Transmitancia del rojo y el rojo lejano y anatomía de las hojas de algunas especies leñosas de la selva alta perennifolia

MARTHA PÉREZ GARCÍA¹, EMMANUEL RINCÓN y
ALMA OROZCO-SEGOVIA²

RESUMEN. Se estudiaron la transmitancia lumínica y la anatomía de las hojas de doce especies de árboles de la selva alta perennifolia en Los Tuxtlas, Veracruz, México, con el propósito de conocer la calidad espectral de la luz transmitida por las mismas, en la banda del rojo y el rojo lejano, y su relación con las características anatómicas de las hojas. Así mismo, se caracterizó el ambiente lumínico en un lugar abierto y bajo el dosel de la selva. Se realizaron mediciones de área foliar, peso seco, densidad y dimensión de estomas y otras características anatómicas. De manera simultánea se efectuaron medidas espectrofotométricas de la transmitancia de hojas frescas y secas. Se encontraron correlaciones entre el grosor de los mesófilos y la transmitancia de las hojas. Se analizan las características anatómicas y ópticas de las hojas y los cambios que inducen en el ambiente lumínico del bosque, en particular en la proporción rojo:rojo lejano.

ABSTRACT. The anatomy and light transmittance of leaves of twelve tree species from the tropical rain forest at Los Tuxtlas, Veracruz, México, were studied in order to determine the quality of light transmitted. The light environment at an open site and underneath the canopy was characterized. Leaf area and dry weight, density and length of stomata as well as other anatomical characteristics of the leaves were determined together with spectrophotometer measurements of transmittance of fresh and dry leaves. We found correlations between mesophyll thickness and leaves transmittance. The anatomical characteristics of the species are discussed in relation to the optical properties and the induced changes of leaves in the light environment of the forest, in particular the red:far red ratio.

¹ Depto. de Biología, C.B.S. Universidad Autónoma Metropolitana-Iztapalapa, Apdo. Postal 55-535, 09340 México, D. F.

² Centro de Ecología, Universidad Nacional Autónoma de México, Apdo. Postal 70-275, Delegación Coyoacán, 04510 México, D.F.

La luz que llega a los diferentes órganos vegetales es transmitida, absorbida y reflejada en una proporción que depende de los pigmentos contenidos en los tejidos y de las características macro y micro-ópticas, y de la morfoanatomía de los órganos involucrados (Wooley, 1971 y Monteith, 1976).

La calidad espectral de la luz transmitida por el follaje está determinada en gran parte por la absorción de la luz, lo que es una resultante de su contenido de pigmentos, actividad fisiológica (como la fotosíntesis) y arreglo espacial del follaje (por ejemplo, número de capas de hojas). Los pigmentos vegetales más importantes son las clorofilas alfa y beta que absorben en 430-663 y 453-465 nm respectivamente, el beta caroteno que absorbe en 465, riboflavina en 440-460, luteína en 446-475, y el fitocromo que absorbe en 660-730 nm principalmente (Vicente y Cifuentes, 1981). Las características anatómicas de las hojas más frecuentemente vinculadas con la absorción y la transmisión de la radiación son el grosor de la lámina, las epidermis superior e inferior y el mesófilo de varios estratos con alto contenido de clorofila y carotenos (Loomis, 1965). La reflexión de la luz ha sido relacionada principalmente con tricomas, y con diferentes características de la epidermis (Wooley, 1971).

En general, las características ópticas de las hojas pueden resumirse de la siguiente manera: a) en el espectro visible la reflectancia es de alrededor del 10% y la transmitancia menor, b) la transmitancia y la reflectancia se incrementan notablemente cuando la longitud de onda aumenta más allá de los 660 nm, y alcanza valores máximos cerca de 730 nm, c) de los 730 a cerca de los 1 250 nm, la absorción es reducida y son transmitidas y reflejadas cantidades casi iguales de radiación y d) entre los 1 250 y 2 500 nm hay una absorción por el agua contenida en las hojas (Monteith, 1976).

Estas propiedades ópticas de las hojas dan como resultado la reducción del flujo fotónico en el interior de las comunidades vegetales, lo que determina la selección de especies con bajo punto de compensación fotosintética y otras características fisiológicas y morfoanatómicas que optimizan el uso de la energía lumínica (Field, 1988); por otra parte, la absorción diferencial de las longitudes de onda determina que la luz que atraviesa el follaje sea más rica en longitudes de onda mayores (rojo lejano -RL) y más pobre en las menores (rojo -R) (Smith, 1982), lo que da como resultado que la relación R:RL en la luz no filtrada sea ≥ 1 mientras que en luz transmitida por debajo del dosel es < 1 . En la naturaleza el cociente R:RL es el indicador más confiable del grado de sombra vegetal (Casal y Smith, 1989). La proporción R:RL controla parcialmente el desarrollo de las plantas que crecen bajo el dosel (Smith, 1982) ya que tiene un efecto importante en procesos regulados por el fitocromo como la germinación (Vázquez-Yanes y Smith, 1982 y Vázquez-Yanes, et al., 1990), extensión del tallo (Casal y Smith, 1989) y en otros aspectos de la morfología de la hoja (Sánchez y Cogliatti, 1975 y Child, et al., 1981).

