



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

# **Caracterización de las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de déficit hídrico**

**Jairo García Lozano I.A. MSc.  
Código: 07797033**

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Agronomía, Escuela de postgrados-Programa de doctorado  
Bogotá, Colombia

2014



# **Caracterización de las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de déficit hídrico**

**Jairo García Lozano**

Tesis de grado presentada como requisito parcial para optar al título de:  
Doctor en Ciencias Agropecuarias, Área Agraria.

Directora:

PhD. Liz Patricia Moreno Fonseca

Línea de Investigación: Fisiología de Cultivos

Grupo de Investigación: Grupo Interdisciplinario de Investigación en Fruticultura Tropical

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Agronomía, Escuela de postgrados-Programa de doctorado

Bogotá, Colombia

2014

“El presidente de tesis y el consejo examinador, no serán responsables de las ideas emitidas por el autor”.

(Artículo 217 de los estatutos de la Universidad Nacional de Colombia)

Este documento se ajusta a la Resolución No. 189 de 2008 del Consejo de la facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá, la cual reglamenta la elaboración y presentación de los trabajos de grado de la Facultad de Agronomía de la Universidad Nacional de Colombia, sede Bogotá.

Nota de aceptación:

---

---

---

---

---

---

---

Stanislav Valeryevich Magnitskiy PhD.  
Docente Universidad Nacional - Bogotá

---

Luz Marina Melgarejo PhD.  
Docente Universidad Nacional - Bogotá

---

Yina Jazbleidi Puentes Paramo PhD.  
Docente Universidad Nacional - Palmira

Bogotá, 11 de Diciembre de 2014

**Dedicatoria**

*A mis padres Jesús Elías y Beatriz*

*A mi esposa Alba y mis hijos Luis Felipe y Camilo Andrés.*

*A mis hermanos Elizabeth, Edgar, Luis Alfonso y Dora Esperanza*

*A mis sobrinas y sobrinos Natalia, Daniela, Paulina, Valentina, Sara, Edgar David y  
Santiago.*



## **Agradecimientos**

A Dios por todo lo que me ha dado en la vida.

A la universidad Nacional de Colombia por la contribución dada en mi formación a nivel de postgrado.

A la Dra. Liz Patricia Moreno. Profesora Asociada Facultad de Agronomía por la dirección de tesis, su orientación y paciencia.

Al Dr. Lorenzo Peláez, Director de CORPOICA C.I. Nataima, quien ante la falta de una licencia completa de estudios, siempre mantuvo su mejor disposición para apoyarme con el tiempo necesario para asistir a mis clases.

Al Dr. Julio Ricardo Galindo Pacheco tutor en Corpoica.

Al Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, quien financió y al Dr. Eduardo Barragán Q. quien lideró el proyecto donde adelante esta investigación.

A todo el personal de la sección de fisiología y suelos de CEPEC/CEPLAC Ilheus Bahía-Brasil por la camaradería y buena disposición durante la pasantía de investigación. Especialmente al Dr. Raúl René Valle, Valter Nascimento, Katia, George Sodre, y Basilio Leite,

A José Arboney Guzmán Corpoica C.I. Nataima, asistente de investigación y compañero, un agradecimiento muy especial por su invaluable colaboración en la conducción de experimentos y apoyo en la toma de datos.

A la Dra. Angélica Piedad Sandoval, compañera de trabajo por el apoyo en los proyectos a mi cargo para que pudiese asistir a mis clases y su insistencia para redactar el documento final.

A Liliana Moreno Estudiante en formación por su valioso aporte en el trabajo de laboratorio.

A todas las demás personas, compañeros de trabajo, profesores y estudiantes que no alcance a nombrar, pero a las cuales debo agradecer porque de alguna manera apoyaron la realización de este trabajo de investigación.



## Resumen

Teniendo como referencia el estudio de la “Evaluación edafoclimática de las tierras del trópico bajo Colombiano para el cultivo de cacao” y con la finalidad de contribuir al logro de las metas propuestas por la cadena de cacao, de auto sostenibilidad en la producción interna con excedentes exportables; se propuso evaluar la potencialidad de utilizar áreas secas con disponibilidad de riego, como una opción comercial para el cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L). Se planteó evaluar los efectos del clima en el valle seco del alto Magdalena en el crecimiento y desarrollo de este cultivo. Se establecieron dos ensayos en el centro de investigación agropecuario Corpoica C.I. Nataima, este centro es representativo del bosque seco tropical y está ubicado a una altura de 418 m.s.n.m. con coordenadas geográficas de 4°11'31,65" Latitud Norte (N) y 74°57'41,49" Longitud oeste (W) en el departamento del Tolima, municipio de El Espinal. Ambos experimentos se establecieron en un diseño de parcela dividida con arreglo de bloques aleatorizados. La parcela principal correspondió a cuatro niveles de agua disponible del suelo y la subparcela a tres clones recomendados comercialmente para zonas secas (ICS60, ICS95 y CCN51). El primer ensayo evaluó el efecto del microclima en la pérdida de agua por evapotranspiración en un sustrato preparado con suelo representativo de la región y las respuestas fisiológicas de plántulas injertadas de tres meses en invernadero. El segundo ensayo se estableció en condiciones de campo semi-controladas y permitió conocer durante el primer año de establecimiento el efecto del clima seco en las respuestas bioquímicas y fisiológicas bajo situaciones de buena disponibilidad hídrica y bajo estrés hídrico. En ambos experimentos los resultados mostraron una alta incidencia de los contenidos de agua en el suelo en el crecimiento final de las plantas, pero no existieron diferencias entre los materiales evaluados. Las variables climáticas que afectan el desarrollo de la planta, son la temperatura y la humedad relativa. La magnitud del impacto del déficit hídrico depende de las variaciones climáticas a lo largo del día. Se determinó que el déficit hídrico afectó el crecimiento de la planta, se redujo el área foliar como consecuencia de los bajos potenciales hídricos foliares y su potencial efecto al disminuir

la turgencia necesaria para el crecimiento de los tejidos. El cierre de estomas incrementó la resistencia estomática afectando fotosíntesis y transpiración. Los resultados permiten inferir que este cierre estomático tuvo un componente hidropasivo debido a que las plántulas de los clones de cacao evaluados pierden agua con relativa facilidad debido al poder evaporante de la atmósfera y uno hidroactivo debido a las estrategias de aclimatación probablemente por ajuste osmótico, al aumentar los niveles de azúcares, prolina y contenidos de potasio. El déficit de presión de vapor en horas de la tarde acentuó el efecto de cierre estomático en las plantas más estresadas, este efecto es mucho menor con contenidos de agua disponible en el suelo alrededor de capacidad de campo.

**Palabras clave:**

Estrés hídrico, sequía, fotosíntesis, prolina, clorofilas, ajuste osmótico

## Abstract

From the study “edafoclimatic evaluation of low tropic lands for Cacao cultivation (*Theobroma cacao* L) in Colombia” and with the aim of collaborate for the achievement of cacao chain goals: self-sustainability for internal chocolate production and exportation. It was propose to evaluate the potential use of dry areas with irrigation like an option for cacao commercial cultivation. It was evaluated the climatic effect in the growth and development of this crop in High Dry Valley of Magdalena River. It was establish two assays in the research center Nataima – Corpoica, which is a model for tropical dry forest conditions located at 418 m.s.n.m. with geographic coordinates 4°11′31,65″ North latitude (N) y 74°57′41,49″ West longitude (W) in Espinal – Tolima deparment. Both assays were established in split-plot design with randomized complete blocks. The principal plot was Available Water Content (AWC) of the soil, and the sub-plots three clones recommended for dry conditions (ICS60, ICS95 y CCN51). The first assay evaluated the effect of microclimate in water loss by evapotranspiration and the physiologic answers of plants grafted at three months in greenhouse using a substrate made with representative soil from the region. The second assay was in field with semi- controlled conditions in order to know the effect of dry climate on the biochemical and physiological plant answers under good conditions of water availability and under water stress during the first year of establishment. In both experiments it was established the effect of soil water content in plant final growth but there was not differences between the materials evaluated. The principal climate characteristics that affected the plant development were temperature and relative humidity. The damage range caused by the water stress depend fo the climate variability during the day. It was determined that water strees affect the plant final growth, leaf area diminish as a consequence of lower hydric potential and its negative effect in the turgidity needed for tissues growth. The stomatal closure increases the stomata resistance affecting photosynthesis and transpiration. This stomatal closure had a hydropassive component due to the evaluated cacao materials that lost water almost easily because of the

evaporating atmosphere power and one hydroactive as an acclimatization strategic probably by osmotic adjustment, enhancing sugar, proline and potassium levels in plant. The vapor pressure deficit in the afternoon emphasized the effect of stomatal closure in the most stressed plants, this effect is lower in available water in soil near to field capacity.

**Keywords:**

Water stress, drought, photosynthesis, proline, chlorophyll, osmotic adjustment.

