas de sol, mientras que las de sombra necesitan desarrollar mecanismos que le permitan absorber la pobre cantidad de luz disponible, de ahí el incremento en la superficie foliar.

Conclusiones

El sistema foliar de los árboles de café expuestos a una radiación solar mayor, resultaron de menor tamaño, mayor grosor histológico del parénquima en empalizada y mayor frecuencia estomática.

El crecimiento foliar de los árboles de café, independientemente del nivel de exposición solar, está estrechamente relacionado con las precipitaciones y la época fenológica del cultivo.

Referencias

Bakker. M. (1998). Senescence in trees. Wageningen Agricultural University, 53 p.
 Barros. R.S. Wallace. J. S. Da Matta. F.M. Maestri. M. (1997). Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L., in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crop Res*, 54(1), 65-72. doi:10.1016/S0378-4290(97)00045-2.

Cardona-Calle. D.A. & S. Sadeghian. (2005). Beneficios del sombrío de guamo en suelos cafeteros. *Avances Técnicos Cenicafe*, 335,1-7.
 Carvalho. C.M.L. Benneti. R. Fahl. I.J. Orcheuze. P.C. (2003). Leaf anatomy and carbon isotope composition in *Coffea* species related to photosynthetic pathway. *Braz J Plant Physiol*, 15(1), 19-24. doi: 10.1590/S1677-04202003000100003.
 DaMatta. F. & Rodríguez. N. (2007). Sustainable production of coffee in agroforestry systems in the neotropics: an agronomic and ecophysiological approach. *Agron Col*, 25(1), 113-123.
 Fonseca. C.I. Rodríguez-Larramendi. L. Medina. R.R. Velasco. B.E. Orozco. G.V. & R. Zamora. (2000). Variación de algunas características anatómicas de las hojas de cafetos (*Coffea arabica* L.) bajo diferentes niveles de exposición solar. *Centro Agrícola*, 3, 26-29.
 Morais. H. Medri. M.E. Marur. C.J. Caramuri. P.H. Arruda. R.A.M. Gómez. J.C. (2004). Modifications on leaf anatomy of *Coffea Arabica* L, caused by shade of pigeonpea (*Cajanus cajan*). *Braz arch biol technol*, 47 (6), 863-871. doi :10.1590/S1516-89132004000600005.
 Pinheiro. H.A. F.M. DaMatta. A.R.M. Chaves. M.E. Loureiro. & C. Ducatti. (2005). Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Ann Bot*, 96(1), 101-108. doi: 10.1093/aob/mci154.
 Pompelli. F.M. Pompelli. M.G. Cabrini. E.C. Alves. M.C. Ventrella. M.C. (2012). Leaf anatomy, ultrastructure and plasticity of *Coffea Arabica* L. in response to light and nitrogen. *Biotemas*, 25(4), 13-28. doi: 10.5007/2175-7925.2012v25n4p13.
 Rena. B.A. Barros. S.R. Maestri. M. Sondahl. M.R. (1994). Coffee. En: Handbook of environmental physiology of fruit crops. Volume II: Subtropical and tropical crops. CRC Press. 122 p.
 Rena. A.B. Maestri. M. (1986). Fisiologia do cafeeiro. In Cultura do cafeiro- fatores que afetam a produtividade. Rena. A.B. Malavolta. E. Rocha. M. Yamada. T. (Eds.). Assoc. Bras. Pesq. Potassa Fosfato, Piracicaba. 85 p.
 Sadeghian. K. S. (2011). Coffee crops response to nitrogen on direct sunlight and semi-shadow and its relationship with the soil's organic matter. *Rev Fac Nal Agr Medellín*, 64(1), 5781-5791.
 Tausend. P.C. F.C. Meinzer. & G. Goldstein. (2000). Control of transpiration in three coffee cultivars: the role of hydraulic and crown architecture. *Trees*, 14(4), 181-190. doi: 10.1007/PL00009762.
 Valladares. F. Pugnaire. F. (1999). Tradeoffs between irradiance capture and avoidance in semiarid environments assessed with a crown architecture model. *Ann Bot*, 83(4), 459-469. doi: 10.1006/anbo.1998.0843.
 Velasco. E. Verdecia. J. Medina. R. & Rodríguez. L. (2001a). Variaciones en el microclima de un cafetal en dependencia de la exposición a la radiación solar en las condiciones del macizo de la sierra maestra. *Cultivos Tropicales*, 22(3), 53-59.
 Velasco. E. Rodríguez. L. Medina. R. Idalmis. Fonseca. & Verdecia. J. (2001b). Relación entre algunos índices de productividad y la disponibilidad de luz, agua y nutrientes en un cafetal durante su primera producción de frutos. *Cultivos Tropicales*, 22(3), 61-65.