Por estos motivos, el conocimiento de los climas lumínicos de las comunidades vegetales y de su heterogeneidad es importante para entender la ecología fisiológica de las plantas que crecen en ellas. La distribución de la radiación en bosques templados se ha caracterizado de manera precisa (Tasker y Smith, 1977), y se ha visto que existen diferencias con selvas tropicales húmedas debido a que en estas generalmente no hay estacionalidad y por la densidad y altura de los doseles arbóreos (Lee, 1987); aunque en

selvas deciduas sí se pueden encontrar patrones de estacionalidad (Lee, 1989). Se ha encontrado que en las selvas la distribución de la luz dentro de la comunidad está determinada por la composición florística, las variaciones en la estructura de la comunidad y los patrones de alteración humana (Chazdon, 1988; Lee, 1987, 1989; Pearcy, 1990 y Vázquez-Yanes, *et al.*, 1990).

Para conocer el efecto de la relación R:RL en la germinación y fotomorfogénesis se han hecho trabajos utilizando las hojas frescas de diferentes especies como filtros de luz, o en condiciones de luz controlada con dispositivos diseñados con diferentes tipos de filtros como papel celofán de alta precisión, diferentes fuentes de luz, papel Perspex (ICI Plastics, Londres), plexiglass y filtros de vidrio de banda estrecha (Balzer, Schott, Corning) Orozco-Segovia (1986). Estos dispositivos pueden simular, en diferentes grados, las condiciones de iluminación en las comunidades vegetales. Por ejemplo, los filtros proveen de luz en bandas muy estrechas del espectro luminoso. Por otra parte, los doseles elaborados con hojas frescas presentan cambios a través del tiempo (deshidratación, marchitamiento) que podrían modificar las condiciones experimentales. Así, se han planteado dudas acerca de la efectividad y el papel en las comunidades, de los órganos senescentes como filtros para bandas definidas del espectro luminoso, que impidan el paso de la luz roja (Casal y Smith, 1989).

Los objetivos del trabajo son: 1) conocer las características de transmitancia de hojas frescas, hojas que se han marchitado en forma natural y hojas secadas en el horno, de 12 especies leñosas de la selva alta perennifolia, en las bandas del R (660 10 nm) y el RL (730 10 nm); 2) vincular las medidas anatómicas con la transmitancia del R:RL y 3) definir características foliares que sean de utilidad en el diseño de dispositivos experimentales para el estudio del efecto de la calidad de luz en procesos ecofisiológicos en plantas.

MATERIALES Y MÉTODOS

El trabajo se llevó a cabo en la selva alta perennifolia de la Estación de Biología Tropical "Los Tuxtlas" de la Universidad Nacional Autónoma de México en Veracruz. La zona de estudio tiene una precipitación anual es de 4 639 mm, la temperatura media anual de 26°C y los suelos son de origen volcánico, ricos en nutrimentos con grandes cantidades de materia orgánica (Bongers y Popma, 1988). La descripción de la composición florística y la dinámica de esta selva fué descrita por Bongers, *et al.* (1988) y Popma, *et al.* (1988).

Se recolectaron al azar hojas maduras de individuos adultos de doce especies leñosas. Dos de ellas son especies pioneras, características de vegetación perturbada (*Cecropia obtusifolia* y *Heliocarpus appendiculatus*) y el resto son especies del dosel superior y del dosel bajo de la selva (tabla 1). Las especies seleccionadas son citadas frecuentemente en la literatura por su importancia relativa dentro de la comunidad (Bongers y Popma, 1988; Ibarra-Manríquez, 1985 y Martínez-Ramos, 1985).

Se cortaron ramas de la copa de tres árboles de cada especie. Las hojas utilizadas se seleccionaron aleatoriamente, debido a que todas las hojas intervienen en la determinación del clima lumínico dentro de las comunidades vegetales.

TABLA 1. Lista de especies incluídas en el trabajo.*

ESPECIE	FAMILIA	
1.- <i>Ampelocera hottlei</i> (Standl.) Standl.	ULMACEAE	N
2.- <i>Astrocaryum mexicanum</i> Liebm.	PALMAE	T
3.- <i>Cecropia obtusifolia</i> Bertol.	MORACEAE	P
4.- <i>Guarea glabra</i> Vahl.	MELIACEAE	N
5.- <i>Heliocarpus appendiculatus</i> Turcz.	TILIACEAE	P
6.- <i>Lunania mexicana</i> Brandegee	FLACOURTIACEAE	N
7.- <i>Mortiodendron guatemalense</i> Standl. & Steyerl.	TILIACEAE	N
8.- <i>Nectandra ambigens</i> (Blake) C.K. Allen	LAURACEAE	N
9.- <i>Nectandra</i> sp.	LAURACEAE	N
10.- <i>Pseudolmedia oxyphyllaria</i> Donn. Sm.	MORACEAE	N
11.- <i>Quararibea funebris</i> (LLave) Vischer	BOMBACACEAE	N
12.- <i>Turpinia occidentalis</i> (Swartz) G. Don	STAPHYLEACEAE	T

*N= nómadas, T= tolerantes y P= pioneras (de acuerdo con Martínez-Ramos, 1985; Ibarra-Manríquez, 1985 y Bongers y Popma, 1988).