# Contenido

	<u>Pág.</u>
<b>Resumen</b> .....	<b>XI</b>
<b>Lista de figuras</b> .....	<b>XVII</b>
<b>Lista de tablas</b> .....	<b>XX</b>
<b>Lista de anexos</b> .....	<b>XXII</b>
<b>Lista de Símbolos y abreviaturas</b> .....	<b>XXIV</b>
<b>1. Introducción</b> .....	<b>1</b>
<b>2. Objetivos</b> .....	<b>3</b>
<b>3. Revisión de literatura</b> .....	<b>5</b>
3.1 El cultivo de cacao en el contexto mundial .....	5
3.2 El cultivo de cacao en Colombia .....	6
3.2.1 Zonificación edafoclimática de áreas con potencial para la de producción de cacao en Colombia .....	7
3.3 Requerimientos ecofisiológicos del cacao .....	8
3.3.1 Temperatura .....	9
3.3.2 Disponibilidad hídrica .....	10
3.3.3 Viento .....	13
3.3.4 Luminosidad .....	14
3.3.5 Interacción luz – agua – nutrientes .....	16
3.4 Balance y requerimientos hídricos en el cultivo de cacao .....	18
3.5 El déficit hídrico y el crecimiento de la plantas .....	21
3.5.1 Efectos fisiológicos y bioquímicos del déficit hídrico .....	23
3.6 Tolerancia a la sequía en cacao .....	26
<b>4. Respuestas fisiológicas de tres clones de cacao (<i>Theobroma cacao</i> L.) en etapa de vivero, a cuatro niveles de agua disponible en el suelo.</b> .....	<b>29</b>
4.1 Objetivos específicos .....	29
4.2 Materiales y métodos .....	29
4.2.1 Ubicación .....	29
4.2.2 Material vegetal y establecimiento del experimento .....	30
Reacción a Moniliasis ( <i>Moniliophthora roreri</i> (Cif. y Par.) .....	30
4.2.3 Variables analizadas .....	32
4.2.4 Diseño estadístico y análisis de datos .....	34

4.3	Resultados y discusión.....	35
4.3.1	Clima y microclima .....	35
4.3.2	Microclima y evapotranspiración.....	45
4.3.3	Potencial hídrico de la hoja .....	50
4.3.4	Intercambio de gases .....	51
4.3.5	Crecimiento y distribución de masa seca .....	58
4.3.6	Conclusiones .....	63
<b>Anexos</b>	.....	<b>65</b>
<b>5.</b>	<b>Respuestas fisiológicas de tres clones de cacao (Theobroma cacao L.) durante el primer año de establecimiento a diferentes niveles de agua disponible en el suelo.</b>	<b>75</b>
5.1	Objetivos específicos.....	75
5.2	Materiales y métodos .....	75
5.2.1	Ubicación y condiciones climáticas.....	75
5.2.2	Material vegetal y establecimiento del experimento.....	76
5.2.3	Variables analizadas .....	78
5.2.4	Análisis de datos .....	80
5.3	Resultados y discusión.....	81
5.3.1	Microclima.....	81
5.3.2	Fotosíntesis, transpiración y potencial hídrico de la hoja .....	86
5.3.3	Respuestas bioquímicas (azúcares, prolina y potasio) .....	98
5.3.4	Variables de crecimiento y distribución de masa seca.....	100
5.4	Conclusiones .....	108
<b>Anexos</b>	.....	<b>109</b>
<b>6.</b>	<b>Discusión General.....</b>	<b>117</b>
<b>7.</b>	<b>Conclusiones y recomendaciones.....</b>	<b>125</b>
<b>Bibliografía</b>	.....	<b>127</b>

## Lista de figuras

- Figura 4-1. Comportamiento diario de la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa (HR, %) y radiación ( $R_d$ ,  $\text{w}/\text{m}^2$ ) al exterior (Ext) en interior (int.) de la casa de mallas (CM). Para efectos de escala  $R_d$  se divide en 10..... 37
- Figura 4-2. Comportamiento diario de las variables déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_a$ ) al exterior (Ext) en interior de la CM. .... 39
- Figura 4-3. A) Comportamiento de la radiación ( $R_d$ ), temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (HR). B) Déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico ambiental ( $\Psi_a$ ) al interior de la casa de mallas (CM) durante el periodo de evaluación. Los datos corresponden a datos promedios diarios..... 40
- Figura 4-4. A) Correlación entre la Radiación, la temperatura y la humedad relativa al interior de la casa de mallas (CM). Datos puntuales diarios (06:00 am a 06:00 pm). B) Cada punto es el promedio de 60 observaciones. Marcador solido hora de la mañana, marcador sin relleno hora de la tarde..... 42
- Figura 4-5. Correlación entre la temperatura, la humedad relativa (HR, %), el déficit de presión de vapor (DPV) y el potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi_a$ ) para el periodo comprendido entre las 06:00 am y 06:00 pm. Datos originales obtenidos durante los 60 días de evaluación..... 43
- Figura 4-6. A) Variables microclimáticas al interior de la CM, temperatura ambiente ( $T_{aCM}$ ), temperatura del sustrato ( $T_{pS}$ ), humedad relativa (HRCM, %) y contenido volumétrico de agua en el suelo (CVA, %). B) potencial hídrico de la atmósfera en la casa de mallas ( $\Psi_{aCM}$ ) y CVA%. Cada dato es la media de 60 valores..... 46
- Figura 4-7. Relación diaria entre Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y Conductancia estomática en condiciones de casa de mallas (CM). Lectura hecha con luz natural en el tratamiento del 25% de humedad volumétrica del sustrato equivalente a capacidad de campo..... 47
- Figura 4-8. Disminución del contenido de agua en el suelo (CVA, %) durante tres días seguidos, por efecto de las condiciones micro ambientales, se representa el papel del potencial hídrico de la atmósfera en la casa de mallas ( $\Psi_{aCM}$ ). Mediciones continuas por tres días..... 48
- Figura 4-9. Perdida del agua disponible en el sustrato utilizado para la experimentación por evapotranspiración. Lecturas del contenido volumétrico (CVA, %) tomadas en los primeros 20 cm de cada contenedor durante la estandarización del tratamiento de 10% de humedad del sustrato..... 49

Figura 4-10. Tendencia del potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_f$ ) en los tres clones evaluados como respuesta a cuatro contenidos de agua en el suelo (CVA, 10%, 20%, 25% y 30%).	50
Figura 4-11. Medición diaria de fotosíntesis neta ( $P_n$ ) y radiación fotosintéticamente activa (RFA) en CM para el periodo 6:00 a 18:00 horas en el clon CCN51 en condiciones de humedad del suelo a capacidad de campo (CC). Cada valor es el promedio de tres lecturas con luz natural.	51
Figura 4-12. Comportamiento de la fotosíntesis neta $P_n$ (A), transpiración T (B), conductancia estomática $g_s$ (C) y resistencia estomática $r_s$ (D) de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en CM. Medidas tomadas con luz natural.	53
Figura 4-13. Comportamiento del déficit de presión de vapor (DPV) entre el ambiente y la hoja de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en casa de mallas.	54
Figura 4-14. Comportamiento de $P_n$ (A) y la T (B) de tres clones de cacao sometidas a cuatro condiciones de agua disponible del suelo en CM. Datos tomados con luz natural.	56
Figura 4-15. Comportamiento de la EUA, la $r_s$ y $g_s$ de tres clones de cacao sometidos a cuatro condiciones de agua disponible del suelo. Fuente de luz natural.	57
Figura 4-16. Comportamiento del potencial hídrico de la hoja $\Psi_f$ con relación a los contenidos de agua disponible en el suelo (A) y con $P_n$ (B) en tres clones de cacao en CM.	57
Figura 4-17. Comportamiento de variables de altura de planta (AP) y diámetro del tallo (DT) de plántulas de cacao a 60 días después de siembra, evaluadas en cuatro niveles de humedad en el suelo en casa de mallas.	59
Figura 4-18. Numero de hojas (NH) y área foliar (AF) de plántulas de cacao sometidas a cuatro condiciones de agua disponible del suelo en casa de mallas.	60
Figura 4-19. Peso seco de la hoja (PSH), peso seco del tallo (PSTa), peso seco de la raíz (PSR) y peso seco total (PSTo) en plántulas de tres clones de cacao, sometidas a cuatro regímenes de agua disponible en el suelo en casa de mallas.	61
Figura 4-20. Aporte de masa seca por órgano en plántulas de cacao sometidas a cuatro niveles de agua disponible en el suelo en casa de mallas. Lectura a 60 días de aplicados los tratamientos.	62
Figura 5-1. Distribución diaria de las variables climáticas, temperatura media, humedad relativa y precipitación durante el período de evaluación. El Espinal (Tolima).	82
Figura 5-2. Comportamiento diario de la temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y humedad relativa (%). El Espinal - Tolima.	84
Figura 5-3. A) Correlación entre temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), humedad relativa (%HR), déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_a$ ). Datos originales obtenidos durante 395 días de evaluación. B) Valores de déficit de presión de vapor promedio (DPVm) y valores máximos (DPVmax) promedio para el periodo comprendido entre las 06 a 18 horas.	85