Se midieron doce hojas para obtener peso seco y área foliar. El área foliar fué obtenida con un medidor de área foliar (LI-3000, Licor, Lincoln, Nebraska) y para el peso seco, las hojas fueron secadas en un horno a 80°C, durante 24 horas.

Diez hojas de cada especie se fijaron en FAA y se utilizaron para diferentes estudios anatómicos. Para la obtención de datos sobre densidad y longitud estomática, se procedió a aclarar porciones de hojas de 1 cm², según la técnica de Thurston (1969) y posteriormente se tiñeron con safranina acuosa al 1% o con azul de toluidina al 0.25%. Para registrar la densidad estomática, se contaron todos los estomas en cada uno de cinco campos microscópicos elegidos al azar, con una área de 0.210 mm⁻². Para las mediciones de la longitud de la célula oclusiva, se midieron cinco estomas por cada campo microscópico; es decir, se obtuvieron 25 medidas de longitud para cada especie. No se obtuvieron datos de estomas para *Cecropia obtusifolia*, debido a dificultades técnicas.

Los estudios anatómicos se realizaron en porciones de hoja de 1 cm², localizados entre la vena media y el margen foliar. Posteriormente se procedió a deshidratar, aclarar e incluir en parafina y cortar transversalmente con un microtomo American Optical 925, a un grosor de 15-20 µm. Se empleó la tinción de safranina-verde rápido (Sass, 1958). De esta manera se obtuvieron medidas de grosor de la lámina foliar, grosor de la epidermis adaxial y abaxial (incluyendo en su caso, la hipodermis), número y grosor de los estratos del mesófilo en empalizada, grosor del mesófilo esponjoso y también fue

registrada la presencia de hipodermis, cristales, esclerénquima alrededor de los haces vasculares y tricomas. Todas las medidas y observaciones fueron hechas con un aumento de 400X.

La transmitancia de las hojas se midió con un espectrofotómetro Lambda 3A (Perkin Elmer, Norwalk, Connecticut). En cada especie se hicieron medidas en cinco hojas frescas, cinco hojas prensadas inmediatamente después de la colecta y cinco hojas que se dejaron secar en la rama, con el tallo sumergido en agua. Se calculó el área bajo la curva de transmitancia entre 300-800 nm y con base en ésta se calculó el porcentaje de transmitancia en 655-665 nm (R) y en 725-735 nm (RL) y el cociente entre ambos valores (R:RL). Debido a que en *Astrocaryum mexicanum* se puede establecer una diferenciación muy clara entre hojas jóvenes, maduras y senescentes también se realizaron medidas de transmitancia en hojas de estas categorías.

Con el propósito de caracterizar el clima lumínico del interior de la selva y de un sitio abierto cercano, se realizó a las 12 hrs una medición de la luz con un espectroradiómetro (LICOR LI-1800), Lincoln, Nebraska, USA. La Densidad de Flujo Fotónico (DFF) se midió en micromoles de fotones por metro cuadrado por segundo ($\text{m mol. m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$).

Se hizo una matriz de correlaciones entre todos los parámetros anatómicos y ópticos medidos utilizando el programa estadístico C.S.S., con el propósito de determinar qué tan estrechamente se vinculan las características foliares con la transmitancia de las hojas en los rangos establecidos, o para determinar la relación entre diferentes parámetros anatómicos. También se realizaron análisis de varianza para establecer diferencias significativas entre los tratamientos y las especies.

RESULTADOS

En la tabla 2 se resumen las características foliares de las especies estudiadas. Los coeficientes de variación van de 12.17% (longitud estomática), a 132.99% (área foliar) y 203.45% (peso seco). Los dos últimos son grandes debido a que *Cecropia obtusifolia* presenta valores considerablemente altos en estos parámetros; para el resto de las características las variaciones son moderadas.

En la tabla 3 se presentan los valores obtenidos en los parámetros anatómicos considerados para cada especie. Por lo general se trata de hojas delgadas cuyos grosores están entre 100 μm (*Nectandra* sp.) y 220 μm (*Astrocaryum mexicanum*). Seis especies tuvieron grosores entre 100 y 150 μm , cuatro entre 151 y 200 μm y dos entre 201 y 220 μm .

En general la epidermis adaxial es más gruesa que la abaxial, excepto en *Astrocaryum mexicanum*. Las paredes celulares de la epidermis son delgadas y onduladas en vista superficial, aunque no fueron medidas por separado. En el mesófilo en empalizada se observó una variación de 1 a 6 estratos, excepto en *Astrocaryum mexicanum*, cuyas hojas carecen de mesófilo en empalizada; cinco especies tienen solo un estrato y seis tienen dos o más estratos. En relación con la proporción de mesófilo esponjoso/mesófilo en empalizada, el 72.72% de las especies (8) tienen mayor

TABLA 2. Promedios de las características foliares de todas las especies estudiadas. Para los cálculos estomáticos no se incluyó a *Cecropia obtusifolia*, y en los cálculos de mesófilo en empalizada no se incluyó a *Astrocaryum mexicanum* (E. E., error estándar; C. V., coeficiente de variación).