Figura 5-4. A) Comportamiento de la fotosíntesis –Pn- y (B) transpiración –T- de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible del suelo en la etapa de establecimiento. Datos tomados al final del experimento 394 ddt con luz natural. ....	87
Figura 5-5. Comportamiento de la conductancia –gs-, resistencia estomática –rs- (A) y potencial hídrico foliar –Ψf- (B) en clones de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L) sometidos a cuatro condiciones de agua disponible del suelo durante el primer año de establecimiento. Datos tomados al final del experimento 394 ddt con luz natural. ....	88
Figura 5-6. Tendencias diurna de la variación de la fotosíntesis neta -Pn- (A); transpiración –T- (B); concentración interna de CO <sub>2</sub> –Ci- (C) y potencial hídrico –Ψf- (D) en hojas de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L) bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo. Datos tomados con luz natural.....	90
Figura 5-7. Relación entre la concentración de CO <sub>2</sub> atmosférico (Ca), concentración interna de CO <sub>2</sub> (Ci) y temperatura de la hoja (Tf) según los contenidos de agua disponible en el suelo 394 ddt. Datos tomados bajo luz natural. ....	91
Figura 5-8. Curvas de saturación fotosintética por luz, en cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) al aplicar el modelo hiperbólico de Michaelis Menten, para cuatro tratamientos de restitución de agua disponible en el suelo. Lecturas tomadas con fuente de luz natural.....	93
Figura 5-9. (A) Contenidos de clorofila a, b y total (B) (C) y (D) Comportamiento diurno en los contenidos de Cha Chb y ChT en clones de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometidos a cuatro regímenes distintos de disponibilidad hídrica en el suelo.395 ddt. Cha = 0.000AD <sup>2</sup> - 0.0106AD + 2.4588; ChT = 0.0002AD <sup>2</sup> - 0.0077AD + 2.008; Chb = 6E-05AD <sup>2</sup> - 0.0029AD + 0.4514.....	97
Figura 5-10. Contenidos de Prolina y azúcares totales (A); potasio (B); prolina diurno C) y azúcares totales diurno (D) en tres clones de <i>Theobroma cacao</i> L. sometidos a cuatro regímenes distintos de disponibilidad hídrica en el suelo.....	99
Figura 5-11. Tendencia en el comportamiento de: A) Altura de la planta (AP), B) diámetro del tallo (DT) y C) área foliar (AF). La línea indica la tendencia y ajuste del modelo a los datos puntuales.....	102
Figura 5-12. Asignación de masa seca por órgano A) peso seco de las hojas (PSH), B) peso seco del tallo (PSTa), C) Peso seco de la raíz (PSR), D) Peso seco total (PSTo) y E) Relación entre PSR/PSH para tres clones de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometidos a diferentes niveles de agua disponible en el suelo. ....	106
Figura 6-1. Representación esquemática de la relación entre los factores ambientales y los efectos fisiológicos bajo condiciones deficientes de agua disponible en el suelo, en plántulas de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) y durante el primer año de establecimiento. ....	119

## Lista de tablas

Tabla 4-1. Características agronómicas de los clones seleccionados.....	30
Tabla 4-2. Características físicas y contenidos de agua disponible del sustrato utilizado para el montaje del experimento en casa de mallas (CM). .....	31
Tabla 4-3. Tratamientos de disponibilidad hídrica aplicados a plántulas de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) de los clones ICS95, ICS60 y CCN51 en el experimento en casa de mallas (CM).....	32
Tabla 4-4. Comportamiento y diferencias promedio de variables climáticas al interior y exterior de la casa de mallas (CM).....	36
Tabla 4-5. Correlación entre las variables ambientales al exterior e interior de la casa de mallas (CM).....	41
Tabla 4-6. Comportamiento de $P_n$ , $T$ , $r_s$ , $g_s$ , $EUA$ y $\Psi_f$ en tres clones de cacao bajo cuatro condiciones diferentes de disponibilidad hídrica en el suelo en CM. Los valores son medias con $\pm$ SE y corresponden a la lectura final a los 60 días.....	55
Tabla 4-7. Variables directas de crecimiento altura $v$ de la planta (AP), diámetro del tallo (DT), área foliar (AF), y número de hojas (NH) de tres clones de cacao sometidos a cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en casa de mallas. Media $\pm$ SE datos tomados a 60 días de aplicados tratamientos.....	58
Tabla 4-8. Peso seco de la hoja (PSH), peso seco del tallo (PSTa), peso seco de la raíz (PSR), peso seco total (PSTo), área foliar específica(AFE) y relación raíz parte aérea (R/A) en tres clones de cacao sometidos a cuatro niveles de agua disponible en el suelo en casa de mallas datos tomados a los 60 días.....	61
Tabla 5-1. Contenido de Humedad volumétrica (CVA) en suelo Franco arenoso, y su equivalencia en términos de agua disponible para la planta, correspondientes a los tratamientos aplicados a tres clones de cacao.....	77
Tabla 5-2. Comportamiento de la fotosíntesis neta ( $P_n$ ), transpiración ( $T$ ), conductancia ( $g_s$ ), resistencia estomática ( $r_s$ ) y potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) en tres clones de cacao bajo cuatro condiciones diferentes de disponibilidad hídrica en el suelo, durante el primer año de establecimiento.....	87
Tabla 5-3. Parámetros obtenidos del modelo Michaelis Menten para estimar la eficiencia fotosintética de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometido a cuatro condiciones de humedad del suelo.....	94
Tabla 5-4. Contenidos de clorofilas ( $Ch_a$ , $Ch_b$ y $Ch_T$ ) en plantas de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometidas a cuatro condiciones de humedad del suelo. Datos tomados 395 ddt. ....	96

Tabla 5-5. Contenidos de Prolina (Pro), azúcares totales (AzT) y potasio (K) en plantas de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometidas a cuatro condiciones de humedad del suelo. ...	98
Tabla 5-6. Parámetros de crecimiento de tres clones de cacao sometidos a cuatro condiciones de agua disponible en el suelo. AP: altura de la planta; DT: diámetro del tallo; AF área foliar.....	101
Tabla 5-7. Ecuaciones de regresión para los valores de Altura de la planta (AP), diámetros del tallo (DT) y área foliar (AF) de clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo. ....	103
Tabla 5-8. Distribución de la masa seca en tres clones de cacao ( <i>Theobroma cacao</i> L.) sometidos a cuatro condiciones de humedad disponible en el suelo. PSH: peso seco hojas; PSR: peso seco raíz; PSTa: pesos seco tallos; PSTo: pesos eco total; R/A: Relación Raíz:parte aérea. ....	105

## Lista de anexos

Anexo 4-1. Resultados de los análisis fisicoquímicos del suelo y de calidad del agua para riego. ....	65
Anexo 4-2. Control en la aplicación de tratamientos de agua disponible a partir del monitoreo continuo del contenido volumétrico de agua en el suelo. A: al momento de la lectura, B: ajustado con riego. ....	68
Anexo 4-3. Coeficiente de correlación de Pearson para las variables microclimáticas en la casa de mallas y la pérdida de agua en el sustrato por evapotranspiración. ....	69
Anexo 4-4. Grado de correlación entre las variables de intercambio gaseoso y microclima en tres clones de cacao, bajo condiciones de humedad volumétrica del 25% en casa de mallas. ....	71
Anexo 4-5. Resultados del intercambio de gases $P_n$ , $T$ , $r_s$ y $g_s$ en tres clones de cacao sometidos a cuatro niveles de contenido de humedad del suelo. ....	72
Anexo 4-6. Grado de correlación entre las variables de crecimiento y asignación de masa seca. ....	73
Anexo 5-1. Ilustración de la distribución en campo y manejo de los tratamientos. Corpoica C.I. Nataima, 2009-2010B. ....	109
Anexo 5-2. Modelo para la estimación del área foliar no destructivo de las plántulas de cacao durante el trascurso del ensayo. Corpoica C.I. Nataima, 2009-2010B. ....	110
Anexo 5-3. Distribución de los valores promedio diarios de DPV y $\Psi_a$ durante los 395 días que duro el experimento. ....	110
Anexo 5-4. Comportamiento promedio de la temperatura y la humedad relativa bajo polisombra del 60% durante el día, durante el trascurso del ensayo. ....	111
Anexo 5-5. Distribución de los valores de DPV durante el experimento: A) corresponde a la frecuencia de valores diarios (promedio). B) corresponde a las frecuencias de valores puntuales cada hora durante el día entre la 06:00 y 18:00 horas. ....	112
Anexo 5-6. Variables microclimáticas diurnas para la lectura de fotosíntesis al final del experimento: Temperatura ambiental y Humedad relativa ambiental, RFA y DPV, Lectura hecha a los 394ddt. ....	113
Anexo 5-7. Variables microclimáticas diurnas para la lectura de fotosíntesis al final del experimento: radiación (RFA) y déficit de presión de vapor (DPV), Lectura hecha a los 394ddt. ....	113
Anexo 5-8. Curva de saturación fotosintética por luz: datos ajustados de acuerdo al modelo hiperbólico de Michaelis Menten para los cuatro niveles de agua disponible en el suelo. ....	114

Anexo 5-9. Ilustración de las variables de crecimiento altura de la planta, diámetro del tallo y área foliar para los tres clones evaluados. Corpoica, C.I. Nataima, 2010B. .... 115

# Lista de Símbolos y abreviaturas

## Unidades

<b>Símbolo</b>	<b>Termino</b>
°C	Celsius temperatura
μmol	Micromol
Cm	Centímetro
cm <sup>2</sup>	centímetro cuadrado
cm <sup>3</sup>	centímetro cúbico
D	Día
G	Gramo
Ha	Hectárea
Kg	Kilogramo
M	Metro
Mmol	Milimol
S	Segundo
T	Tonelada
W	Vatio

## Abreviaturas

<b>Símbolo</b>	<b>Termino</b>	<b>Unidades</b>
A2daa	Restricciones moderadas para cacao por alta disponibilidad de agua	
A2dab	Restricciones moderadas para cacao por baja disponibilidad de agua	
A3dab	Restricciones severas para cacao por baja disponibilidad de agua	
AD	Porcentaje de agua disponible	%
AF	Área foliar	cm <sup>2</sup>
AFE	Área foliar específica	cm <sup>2</sup> ·g <sup>-1</sup>
AP	Altura de la planta	cm
AzT	Contenido de azúcares totales	mmol·kg <sup>-1</sup>
Chla	Contenido clorofila a	mg·L <sup>-1</sup>
Chlb	Contenido clorofila b	mg·L <sup>-1</sup>
ChIT	Contenido total de clorofilas	g·m <sup>-2</sup> , mg·kg <sup>-1</sup>
CINT	Concentración intercelular de CO <sub>2</sub>	ppm

CM	Casa de mallas	
CMOLi	Conductancia estomática (Licor 6200)	$\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
CMOLp	Conductancia estomática porómetro estacionario	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
CVA	Contenido de humedad volumétrica del suelo	%
ddt	Días después de inicio de tratamientos	
DFF	Densidad de flujo de fotones fotosintético PAR	$\mu\text{mol}_{\text{fotones}}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
DPV	Déficit de presión de vapor de agua en el aire	kPa
DT	Diámetro del tallo	mm
EUA	Eficiencia instantánea del uso del agua por la planta	(Pn/T)
EUAi	Eficiencia intrínseca del uso del agua por la planta	(Pn/CMOLi)
EVP	Evaporación	mm
EVPT	Evapotranspiración	mm
gs	Conductancia estomática	$\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$
HR	Humedad relativa	%
MS	Masa seca	g
MS <sub>A</sub>	Masa seca parte aérea (hojas, ramas, tallos)	g
MS <sub>R</sub>	Masa seca raíz	g
MS <sub>R</sub> /MS <sub>A</sub>	Razón sistema radical/parte aérea	
n	Número de observaciones de una muestra	
Pro	Contenido de prolina	$\text{mmol}\cdot\text{kg}^{-1}$
Pn	Fotosíntesis neta	$\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
PSH	Peso seco hojas	g
PSR	Peso seco de la raíz	g
PSTa	Peso seco tallos	g
PSTo	Peso seco total	g
r <sup>2</sup>	Coeficiente de determinación	
Rd	Radiación	$\text{w}/\text{m}^2$
RFA	Radiación fotosintéticamente activa	$\mu\text{mol}_{\text{fotones}}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
rs	Resistencia estomática	$\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$
SE	Error estándar del promedio de una muestra	
T	Transpiración	$\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$
UE	Unidad experimental	
Ψ <sub>a</sub>	Potencial hídrico atmósfera	MPa
Ψ <sub>f</sub>	Potencial hídrico de la hoja	MPa

# 1.Introducción

El cacao en Colombia, se viene cultivando en diversos ambientes climáticos desde muy húmedos hasta secos, principalmente en zonas de economía social rural con conflictos sociales y altos índices de pobreza (Fedecacao-Pronatta, 2004). Se han reportado aproximadamente 100.000 hectáreas que producen en promedio unas 39.000 toneladas anuales, cifra que no cubre la demanda de la industria nacional que asciende a 47.000 toneladas (Espinal G. et al., 2005.).

Los principales departamentos productores son Santander (46%) y el Huila (11,5%), Tolima ocupa el sexto lugar (5,2%). La producción de cacao en estos departamentos se adelanta en tierras con restricciones moderadas por exceso o déficit en la disponibilidad de agua, asociadas a altas temperaturas. En el primer caso, el cultivo está expuesto a situaciones extremas por prevalecía de enfermedades fungosas (ambientes húmedos y per-húmedos) y en el segundo caso (Valle seco del rio Magdalena) a problemas de déficit hídrico en algún momento del año (García et al., 2007).

De acuerdo a lo expuesto por diferentes estudios (Carr y Lockwood, 2011; Leite, 2010; Rubin, 2010) la problemática de este cultivo puede radicar en el sistema productivo que impera y a la falta de productores innovadores. Los problemas en Colombia son similares a los que se han venido presentando a nivel mundial: es una especie cultivada por pequeños productores, plantado en áreas de frontera agropecuaria con sombrío natural, con pequeñas inversiones en establecimiento y mantenimiento. Más del 80% del área productiva, se estableció en regiones tropicales húmedas, con alta incidencia y severidad de problemas fitosanitarios, baja producción ocasionada por la baja eficiencia en el uso de la luz y por los altos contrastes entre temperatura y humedad del suelo (Dias, 2001).

Ante esta situación es necesario buscar nuevas áreas cultivables en las que las condiciones climáticas no favorezcan la presencia y severidad de las enfermedades más limitantes e incorporar nuevas prácticas a este cultivo. El conocimiento generado a la fecha, permite deducir que es posible establecer cultivos de cacao en áreas no

convencionales<sup>1</sup> e incluso en ambientes desérticos que contrastan con el sitio de origen del cacao; donde los rendimientos son cercanos a las 3 t/ha de cacao seco por año (Carr y Lockwood, 2011; Leite, 2006, 2010). En Ecuador, Venezuela, Malasia, Ghana y Brasil se han adelantado trabajos a nivel experimental y comercial con cacao bajo riego, los resultados encontrados en el incremento de producción son variables, entre el 40 y el 100% (Freire, 1993; Huan et al., 1984; Siqueira et al., 1987; Siqueira et al., 1996). De igual manera la producción también puede aumentar con la mayor radiación directa en el área de siembra (Dias, 2001; Edward, 1981; Hardwick et al., 1979; Khan et al., 1987; Zuidema et al., 2005).

Las tierras en los departamentos de Huila y Tolima de acuerdo a la evaluación de tierras para uso en cacao, fueron clasificadas como A3dab<sup>2</sup> con las siguientes características: precipitación anual promedio (1.300 - 1.500 mm por año) concentrada en dos épocas intensas de precipitación, alternadas con presencia de periodos secos, que dificulta el establecimiento inicial de plantaciones de cacao (García et al., 2007). La mayor limitante para la siembra de cacao fue la necesidad de riego suplementario en la estación seca, sin embargo, al ser tierras con disponibilidad de riego, ubicadas estratégicamente en ambientes muy competitivos por la infraestructura de servicios y comunicaciones, la re categorización en aptitud de uso puede llegar a clase A1 o A2 dependiendo del costo incurrido por el uso de agua de riego (García et al., 2007).

La información acerca de los requerimientos hídricos, los mecanismos de tolerancia, aclimatación o adaptación a condiciones críticas de sequía temporal de clones de cacao en Colombia, es limitada a experiencias no documentadas en plantaciones comerciales. Es necesario dar inicio a trabajos de investigación que contribuyan al entendimiento de la dinámica del agua, los nutrientes y la luz, en el crecimiento y desarrollo del cultivo de cacao en nuevos escenarios menos vulnerables a problemas fitosanitarios, contrastantes en luminosidad y disponibilidad hídrica.

---

<sup>1</sup> Se entiende por **no convencional** áreas con menor sombrero y secas, con bajos niveles de precipitación y humedad relativa.

<sup>2</sup> Tierras con restricción severa para la siembra de cacao por baja disponibilidad de agua, en al menos una época del año se requiere de riego suplementario en la estación seca.

## 2. Objetivos

### ▪ **Objetivo General**

Caracterizar las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de disponibilidad hídrica en el suelo, bajo condiciones del Valle seco del alto Magdalena (Espinal-Tolima).

### ▪ **Objetivos Específicos**

- Determinar el efecto de cuatro niveles de agua disponible en el suelo, en el crecimiento e intercambio de gases en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) en la etapa de vivero.
- Determinar el efecto de cuatro niveles de agua disponible en el suelo, en el crecimiento, intercambio de gases, contenido de azúcares, clorofila y prolina en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) durante el primer año de establecimiento.
- Determinar el Déficit Permitido en el Manejo del Riego (DPM) para la etapa de establecimiento en el cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.)



## 3. Revisión de literatura

### 3.1 El cultivo de cacao en el contexto mundial

El cacao (*Theobroma cacao* L.) pertenece a la familia Malvaceae, es originario de Suramérica en la región amazónica de Colombia, Ecuador, Perú, Venezuela y Brasil, donde aún permanecen poblaciones silvestres. Las actuales variedades comerciales derivan de tres grupos conformados por su origen geográfico, composición genética y morfología, denominados Criollo, Forastero y Trinitario. El cacao “criollo” fue el primer grupo domesticado, se cultivó ancestralmente en Centro y Suramérica, se le atribuye las mejores cualidades de sabor. La mayor cantidad del cacao cultivado en el mundo proviene del grupo de “forasteros” y son de gran utilidad para programas de mejoramiento. El grupo de “trinitarios” se consideran híbridos entre criollos y forasteros de baja amazonia (Aranzazu et al., 2009; Motamayor et al., 2008). Recientemente, se ha propuesto una nueva clasificación del germoplasma: Marañón, Curaray, Criollo, Iquitos, Nanay, Contamana, Amelonado, Purus, Nacional y Guayana que refleja con mayor precisión la diversidad genética a disposición de los mejoradores. (Whitkus et al., 1998).