Características Foliares	n	Media	E.E.	C.V.
Area foliar (cm ²)	144	185.47	74.38	132.99
Peso seco (g)	144	1.936	1.18	203.45
Peso específico (g/cm ²)	144	0.007	0.001	48.42
Densidad estomática (mm ⁻²)	275	414.23	44.84	34.22
Longitud estomática (µm)	275	20.9	0.806	12.17
Indice estomático (mm ⁻¹)	275	8.57	0.815	30.10
Grosor epidermis adaxial (µm)	120	21.0	1.498	23.66
Grosor mesófilo en empalizada (µm)	110	49.9	7.662	48.55
Grosor mesófilo esponjoso (µm)	120	68.63	10.793	54.14
Grosor epidermis abaxial (µm)	120	13.83	1.776	42.58
Grosor lámina foliar (µm)	120	149.07	12.75	28.36
Grosor m. esponjoso/ m. en empalizada	110	1.35	0.167	39.25
No. de estratos mesófilo en empalizada	110	2.2	0.461	66.36

proporción de mesófilo esponjoso y el 27.27% de las especies (3) tienen menor proporción de este tejido. Con referencia a la densidad estomática se observa que la mayoría de las especies (7) tienen una densidad estomática en el intervalo de 300-500 mm⁻². La especie que presentó el menor valor fue *Astrocaryum mexicanum*, que es una especie del dosel bajo, y la de mayor densidad fue *Heliocarpus appendiculatus*, que es una especie pionera. La longitud del estoma (célula oclusiva) en la mayoría de las especies (9) oscila entre 18-22 µm y en las tres restantes el intervalo es de 23-26 µm. Solamente *Astrocaryum mexicanum* presentó hipodermis y fue medida junto con la epidermis. Los cristales (aciculares, romboidales, amorfos y drusas) fueron encontrados en 11 especies y no fueron vistos en *Lunania mexicana*. El esclerénquima, en forma de vainas rodeando a los haces vasculares, se detectó en todas las especies excepto en *Lunania mexicana*. En cuanto a los tricomas, se incluyen a todos los apéndices epidérmicos de forma, estructura y funciones diversas (según definición dada por Esau, 1972); éstos se observaron en el 50% de las especies y no fue medida su densidad. Las correlaciones anatómicas significativas de interés, para el propósito de éste trabajo, son las establecidas entre la densidad media estomática y el grosor de la lámina (R = -0.722); la densidad media estomática y el grosor de la epidermis adaxial (R = -0.659), la densidad media estomática abaxial (R = -0.707). Igualmente son significativas las

TABLA 3.- Características foliares de las especies estudiadas: a) grosor de la lámina, b) grosor de la epidermis adaxial c) grosor de la epidermis abaxial, d) número de estratos en el mesófilo en empalizada, e) grosor del mesófilo en empalizada, f) grosor del mesófilo esponjoso, g) relación mesófilo esponjoso/mesófilo en empalizada, h) número de estratos de la hipodermis, i) cristales, j) esclerénquima, k) tricomas, l) densidad media estomática, m) longitud media estomática, n) índice estomático, o) peso seco, p) área foliar y q) peso específico foliar. (+) presencia, (-) ausencia).

TAXON	a μm	b μm	c μm	d μm	e μm	f μm	g	h	i	j	k	l mm^{-2}	m μm	n mm^{-1}	o g	p cm^2	q g/cm^2
<i>A. hottlei</i>	197	30	21	2	46	100	2.17	-	+	+	+	301.9	0.026	7.84	0.631	77.71	0.0081
<i>A. mexicanum</i>	220	24	30	-	--	166	--	1	+	+	-	189.5	0.018	3.41	1.372	163.30	0.0080
<i>C. obtusifolia</i>	162	29	7	3	68	58	0.85	-	+	+	+	---	---	---	4.342	942.31	0.0152
<i>G. glabra</i>	145	20	10	2	42	73	1.73	-	+	+	-	430.4	0.019	8.17	1.154	205.01	0.0050
⌘ <i>H. appendiculatus</i>	116	14	11	2	41	50	1.21	-	+	+	+	686.6	0.019	13.04	0.647	160.93	0.0040
<i>L. mexicana</i>	123	20	10	3	52	41	0.78	-	-	-	+	538.0	0.018	9.68	0.199	52.07	0.0030
<i>M. guatemalense</i>	107	14	11	1	27	55	2.03	-	+	+	-	430.4	0.019	8.17	0.051	19.13	0.0020
<i>N. ambigens</i>	171	21	15	1	53	82	1.54	-	+	+	-	229.5	0.024	5.50	0.510	49.92	0.0100
<i>Nectandra sp.</i>	100	17	12	1	27	44	1.62	-	+	+	+	499.0	0.022	10.97	0.840	163.92	0.0050
<i>P. oxiphyllaria</i>	102	22	14	1	30	36	1.20	-	+	+	+	484.7	0.018	8.72	0.378	50.29	0.0070
<i>Q. funebris</i>	198	20	11	6	117	50	0.42	-	+	+	+	466.6	0.022	10.26	1.173	206.50	0.0070
<i>T. occidentalis</i>	210	24	13	1	43	130	3.02	-	+	+	-	320.9	0.022	7.05	0.219	119.37	0.0050

correlaciones entre el índice estomático y el grosor de la lámina ($R = -0.614$), epidermis abaxial ($R = 0.713$) y peso específico ($R = 0.809$).