La producción de cacao se concentra en países en vías de desarrollo, África produce el 70% de la producción mundial, especialmente en Costa de Marfil que es el mayor productor mundial de cacao en grano junto a Ghana, Nigeria y Camerún; la región del sudeste asiático en países como Indonesia, Malasia y Papua -Nueva Guinea- también constituye una importante zona productora (17%); el continente americano tan solo cuenta actualmente con un 13%; el procesamiento y transformación a nuevos productos está localizado en países altamente tecnificados (41%), con una tasa cercana al 2,8% de crecimiento de la demanda de grano; Europa Occidental concentra el mayor mercado de importaciones, especialmente Holanda, Alemania, Reino Unido, Francia y Rusia. En segundo lugar algunos países de Asia como Singapur, Japón, y China. Como tercer

importador mundial se destaca Estados Unidos (Enriquez, 2010; Leite, 2010; Tafur y Liévano, 2006).

El cultivo de cacao por tradición, se ha establecido en las regiones tropicales húmedas del mundo, en condiciones de sombra parcial desuniforme, con complejos efectos en la intensidad luminosa, temperatura, velocidad del viento, humedad relativa del aire y del suelo. Estas áreas presentan grandes problemas, destacándose los fitosanitarios y económicos. (Dias, 2001; Leite, 2010). Un potencial desabastecimiento mundial está directamente influenciado por el envejecimiento de plantaciones, deficiente manejo, problemas sanitarios y a la excesiva concentración de la producción mundial en África, donde los problemas sociales impiden la implementación de tecnología (Leite, 2010; Rubin, 2010).

### 3.2 El cultivo de cacao en Colombia

El cultivo de cacao en el país es de alta importancia socioeconómica y se estima que 25.000 familias dependen económicamente del cultivo. Este cultivo generalmente está ubicado en zonas de conflicto y de cultivos ilícitos, situación que lo convierte en uno de los productos beneficiados y favorecidos por políticas estatales (Fedecacao-Pronatta, 2004; Tafur y Liévano, 2006).

La evolución de los materiales genéticos utilizados por los cacaocultores en Colombia, parte con la utilización de los cacaos nativos, luego los híbridos y últimamente los clones altamente productivos (Rondon, 2000). El Censo cacaotero de 1998, reportó que el 58% de la superficie cosechada estaba constituida por cacao común, el 41% con híbridos y el 0,2% con clones; también reportó poca renovación de plantaciones, predominio productores con escasa tecnología<sup>3</sup> en más del 73% de las plantaciones (Rojas, 2000). La situación en la actualidad no ha mejorado, la producción promedio nacional continúa siendo baja, de 350 a 500 kg/ha año y la renovación con clones productivos es baja (García et al., 2006). Los niveles de incidencia de Moniliasis (*Moniliophthora roreri* Cif y Par) se mantienen altos entre el 45 y el 80% (Alarcón et al., 2012; Arguello, 2000b).

---

<sup>3</sup>**Tecnología baja:** cosecha, control de malezas, poda sanitaria. **Tecnología media:** además de las anteriores puede incluir control de plagas, enfermedades y poda de sombrío. **Tecnología alta:** además de las anteriores puede incluir, fertilización, riego o drenaje.

El Consejo Nacional Cacaotero, mediante el Acuerdo No. 003 del 3 de julio de 2002, definió el material genético que puede ser utilizado como semillas para patrones de injertación y los clones recomendados como copas de cacao de acuerdo a cada zona agroecológica (Espinal et al., 2005.; ICA, 2002). En Colombia produce cacao en todo su territorio, aunque la producción y mayor área de siembra se concentran en Santander (46%) y el Huila (11,5%), Tolima ocupa el sexto lugar (5,2%). Las unidades productivas son pequeñas, en predios de cinco a 20 hectáreas donde el cacao ocupa un pequeño espacio, asociado generalmente con frutales y maderables. Los sistemas con aguacate presentan una mayor rentabilidad que aquellos con sombrero natural. La Tecnología local de producción (TLP) refleja muy baja incorporación de insumos y técnicas para mejorar la producción. En la mayoría se realizan labores básicas de recolección, control de maleza y poda sanitaria general. Un bajo porcentaje (< 20%) presentan niveles medios de tecnología dirigida a control de enfermedades y riego, cerca del 1% presenta niveles más altos de manejo incluyendo la fertilización y la renovación de cacaotales. La mano de obra es preferiblemente familiar y se contrata en muy pocos casos, solo para actividades específicas como cosecha, podas y fertilización (García et al., 2006).

De acuerdo a lo expuesto por Espinal et al. (2005.), el cacao presenta problemas de competitividad debido a que los productores no utilizan la tecnología para generar mayores rendimientos y buena calidad del grano. Los problemas más comunes de tipo tecnológico en cuatro regiones cacaoteras son: la deficiencia en la formación técnica en los asistentes técnicos, no hay mejoramiento genético de las plantaciones, la baja productividad y el establecimiento de plantaciones en condiciones agroecológicas inadecuadas para el desarrollo del cultivo.

### **3.2.1 Zonificación edafoclimática de áreas con potencial para la de producción de cacao en Colombia**

Un estudio de la capacidad productiva de las tierras en Colombia para el cultivo de cacao en seco, permitió establecer que en Colombia existen aproximadamente 666.406 ha catalogadas como A1 (aptas o con ligeras restricciones), estos suelos se caracterizan por presentar condiciones adecuadas de profundidad efectiva (>100 cm), buen drenaje, grados de pendiente adecuados para la ejecución de prácticas de manejo, temperaturas promedio anual entre 24 y 28°C y precipitación anual entre 1.800 y 2.600 mm que se ajustan a los requerimientos hídricos del cultivo. Como A2 fueron catalogadas 7.247.335

ha con restricciones moderadas, es decir, que al menos uno de los requerimientos está calificado en grado moderado de restricción, situación que podría afectar ligeramente la fisiología de la planta y la productividad del cultivo o que requeriría de especial atención en las prácticas de manejo. Con restricciones severas A3 fueron clasificadas 8.091.728 ha, son tierras que presentan al menos uno de los requerimientos del cultivo en grado severo de restricción que afecta de manera directa la fisiología de la planta y puede causar disminuciones importantes en la producción, situación que requiere de la implementación de prácticas adicionales de manejo (García et al., 2007).

La mayor zona productora de cacao está catalogada en la clase moderada (A2) donde el departamento de Santander tiene el mayor porcentaje de área sembrada, equivalente al 39,2%, le siguen los departamentos de Huila (10,2%), Norte de Santander (10,2%) y Nariño (9,9%). Las unidades productivas están establecidas bajo sombríos permanentes, presentan niveles de producción muy bajos (0,13 y 0,48 t.ha<sup>-1</sup>). La revisión de estas estadísticas revela que la cadena posee grandes retos en lo que se refiere al mejoramiento del rendimiento de los cultivos, lo cual le resta competitividad (Castellanos Domínguez et al., 2007).

En los departamentos de Huila y Tolima se encuentran el mayor número de distritos de riego, donde la limitante mayor para la siembra de cacao es la necesidad de riego suplementario en la estación seca, de acuerdo a la evaluación de tierras para uso en cacao están clasificadas como A3dab. La precipitación anual promedio (1.300 - 1.500 mm por año) se concentra en picos intensos de precipitación, alternados con presencia de periodos secos, que dificulta el establecimiento inicial de plantaciones de cacao. Son tierras ubicadas estratégicamente en ambientes muy competitivos por la infraestructura de servicios y comunicaciones (García et al., 2007).

### **3.3 Requerimientos ecofisiológicos del cacao**

El cacao en nuestro país se cultiva desde los 100 hasta los 1.400 msnm, siendo lo óptimo altitudes entre 400 y 800 msnm, con temperaturas medias, entre 23 - 28 °C, precipitaciones distribuidas a lo largo del año de 1500 - 2500 mm y humedad relativa entre 70 - 80%, en paisajes que van desde montaña a planicies aluviales, en ambientes secos hasta perhúmedos, es decir, en múltiples condiciones edáficas, fisiográficas y climáticas, que originan una amplia gama de ambientes agro ecológicos, que responden de manera

diferencial a las recomendaciones tecnológicas y opciones de manejo del cultivo (García et al., 2007). Según Enríquez (2010) con el fin de mejorar sustancialmente la productividad, se han hecho esfuerzos para evaluar este cultivo en escenarios diferentes, sin embargo se han presentado muchos problemas, principalmente de plagas que no los hacen recomendables. (Mejía, 2000) considera que la planta de cacao alcanza su mayor eficiencia bajo sombrero y plantea limitaciones relacionadas con el rápido envejecimiento cuando las plantas se exponen directamente a la radiación solar, así se asegure la nutrición y el riego necesarios. Contrario a ello, también se han reportado resultados exitosos en áreas no convencionales e incluso en ambientes desérticos que reevalúa buena parte de los criterios para escogencia de los ambientes óptimos para el de este cultivo (Leite et al., 2010; Leite et al., 2009).

### 3.3.1 Temperatura

Enríquez (2010) plantea un “límite frío” para la siembra comercial de cacao (20° N y S) dentro del cual hace parte una zona ecuatorial (alrededor de los 5° N y S), no definida aún por los geógrafos y ecólogos, donde el cacao puede ser cultivado a mayores alturas sobre el nivel del mar, con relación a otras regiones productoras. Igualmente Muller y Valle (2012) consideran el cacao como una planta tropical típica, muy sensible a las bajas temperaturas, por lo que, la mayoría de las plantaciones comerciales deben situarse entre las latitudes 18°20' N y 18° a 20' S. Dentro de esta gran zona tropical y límites con la subtropical, las variaciones climáticas durante el año son relativamente pequeñas. Aún así, existen grandes variaciones periódicas en el número de flujos vegetativos y la intensidad de la floración.

Igualmente Muller y Valle (2012), manifiestan la falta de información experimental que determine los límites de tolerancia térmica para el cacao y con base en la representatividad del área cultivada, se asigna un rango de 18 a 28 °C de temperatura media mensual; donde con temperaturas mínimas mensuales de 15 °C o una mínima absoluta 10 °C se afecta el crecimiento. Daymond y Hadley (2004) encontraron, en condiciones controladas, que la temperatura base según el genotipo está entre 18,6 °C y 20,8 °C, y afirman que existe variabilidad genética asociada a la temperatura, la cual puede estar ligada a la radiación solar e influye directamente en el contenido de clorofila.

Experimentos de los años setenta (Alvim, 1979; Yaw, 1979) indican el efecto de la temperatura en el crecimiento vegetativo, el desarrollo del fruto y la floración; según Muller

y Valle (2012) existe correlación entre bajas temperaturas y la detención del crecimiento en el diámetro del tronco e incrementos de floración. Alvim (1987) plantea un efecto directo de las bajas temperaturas sobre aumentos en floración pero indirecto sobre la cosecha pues puede aumentar el número de frutos. Con relación a la temperatura del suelo, Amorim y Valle,(1992) manifiestan que cuando la temperatura del suelo está en un rango de 20 a 30°C se presentan las mayores velocidades del flujo de agua y de conductancia estomática, a temperaturas de 10°C y de 40°C donde hay mayor resistencia al flujo de agua, se disminuye conductancia, fotosíntesis y transpiración.

Según Raja y Hardwick (1987b) la hoja de cacao refleja plasticidad para ajustar la respuesta fotosintética a cambios en el entorno, según ellos son pocas las diferencias en esta tasa entre 20 a 30 °C, y los efectos negativos sobre la fotosíntesis se presentan con el aumento gradual de la temperatura y la disminución simultánea de la humedad relativa, lo que aumenta la transpiración y la resistencia estomática.

Aunque la temperatura es un factor importante en el crecimiento y desarrollo de los cultivos perennes, es más evidente su papel en áreas cercanas al subtrópico, que en ambientes más cercanos al trópico donde la temperatura es uniforme durante el año. Si en el subtrópico la temperatura modula la fenología de las plantas perennes, en el trópico se le atribuye ese papel a la precipitación (García, 2011).

### **3.3.2 Disponibilidad hídrica**

#### **▪ Precipitación**

En zonas más cálidas y secas, el efecto principal sobre la floración y el crecimiento está ligado a la ocurrencia de los periodos de lluvia, de manera que la alternancia y la duración de los periodos de lluvia y sequía, determina la recurrencia y la duración de los periodos de cosecha (Alvim, 1987). Cuando la oferta es abundante y permanente durante el año, se presenta una cosecha durante el mismo período de tiempo. Cuando hay presencia de largos periodos secos, como en el oeste de África, la cosecha se concentra en un corto periodo (Muller y Valle, 2012).

Un estudio integral de las precipitaciones, la temperatura y la producción relativa en nueve regiones productoras de cacao en Brasil, indicó que en cada uno de los sitios la producción de frutos tiene un comportamiento estable según el clima. Si bien el estudio mostró el papel directo de la precipitación en la cosecha, también esta puede ser influenciada por otros

factores (temperatura, radiación, altitud, etc.). Si no hay presencia de estaciones secas definidas, los periodos de recolección pueden verse afectados por temperaturas bajas (Alvim, 1987).

La importancia del agua en el desarrollo de la planta fue estudiada en condiciones controladas en invernadero, De Souza et al. (1981b) encontraron un efecto importante del clima, en especial de ambientes con buena disponibilidad de lluvias, en los cuales se pueden producir semillas con mejor calidad, en contraste con aquellas que vienen de ambientes con poca precipitación; que a su vez proporcionan buenas plántulas en vivero para programas de propagación. El desarrollo de las semillas estuvo asociado a la condición nutricional e hídrica. Passos et al. (1981) evaluaron el papel del fosforo en el tamaño del sistema radicular y su efecto, en los contenidos hídricos y de absorción de agua encontrando que el fosforo está asociado a altos contenidos y la hidratación de las plantas de cacao. Da Gama Rodrigues y Valle (1996) encontraron una fuerte relación entre en los contenidos de potasio en condiciones de deficiencia hídrica.

Es una norma por cultura y tradición, que el cultivo de cacao se siembre en áreas húmedas, donde se precipitación este entre 1.500 y 2.500 mm/año para zonas cálidas y 1.200 a 1.500 mm/año en zonas más frescas y altas. Para cacao, la distribución de la precipitación en el año es más importante, excesos de precipitación no son deseables, el rango mínimo de un mes seco para cacao es de 100 mm; en estas zonas secas la producción es mayor debido a que se presentan menor incidencia de enfermedades en comparación con zonas húmedas (Enriquez, 2010).

## ▪ Riego

Los estudios indican una alta susceptibilidad del cacao a la deficiencia de agua durante el periodo inicial de establecimiento. Según Orchard y Saltos (1987) la etapa crítica de establecimiento de plántulas de cacao se ve afectada por la disponibilidad de agua, independiente del tipo de sombrero temporal y del uso de coberturas muertas. Después de ocho semanas sin lluvias, el contenido de humedad del suelo disminuye y a las diez semanas los síntomas de estrés aparecen. El riego suplementario cada tres semanas corrige el problema, más no el riego cada seis semanas. Al parecer, la regulación del cierre estomático como estrategia de la planta de cacao para evitar la pérdida de agua, no es muy eficiente debido a la transpiración cuticular y a que las hojas no muestran una alta resistencia estomática bajo condiciones de estrés y baja humedad relativa (Raja y

Hardwick, 1987a). Sin embargo, la identificación de clones con un eficiente mecanismo de regulación estomática se ha visto como una importante estrategia de adaptación de esta planta a la sequía (Balasimha, 1987). Otra estrategia ya comprobada es el ajuste osmótico y que tiene una base genética según (Almeida et al., 2002) quienes encontraron en los clones SA-5, SIAL-70 y TDH-516 mayor respuesta al estrés hídrico, lo que podría indicar que pueden ser cultivados en áreas con veranos esporádicos; aun así manifiestan que el estudio de las relaciones hídricas en cacao falta mucho por investigar, conclusión compartida por Carr y Lockwood (2011).

Tricker et al. (2009), consideran importante el uso de genotipos que exhiben gran tolerancia al déficit hídrico o que presenten plasticidad fenotípica, a cambios en la disponibilidad hídrica del suelo. Muller y Valle (2012) manifiestan la viabilidad de establecer cultivos de cacao en áreas con épocas definidas de poca precipitación, con uso del riego complementario en el periodo crítico, pues este corrige los efectos negativos de la sequía, la mayor irradiación y la disminución del potencial hídrico sobre la fotosíntesis. Sin embargo, a pesar de las experiencias con diversas técnicas como estimación de la ETo y la medición de flujos de savia, entre otros datos publicados, Carr y Lockwood (2011) concluyen que los datos no son confiables, existiendo dudas sobre el papel combinado del aire seco y del sombrío en diversos ambientes.

Diversos estudios han demostrado el efecto negativo de los periodos de sequía en la producción. Orchard (1984) encontró como indicador de estrés la disminución de los potenciales hídricos de las hojas del estrato superior e inferior de la copa a medida que se acentuaba el período de sequía, desde -11 y -5 bares hasta valores máximos de -16 y -11,5 bares. Joly (1987) reporta diferencias en fotosíntesis, transpiración y resistencia estomática en cuatro clones de cacao, durante periodos de disminución gradual de los contenidos de humedad del suelo y de la hoja, encontrando correlaciones positivas altas entre potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) y fotosíntesis. Cuando el  $\Psi_f$  disminuye a niveles de -13 bares, aumenta la resistencia estomática y disminuye la fotosíntesis.

De acuerdo con Almeida y Machado (1987) se requiere de 100 a 150 mm mensuales para obtener buenas producciones en cacao. Siqueira et al. (1987) encontraron que la curva de producción durante diferentes periodos puede ser alterada según el nivel de irrigación recibido. Concluyen que el cacao debe regarse cuando los niveles de humedad del suelo alcanzan el 56% o menos.

Rigato et al. (2009) encontraron que en periodos de sequía inducida, los incrementos en el diámetro del tallo disminuyeron al igual que el número de hojas, siendo mayor el efecto negativo en la variedad Catongo que en CCN51, la fotosíntesis y el uso eficiente del agua disminuyen, mientras la conductancia estomática y la transpiración aumentan; el aplicar polímeros retenedores de agua tuvo un efecto positivo independiente del genotipo, mejorando el uso eficiente del agua, la conductancia y la fotosíntesis. Aunque no fue significativo el resultado, Catongo al ser más sensible al estrés presentó mejores respuestas que CCN51.