En la tabla 4 se presentan los porcentajes de transmitancia de las hojas en el rojo (R) y en el rojo lejano (RL), así como la relación entre ambos (R:RL). Se observa que del total de luz transmitida por la hoja, el porcentaje que corresponde al R es mínimo, no así en el RL donde la transmitancia es mayor. Por este motivo en todas las especies y condiciones en que se midieron las hojas el cociente R:RL es marcadamente bajo (entre 0.02 y 0.33), con excepción de las hojas marchitas de *Turpinia occidentalis* y *Ampelocera hottlei*, en donde los valores de R:RL fueron un poco más altos (0.53 y 0.46) debido a que las hojas sufren roturas en el momento de colocarlas en el dispositivo de medición. Por este mismo motivo no se incluyeron los valores obtenidos para cuatro de las especies consideradas.

Por lo general los valores más bajos de R:RL se obtuvieron en hojas frescas con excepción de las hojas marchitas de *A. mexicanum*, *H. appendiculatus* y *Q. funebris*. Existen diferencias estadísticamente significativas entre los valores de porcentaje de transmitancia entre hojas frescas, marchitadas y secadas al horno y entre hojas jóvenes, maduras y senescentes ($F = 17.371$, g.l. = 194, sin embargo, en la mayoría de los casos son valores (< 0.3) que inactivan a la molécula de fitocromo. Se encontraron correlaciones significativas entre R:RL y la relación mesófilo esponjoso/mesófilo en empalizada en hojas frescas ($R = -0.613$) y en hojas marchitas ($R = 0.731$) y entre hojas secadas al horno y grosor de la lámina ($R = 0.671$).

En la tabla 5 se presentan los porcentajes de rojo y rojo lejano y el cociente R:RL transmitidos por hojas de diferente edad de *Astrocaryum mexicanum*. Es notable que independientemente de la edad de la hoja, el cociente R:RL es bajo. La epidermis de esta especie constituye un filtro prácticamente neutro, lo que indica que son los otros constituyentes de la hoja los principales responsables de los cambios en calidad espectral de la luz transmitida.

En la figura 1 se ilustra claramente la reducción en el flujo fotónico, en el rango de los 300 a los 700 nm, producida por la presencia del dosel vegetal (fig. 1b) con respecto a la luz incidente en un sitio abierto (fig. 1a). Esta modificación trae como consecuencia la reducción en la relación R:RL.

DISCUSIÓN

En general las láminas foliares de las especies estudiadas son delgadas y tienen un bajo peso foliar específico, alta densidad estomática y alta proporción de mesófilo esponjoso/mesófilo en empalizada lo que confirma los resultados de Bongers y Popma (1988) y Grubb (1974), para este tipo de comunidades. Un poco más del 50% de las especies estudiadas tienen dos o más estratos de mesófilo en empalizada. Las características del mesófilo de estas especies son de mesófitas no expuestas directamente al sol. Por otra parte seis especies tienen tricomas en su superficie foliar. Es necesario mencionar que aunque no fue directamente medida la densidad de los tricomas estos son abundantes sólo en las especies pioneras. La mitad de las especies del dosel superior, que son las más expuestas a la luz directa, tuvieron escasos tricomas. Es necesario hacer

TABLA 4. Porcentajes medios de transmitancia (D. E.) en las regiones del espectro correspondientes al rojo (R) y rojo lejano (RL) (con respecto a la transmitancia total de las hojas medidas) y la relación Rojo:Rojo lejano (R:RL) de hojas frescas (sin señal), (★) hojas secadas en el horno y (●) hojas marchitadas en forma natural. (*) "tratamiento" significativamente diferente para cada especie.

Especie	R	RL	R:RL
<i>A. hottlei</i>	1.14 (0)	14.56 (1.72)	0.07 (0.009)
<i>A. hottlei</i> ★	1.66 (0.2)	14.57 (0.54)	0.08 (0.015)
<i>A. hottlei</i> ●	3.69 (0.56)	8.02 (1.98)	*0.46 (0.08)
<i>A. mexicanum</i>	0.74 (0)	17.03 (0.37)	0.04 (0.001)
<i>A. mexicanum</i>	1.12 (0)	16.18 (0.13)	0.06 (0.006)
<i>A. mexicanum</i>	1.45 (0)	11.40 (4.01)	*0.12 (0.059)
<i>C. obtusifolia</i>	2.12 (0.18)	11.57 (0.28)	*0.18 (0.001)
<i>C. obtusifolia</i> ★	3.10 (0.13)	9.31 (0.46)	0.33 (0.004)
<i>C. obtusifolia</i> ●	2.90 (0.04)	8.68 (1.17)	0.33 (0.004)
<i>G. glabra</i>	0.6 (0)	18.43 (0.80)	*0.03 (0.001)
<i>G. glabra</i> ★	2.82 (0.72)	9.52 (2.21)	*0.29 (0.05)
<i>G. glabra</i> ●	2.23 (0.14)	11.03 (0.24)	*0.20 (0.05)
<i>H. appendiculatus</i>	2.11 (0.21)	12.35 (0.33)	0.17 (0.02)
<i>H. appendiculatus</i> ★	1.91 (0.47)	13.19 (1.06)	0.14 (0.02)
<i>L. mexicana</i>	0.84 (0.26)	11.23 (1.10)	0.07 (0.02)
<i>L. mexicana</i> ★	1.41 (0.49)	11.99 (1.76)	0.11 (0.02)
<i>L. mexicana</i> ●	1.26 (0.66)	7.98 (2.64)	0.19 (0.15)
<i>M. guatemalense</i>	2.61 (0.71)	22.39 (1.74)	0.11 (0.05)
<i>M. guatemalense</i> ★	2.00 (0.15)	10.54 (1.63)	0.19 (0.03)
<i>N. ambigens</i>	1.42 (0.52)	16.33 (0.83)	0.08 (0.03)
<i>N. ambigens</i> ★	1.21 (0.20)	15.65 (4.60)	0.08 (0.01)
<i>N. ambigens</i> ●	0.96 (0.24)	3.25 (1.32)	*0.32 (0.11)
<i>Nectandra</i> sp.	4.64 (0.52)	23.73 (3.79)	0.19 (0.02)
<i>Nectandra</i> sp. ★	2.22 (0.01)	11.40 (0.57)	0.20 (0.01)
<i>Nectandra</i> sp. ●	2.24 (0.13)	11.59 (0.80)	0.19 (0.02)

TABLA 4. Continuación.

<i>P. oxiphyllaria</i>	1.30 (0)	16.12 (0.38)	0.08 (0.002)
<i>P. oxiphyllaria</i> ★	1.44 (0)	12.17 (1.98)	0.11 (0.017)
<i>P. oxiphyllaria</i> ●	1.95 (0.77)	16.49 (4.63)	0.11 (0.03)
<i>Q. funebris</i>	5.83 (0.98)	22.76 (1.23)	*0.25 (0.05)
<i>Q. funebris</i> ★	0.44 (0.07)	18.21 (3.63)	*0.02 (0.002)
<i>T. occidentalis</i>	0.75 (0.16)	16.63 (2.43)	0.04 (0.009)
<i>T. occidentalis</i> ★	1.74 (0.13)	14.74 (2.14)	0.11 (0.005)
<i>T. occidentalis</i> ●	3.95 (0.25)	7.49 (1.60)	*0.53 (0.09)

TABLA 5. Porcentajes medios de transmitancia (D. E.) de las hojas de *Astrocaryum mexicanum* de diferentes edades en las regiones del espectro correspondientes al Rojo (R) y Rojo lejano (RL) (con respecto a la transmitancia total de las hojas medidas), y relación R:RL en hojas frescas (sin señal), (★) hojas secadas en el horno y (●) en hojas marchitadas en forma natural. (D. E.). (*) "tratamiento" significativamente diferente dentro de cada grupo.

Edad	R	RL	R:RL
Joven	0.74 (0)	17.03 (0.37)	0.04 (0.001)
Joven*	1.12 (0)	16.18 (0.13)	0.06 (0.006)
Joven ●	1.45 (0)	11.40 (4.01)	*0.12 (0.059)
Madura	0.32 (0)	18.12 (0.75)	0.18 (0.006)
Madura *	1.94 (0)	16.99 (2.18)	0.11 (0.24)
Madura ●	1.07 (0)	14.83 (2.15)	*0.07 (0.21)
Senescente	2.56 (0.36)	16.21 (2.67)	*0.16 (0.001)
Senescente ★	0.85 (0.30)	16.14 (0.19)	0.56 (0.02)
Senescente ●	1.29 (0)	19.63 (4.13)	0.06 (0.41)
Epidermis	11.03	11.74	0.93

Longitud de onda (nm)

observaciones de estas características a lo largo del año y con un mayor número de especies, para establecer un patrón en la distribución de esta característica. El detallar la longitud, densidad, grosor y forma de los tricomas es de importancia para entender su papel ecofisiológico como determinante de la cantidad y la calidad de luz absorbida por las hojas (Roth, 1984).

Las correlaciones negativas entre los diferentes parámetros estomáticos, el grosor de la lámina y el grosor de las epidermis es algo que se menciona frecuentemente para plantas de zonas áridas, por lo que es interesante encontrarlo también en especies mesófitas. Roth (1984) también hace mención de este tipo de tendencias xeromórficas en especies de selvas.

La correlación entre $R:RL$ y la relación mesófilo esponjoso/mesófilo en empalizada y grosor de la lámina en hojas frescas, marchitas y secadas en el horno, indican que los cambios en composición espectral ocurren con la profundidad del tejido; la luz se reduce en flujo fotónico en el tejido esponjoso y se enriquece en verde y rojo lejano. El tejido en empalizada recibe una mayor intensidad luminosa debido a que las hojas frecuentemente reciben la luz en su superficie adaxial; ahí son los cloroplastos los que absorben cantidades considerables de luz, a pesar de la baja eficiencia de atenuación del tejido. En el interior de la hoja la transmisión de la luz continúa hacia las capas celulares inferiores, hasta llegar al tejido esponjoso que es efectivo en la atenuación de la luz, especialmente para longitudes de onda corta, que son de absorción débil (Terashima y Saeki, 1983). También se ha reportado que la transmitancia está profundamente influenciada por el grosor foliar, especialmente en algunas longitudes de onda en las que el agua o los pigmentos foliares absorben energía (Woolley, 1971).

De acuerdo con esto, esperaríamos correlaciones más fuertes, o más sistemáticas entre los parámetros anatómicos relacionados al grosor de las hojas como: grosor de la hoja y de los mesófilos y la transmitancia de rojo, rojo lejano y $R:RL$; probablemente es necesario realizar medidas morfoanatómicas más precisas para establecer correlaciones sistemáticas entre ambos parámetros, como señala Parkhurst (1982) quien recomienda el uso de métodos estereológicos (volumétricos).