### 3.3.3 Viento

La información para cacao sobre los efectos del viento es escasa para cacao y está limitada a observaciones sin soporte experimental. En general es conocida la poca tolerancia de las hojas a los vientos fuertes. Los datos existentes no separan el efecto del viento del de la radiación solar, aunque es evidente el efecto directo de éste en la caída prematura de las hojas y la defoliación final de la planta. Leite, et al. (1979) evaluaron diversos tratamientos en campo y en túnel de viento, que incluían protección y exposición directa a la radiación solar y al viento, determinando una interacción directa de estos factores sobre la lesión mecánica del pulvínulo. Esta lesión es progresiva a medida que las hojas son expuestas al viento, llegando a causar grandes daños en los tejidos epidérmicos y corticales, hasta que los haces vasculares en esta parte de la hoja se rompen, llevando a una intensa defoliación en la planta. Velocidades del viento directas de  $2,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  causaron daño del 60 al 100% de los pulvínulos, cuando se proporciona sombrero superior el daño disminuye al 20-60%. Cuando se protege las plantas con barrera rompe vientos el daño es de 0-2,6%. Se concluyó que es más efectivo en campo dar protección a las plántulas contra un viento excesivo que contra la radiación solar. Según Enríquez (2010), velocidades mayores de  $4 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$  o  $14 \text{ km}\cdot\text{h}^{-1}$  provocan una rápida evaporación del agua, de manera tal que las raíces no alcanzan a reemplazar el agua con la velocidad requerida, llegando a defoliarse la planta prematuramente. Es recomendable el uso de protección contra el viento en la fase juvenil y adulta con una combinación de árboles de dos o más especies para formar la barrera que desvíe el viento y evitar la formación de turbulencia tras la barrera y no proporcionar solo un obstáculo para "bloquear" la velocidad de vientos (Muller y Valle, 2012).

### 3.3.4 Luminosidad

La capacidad de producción de las plantas es función directa del área foliar, por lo que el uso de la luz solar debe ser muy eficiente y para eso, la mayor parte de las hojas debe recibir la cantidad adecuada (Edward, 1981; Hardwick et al., 1979; Zuidema et al., 2005). La limitante principal dentro de un sistema de manejo tradicional para el cultivo de cacao es el nivel de sombreado y esto es independiente del tamaño del árbol, la fotosíntesis de las hojas localizadas en el interior del dosel es reducida lo que hace que algunas hojas funcionen más como vertedero que como fuente de foto asimilados (Dias, 2001; Khan et al., 1987). Son diversos los planteamientos acerca del sombrío en cacao, usualmente se considera al cacao como planta típica de sombra (Mejía, 2000), otros consideran el sombrío como parte integral de un sistema más ecológico, donde tiene un papel importante en la regulación hídrica y nutricional de la planta (Enriquez, 2010). Los beneficios de la sombra parecen ser de carácter económico más no fisiológico. Al intensificar las prácticas agronómicas, se obtiene mayor rendimiento al sol que a la sombra (Alvim, 1958; Leite, 2006; Leite et al., 2010; Leite et al., 2009). El cuestionamiento del papel del sombrío se acentúa por la problemática fitosanitaria asociada a los ambientes tradicionales donde se cultiva, en zonas húmedas cálidas con altos niveles de humedad relativa, donde el uso de sombrío en cacao debe tener un manejo adecuado, la excesiva sombra o la presencia de árboles inadecuados pueden afectar el desarrollo de las plantas y afectar la calidad de los frutos por presencia de plagas y patógenos (Bos et al., 2007).

La información sobre las interacciones entre la radiación solar y el comportamiento fisiológico de cacao se ha incrementado en las últimas décadas. Aún así, actualmente hay controversia sobre la “conveniencia” de establecer plantaciones a libre exposición solar (Enriquez, 2010; Mejía, 2000). Las evidencias científicas demuestran que esta especie no es una planta típica de sombra (Alvim, 1958) y lo que se presenta al parecer es una confusión entre el concepto de plantas tolerantes a la sombra y plantas de sombra. Sin embargo, Serrano y Biehl (1993) interpretan de diferente manera sus resultados, consideran que el cacao es una planta típica de sombra que se fotoinhibe por altas intensidades lumínicas especialmente al medio día. Sin embargo plantean que la planta fisiológicamente puede aclimatarse a diferentes ambientes de luz bajo ciertos límites, disminuyendo su capacidad fotosintética por un autosombreamiento ocasionado por continuos flujos foliares, para lo cual requiere del suministro adecuado de agua y nutrientes. Según (Muller y Valle, 2012) el cacao es una especie tolerante a la sombra, y

no debe catalogarse como planta típica de sombra. Lo que contribuye a la consolidación de este concepto, es la dificultad de establecer cultivos nuevos en áreas con mayor radiación y sin sombrero transitorio.

Muller et al. (1996) encontraron en condiciones controladas, que las hojas de cacao desarrolladas en alta intensidad de luz presentan mayor capacidad fotosintética que las cultivadas en bajas intensidades. Es posible deducir, que las tasas máximas de fotosíntesis alcanzadas con las mayores intensidades de luz indican la capacidad de adaptación de las hojas dentro de la copa a diferentes niveles de luminosidad; Merkei et al. (1993) encontraron grandes cambios al interior de la hoja durante el desarrollo ontogénico de la misma. La fotosíntesis fue mayor en hojas maduras en altas intensidades de luz ( $250 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) y menor en hojas jóvenes no maduras. El número de tilacoides por grana aumenta bajo condiciones de baja radiación ( $50 \mu\text{E}/\text{m}^2\cdot\text{s}$ ) y permanece relativamente constante en intensidades mayores, el área del estroma permanece constante en ambas condiciones.

Un trabajo importante fue adelantado por Leite (2006), quien encontró un buen comportamiento del cacao a plena exposición con fertirrigación, en plantaciones experimentales a partir de estacas enraizadas, en condiciones desérticas del semiárido del estado de Bahía (Brasil). Además de las diferencias morfológicas y en el crecimiento entre los cuatro clones evaluados, encontró producciones al quinto año de 3.000 a 3.500 kg/ha, para los clones PH 16 y CCN51. En este mismo trabajo, el estudio anatómico comparativo entre hojas expuestas a pleno sol y hojas bajo sombra, mostró que las células en empalizada de estas últimas hojas, se componen de tres capas bien organizadas. Sin embargo, las hojas expuestas al sol tienen engrosamiento en el parénquima de empalizada y esponjoso entre 50 y 100% más alto que en las de bajo sombra. El parénquima en empalizada de las hojas a pleno sol apareció con células más largas y compactas, dispuestas perpendicularmente a la superficie adaxial, en contraste con las de sombra, que presentan células más pequeñas y espacios intercelulares más grandes.

La mayor compactación y gran desarrollo del mesófilo de las hojas expuestas al sol puede ser una adaptación que confiere resistencia mecánica a la hoja, además de ser una característica estructural que puede reducir los efectos producidos por el déficit hídrico. Esta característica también contribuye a una mejor calidad de radiación que llega a los cloroplastos, debido a la menor atenuación de la radiación por las células del mesófilo. Por otra parte, las hojas de plantas crecidas a la sombra, por ser más delgadas, con menos

masa seca y baja densidad, proporciona una mayor intercepción de la energía disponible en el medio ambiente. Los resultados apoyan la hipótesis de que el cacao es una planta que se adapta a las condiciones ambientales prevalecientes, lo que le permite ser cultivado en zonas sin sombra (Leite et al., 2009).

El sombrío en cacao no se debe considerar como una barrera que proporciona niveles adecuados de radiación para no causar daños a las plantas y de esta manera el óptimo desarrollo y producción, al contrario, en realidad es una práctica que neutraliza factores ecológicos y económicos desfavorables, como baja fertilidad natural, periodos de sequía prolongados y escasa demanda de fertilizantes, entre otros; es decir, en aquellos casos donde no se pueda incorporar nuevas tecnologías para modernizar el cultivo, el sombreado permite un desempeño fisiológico y agronómico moderado de la planta de cacao, sin alcanzar grandes producciones.

Además del aspecto productivo, se requiere involucrar aspectos socioculturales y ambientales en la decisión de manejar plantaciones a libre exposición. Belsky y Siebert (2003) no consideran adecuada la siembra a pleno sol del cultivo de cacao para áreas protegidas y con productores de bajos recursos. Las pérdidas de nutrientes y materia orgánica durante el proceso de tumba y quema, y la dependencia de un solo producto son factores de riesgos significativos para la seguridad alimentaria local y la sostenibilidad agrícola de este tipo de productores. En estas condiciones, la inclusión de especies de uso múltiple que aumenten los ingresos como sombrío, puede ser la decisión más adecuada (Muller y Valle, 2012).

### **3.3.5 Interacción luz – agua – nutrientes**

Los efectos de la luz, el agua y la nutrición en plantaciones de cacao están íntimamente relacionados, por lo que, el establecimiento de sombrío, la disponibilidad de agua y la respuesta a fertilizantes no pueden ser separados (Dias, 2001; Muller y Biehl, 1993).