Independientemente de las variaciones en la anatomía foliar de las especies consideradas, todas reducen fuertemente la transmitancia en el rango del visible y disminuyen drásticamente el cociente $R:RL$. Esto ocurre tanto en hojas frescas como en hojas marchitadas en forma natural o secadas en el horno. El hecho de que las hojas marchitas de todas las especies y las hojas senescentes de *A. mexicanum* también disminuyan la relación $R:RL$ contradice lo expresado por Casal y Smith (1989), quienes consideran que los órganos senescentes de las plantas son filtros neutros que producen grandes cambios en la Densidad de Flujo Fotónico Fotosintético (DFFF) y cambios muy pequeños en $R:RL$. Por otra parte también se ha reportado que la hojarasca húmeda o seca disminuye la relación $R:RL$ (Vázquez-Yanes, et al., 1990). Esto significa que a la modificación drástica de la composición espectral de la luz en las comunidades (fig. 1) contribuyen todas las hojas independientemente de su edad o estado de hidratación.

Aunque existen variaciones menores que obedecen a diferencias entre especies, o a variaciones intraespecíficas debidas a el estado de hidratación, edad, depositación de fósforos, polvo, etcétera, probablemente gran parte de las variaciones amplias en la

relación R:RL dentro de las comunidades se deba más bien a la arquitectura de las plantas, que permite el paso de luz no filtrada al interior de las comunidades. Existen efectos umbrales y penumbrales debidos a la microdistribución del dosel (Smith, *et al.*, 1989) que pueden modificar la relación R:RL, además de los rayos directos ocasionales que pueden contribuir con más del 50% de la DFFF diaria (Lee, 1987, 1989 y Pearcy, 1990).

En el diseño de dispositivos experimentales que requieran de una disminución en la relación R:RL podría considerarse el uso de doseles simulados con hojas frescas o secas ya que actúan como filtros confiables para desarrollar experimentos de germinación o morfogénesis. Una sola capa de hojas establece relaciones R:RL representativas del interior de cualquier comunidad vegetal como las referidas por Monteith (1976) y Vázquez-Yanes, *et al.* (1990). Estos doseles simulados con hojas también producen una fuerte disminución en la radiación fotosintéticamente activa cuya proporción depende del número de capas de hojas empleadas y de la transparencia de las mismas.

La estructura foliar también ha sido utilizada por varios autores (Fisher, 1986; Howard, 1969; Jackson, 1967; Roth, 1984 y Wylie, 1951) para determinar si las diferencias fisionómicas y fisiológicas (como niveles foliares de minerales y relación planta-agua) de diferentes tipos de vegetación se reflejan en su estructura (Peace y Macdonald, 1981 y Tanner y Kapos, 1982), para establecer criterios de diferenciación de hojas de sol y de sombra, para determinar xeromorfía y/o higromorfía.

AGRADECIMIENTOS. Agradecemos a los Doctores Carlos Vázquez Yanes, Ramón Riba y Nava Esparza y Blanca Pérez García por su revisión crítica del manuscrito y a el M. en C. Miguel Angel Armella y a los Biól. Ma. Esther Sánchez Coronado, Pilar Huante y Carlos Toledo por el apoyo técnico durante el desarrollo de este trabajo.

LITERATURA CITADA

- BONGERS, F. y J. POPMA. 1988. Leaf characteristics of the tropical rain forest flora of Los Tuxtlas, México. En: Bongers, F. y J. Popma (Edrs.) Trees and gaps in a Mexican tropical rain forest. Cipegevens, Bibliotheek, Den Haag. Thesis. Utrecht. pp. 57-70.
- BONGERS, F., J. POPMA, J. MEAVE DEL CASTILLO y J. CARABIAS. 1988. Structure and floristic composition of the lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. *Vegetatio* 74:55-80.
- CASAL, J.J. y H. SMITH. 1989. The function, action and adaptive significance of phytochrome in light-grown plants. *Pl. Cell Envir.* 12:855-862.
- CHAZDON, R.L. 1988. Sunflecks and their importance to forest understory plants. *Adv. Ecol. Res.* 18:1-63.
- CHILD, R., D.C. MORGAN y H. SMITH. 1981. Control of development in *Chenopodium album* L. by shadelight. The effect of light quality (Red:Far-Red Ratio) on morphogenesis. *New Phytol.* 89:545-555.
- ESAU, K. 1972. Anatomía vegetal. Ediciones Omega, S.A., Barcelona. 779p.
- FIELD, C.B. 1988. On the role of photosynthetic responses in constraining the habitat distribution of rainforest plants. En: Evans, J. et al. (Edrs.). Ecology of photosynthesis in sun and shade. SCIRO, Australia. pp. 343-357.

- FISHER, J.B. 1986. Sun and shade effects on the leaves of *Guarea* (Meliaceae): plasticity of a branch analogue. Bot. Gaz. 147:84-89.
- GRUBB, P.J. 1974. Factors controlling the distribution of forest-types on tropical mountains: new facts and a new perspective. En: Flenley, J.R. (Edr.). Altitudinal zonation in Malaesia. Trans. 3rd. Aberdeen-Hull Symp. Males. Ecol. Univ. Hull Geogr. Dept. Misc. Ser. 16. pp. 1-25.
- HOWARD, R. A. 1969. The ecology of an elfin forest in Puerto Rico, 8. Studies of stem growth and form and of leaf structure. J. Arnold Arbor. 50:225-267.
- IBARRA-MANRÍQUEZ, G. 1985. Estudios preliminares sobre la flora leñosa de la Estación de Biología Tropical Los Tuxtlas, Veracruz, Ver., Méx. Tesis Facultad de Ciencias, UNAM, México. 264p.
- JACKSON, L. W. R. 1967. Effect of shade on leaf structure of deciduous tree species. Ecology 48:498-499.
- LEE, D. W. 1987. The spectral distribution of radiation in the neotropical rain forests. Biotropica 19:161-166.
- LEE, D. W. 1989. Canopy dynamics and light climates in a tropical moist deciduous forest in India. J. Trop. Ecol. 5:65-79.
- LOOMIS, W. E. 1965. Absorption of radiant energy by leaves. Ecology 46:14-17.
- MARTÍNEZ-RAMOS, M. 1985. Claros, ciclos vitales de los árboles tropicales y regeneración natural de las selvas altas perennifolias. En: Gómez-Pompa, A. y S. Del Amo (Edrs.). Investigaciones sobre la regeneración de selvas altas en Veracruz, México. Ed. Alhambra, México. v. 2. pp. 191-240.
- MONTEITH, J. L. 1976. Spectral distribution of light in leaves and foliage. En: Smith, H. (Edr.). Light and plant development. Butterworths, London. pp. 447-461
- OROZCO-SEGOVIA, A. 1986. Fisiología ecológica del fotoblastismo en semillas de cuatro especies del género *Piper* L. Tesis Doctoral Facultad de Ciencias, UNAM, México. 112p.
- PARKHURST, D.F. 1982. Stereological methods for measuring internal leaf structure variables. Amer. J. Bot. 69:31-39.
- PEACE, W.J.H. y F.D. MACDONALD. 1981. An investigation of the leaf anatomy, foliar mineral levels, and water relations of trees of a Sarawak forest. Biotropica 13:100-109.
- PEARCY, R. W. 1990. Sunflecks and photosynthesis in plant canopies. Ann. Rev. Pl. Physiol. Pl. Mol. Biol. 41:421-53.
- POPMA, J., F. BONGERS y J. MEAVE DEL CASTILLO. 1988. Patterns in the vertical structure of the tropical lowland rain forest of Los Tuxtlas, México. Vegetatio 74:81-91.
- ROTH, I. 1984. Stratification of tropical forests as seen in leaf structure. Dr. W. Junk Publishers, The Hague, Netherlands. T:VS 6.
- SÁNCHEZ, R.A. y D. COGLIATTI. 1975. The interaction between phytochrome and white light irradiance in the control of leaf shape in *Taraxacum officinale*. Bot. Gaz. 136:281-285.
- SASS, J. E. 1958. Botanical microtechnique. The Iowa State University Press, Ames, Iowa.
- SMITH, H. 1982. Light quality, photoperception and plant strategy. Ann. Rev. Pl. Physiol. 33:481-518.
- SMITH, W. K., A. KNAPP y W. A. REINERS. 1989. Penumbra effects on sunlight penetration in plant communities. Ecology 70:1603-1609.
- TANNER, E.V.J. y V. KAPO. 1982. Leaf structure of Jamaican upper montane rain-forest trees. Biotropica 14:16-24.
- TASKER, R. y H. SMITH. 1977. The function of phytochrome in the natural environment. V. Seasonal changes in radiant energy quality. Photochem. & Photobiol. 26:487-491.
- TERASHIMA, I. y T. SAEKI. 1983. Light environment within a leaf I. Optical properties of paradermal sections of *Camellia* leaves with special reference to differences in the optical properties of palisade and spongy tissues. Pl. Cell Physiol. 24:1493-1501.
- THURSTON, E. L. 1969. Taxonomic significance of stomatal patterns in the ferns. Amer. Fern J. 59:68-79.
- VÁZQUEZ-YANES, C. y H. SMITH. 1982. Phytochrome control of seed germination in the tropical rain forest pioneer trees *Cecropia obtusifolia* and *Piper auritum* and its ecological significance. New Phytol. 92:477-485.

- VÁZQUEZ-YANES, C., A. OROZCO-SEGOVIA, E. RINCÓN, M.E. SÁNCHEZ-CORONADO, P. HUANTE, J.R. TOLEDO y V.L. BARRADAS. 1990. Light beneath the litter in a tropical forest: effect on seed germination. *Ecology* 71:1952-1958.
- VICENTE, C. y B. CIFUENTES. 1981. Utilización de doseles experimentales en el estudio de la producción vegetal. En: Vicente, C. (Edr.). *Productividad vegetal*. Universidad Complutense, Madrid. pp.33-66.
- WOOLLEY, J.T. 1971. Reflectance and transmittance of light by leaves. *Pl. Physiol.* 47:656-662.
- WYLIE, R.B. 1951. Principles of foliar organization shown by sun-shade leaves from ten species of deciduous dicotyledonous trees. *Amer. J. Bot.* 38:355-361.