Niveles altos de radiación y temperatura aumentan el metabolismo de las plantas, consecuentemente aumenta el requerimiento por agua, nutrientes y manejo cultural. En experimentos de cacao utilizando riego en Ecuador, Venezuela, Malasia, Ghana y Brasil se encontraron incrementos de la producción entre el 40 y el 100% (Freire, 1993; Huan et al., 1984; Siqueira et al., 1987; Siqueira et al., 1996).

Las particularidad de las condiciones micro climáticas vistas en su conjunto, determinarán la posibilidad de establecer desde el inicio, una plantación a plena exposición. Desde los

años 40 se tienen reportes de que los cacaotales a mayor exposición de luz presentan mayores demandas por nutrientes y agua, requiriéndose niveles de sombra media (26 al 60%) en la etapa de establecimiento (primeros dos años), igualmente se encontró que estas plantas presentan mejores respuestas a N-P-K en rendimientos de almendra seca (Chepote et al., 2012).

Existen cacaotales establecidos desde su inicio sin sombrero en ambientes con baja luminosidad natural, bajas tasas de evapotranspiración o áreas bien protegidas de viento, pero debe aplicarse riego suplementario para evitar el estrés hídrico, puesto que las plantas a pleno sol al presentar mayores tasas fotosintéticas, pierden más agua y requieren más nutrientes, de esta manera se obtiene mayor producción que plantas cultivadas con sombrero (Enriquez, 2010).

En Colombia, Uribe et al. (2000) en un experimento con diferentes fuentes de N-P-K en una ambiente sin déficit de humedad, con precipitación de 3.000 mm/año, reportaron la necesidad de fertilizar las plantaciones a plena exposición solar, el mejor tratamiento fue la aplicación al suelo de 150-90-200 kg.ha<sup>-1</sup> de N, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> y K<sub>2</sub>O respectivamente, la dosis fue rentable y los rendimientos se sostuvieron durante los 5 años de evaluación.

Un cambio importante en el manejo del cultivo de cacao, que no se comprende de manera adecuada, es que el sombrero es necesario cuando no hay disponibilidad de fertilizantes, en estas condiciones, la presencia de árboles de sombra adecuados, no disminuye competitivamente la producción de biomasa, sino que regulan la entrada de luz y permiten compensar el estado nutricional de los árboles de cacao en condiciones de baja fertilidad natural, al disminuirse los niveles de extracción de nutrientes por los bajos niveles de fotosíntesis (Isaac et al., 2007). Sin embargo, surge la pregunta de si se debe seguir renunciar al potencial productivo de una planta, por el establecimiento de un sistema poco eficiente a expensas de mínimos costos de inversión. Si se cuenta con el control de los factores de producción, la infraestructura de riego y el objetivo de generar ingresos a nivel comercial, el cacao a plena exposición puede ser una buena opción (Leite et al., 2010).

Ante la pregunta de por qué en la práctica no se ven cambios importantes en la promoción del cultivo a libre exposición, Carr y Lockwood, (2011) manifiestan que la respuesta puede estar en la estructura del sector (industria, investigación y financiamiento), donde a menudo son los productores progresistas quienes dinamizan los grandes cambios y en el cultivo de cacao, el 95% son pequeños productores, con pocas hectáreas, bajos salarios y poco acceso a capital.

Según Muller y Biehl (1993) y Días (2001) los mayores niveles de radiación y temperatura en plantaciones de cacao, aumentan el metabolismo de las plantas y por lo tanto aumenta el requerimiento de agua, nutrientes y manejo cultural. Los tres factores (radiación, agua y nutrición) están íntimamente relacionados y no pueden ser separados, la interacción obligada podría ser la razón de fracasos en experiencias de siembras intensivas de cacao a plena exposición solar.

La situación actual del sector plantea la necesidad de revisar estos modelos agrícolas para modernizar la actividad cacaotera, adecuándose a nuevas tecnologías y con eso lograr competitividad y sustentabilidad (Del Campo y Andia, 1997; James, 2001).

### **3.4 Balance y requerimientos hídricos en el cultivo de cacao.**

El clima está condicionado por los intercambios de energía entre el sol y la tierra. Los factores climáticos que deben ser considerados cuando se evalúa la evapotranspiración son: la radiación, la temperatura del aire, la humedad atmosférica y la velocidad del viento; a nivel de la planta la variedad, la etapa de desarrollo y a nivel del suelo el contenido de agua y adicionalmente la capacidad para conducir el agua (Allen et al., 2006).

La energía para cambiar las moléculas de agua del estado líquido al gaseoso, proviene en primer lugar de la radiación solar directa y en menor grado de la temperatura del aire, a medida que se da la evaporación, se concentra el contenido de vapor de agua, el aire se satura gradualmente, y el proceso se vuelve cada vez más lento; si el aire húmedo no es retirado la evaporación puede detenerse. El suelo puede mantener humedad por las lluvias, el riego y el ascenso capilar del agua desde el subsuelo. El ascenso capilar se presenta cuando hay recarga interna en el perfil (nivel freático poco profundo) y por la evaporación de agua en el perfil saturado. Si la humedad de la superficie del suelo que se pierde por evaporación no es restituida, la cantidad de agua disponible en los horizontes superficiales disminuye, el suelo se seca, la evapotranspiración disminuye, la planta no puede extraer el agua necesaria para su desarrollo y puede morir (Torrán, 2007).

El cultivo de cacao es considerado como hidroperiódico. Alvim et al. (1977) y Alvim (1981) consideran a la precipitación como el factor ambiental que más influye en la producción del cacao en condiciones de campo, la periodicidad de las lluvias es el principal factor climático que induce la apertura de brotes vegetativos y estimula la floración en cacao. Balasimha (1999) y Balashima et al. (1991) consideran que en condiciones de campo amplios

periodos secos pueden afectar los procesos fisiológicos y por lo tanto la producción de cacao.

Joly y Hahn (1989), trabajando con los tipos de cacao Amazónico y Trinitario, han reportado una reducción en las tasas de asimilación y transpiración bastante significativas, cuando el potencial de agua de la hoja alcanza  $-0.8$  MPa.

Según Allen et al. (2006) la luz solar actúa en el balance hídrico (suelo-planta-atmósfera), la temperatura depende de la radiación solar incidente y la humedad relativa (una de las formas de expresar el contenido de vapor de agua en el aire) esta correlacionada de manera inversa con la temperatura. La presión de saturación de vapor depende de la temperatura del aire y esta cambia durante el día según sea el comportamiento de la radiación, por lo que la humedad relativa también cambia de valores mayores en la noche a valores menores al medio día, con relación inversa a la temperatura y la radiación.

En ambientes secos y cálidos se consumen grandes cantidades de agua debido a que hay mayor disponibilidad de energía y poder de extracción por parte de la atmósfera; en ambientes más húmedos y cálidos el consumo es menor, porque al estar el aire cerca de saturación, por la alta humedad del aire no hay gradiente de concentración de vapor de agua entre la planta y la atmósfera, la atmósfera absorbe menos agua y por lo tanto la tasa de evapotranspiración es más baja que en ambientes secos (Torrán, 2007).

Durante el proceso de transpiración se genera un desequilibrio en el balance hídrico en la planta debido las diferencias entre la toma y salida de moléculas de agua; la planta mantiene este equilibrio absorbiendo agua del suelo. El movimiento del agua desde el suelo a través de la planta hacia la atmósfera, depende del balance de fuerzas entre la capacidad de absorber moléculas de agua por la atmósfera y la capacidad de resistir el movimiento del agua por la planta y desde el suelo. Si el suelo está húmedo los factores meteorológicos priman sobre el movimiento del agua del suelo hacia la atmósfera, ya sea por evaporación o transpiración. La conductividad hidráulica del suelo y el gradiente de potencial hídrico son suficientes para mantener la superficie del suelo húmeda por migración de moléculas de agua, desde las capas inferiores por capilaridad. Sin embargo si las condiciones ambientales intensifican el proceso de evapotranspiración, este se vuelve más dependiente de las características físicas del suelo y las plantas para evitar la pérdida de agua, si la velocidad del proceso es mayor que el ascenso capilar o si no hay recarga de agua por capas inferiores, puede causar desecación del suelo (De Santa y Valero, 1993).

El método para estimar la humedad del suelo depende de la escala de trabajo, de la finalidad y de los recursos disponibles, de manera que un solo método no es aplicable en todos los casos (Dobriyal et al., 2012). Se han definido unos parámetros que universalmente, describen la capacidad de almacenamiento del agua del suelo. **La capacidad de campo (CC)** es el contenido de agua en el suelo después de aplicarla a niveles de saturación, hasta cuando toda el agua gravitacional se ha drenado, normalmente se alcanza a los dos o tres días y se cuantifica cuando la tensión del agua en el suelo es de aproximadamente  $-0.03$  MPa en suelos arcillosos o de  $-0.01$  MPa en suelos de textura media. **El punto de marchitez permanente (PMP)** es el contenido de agua en el suelo al cual las plantas no se pueden recuperar y se marchitan, aún cuando se les adicione suficiente humedad. Este parámetro ha sido determinado por experimentos en invernaderos y puede variar de acuerdo a la especie y al tipo de suelo; este punto se logra cuando la tensión del agua en el suelo alcanza entre  $-1,0$  a  $-2,0$  MPa. Generalmente se utiliza un valor medio de  $-1,5$  MPa. **El agua disponible para la planta (AD)** es el contenido de agua retenido entre la capacidad de campo y el punto de marchitez permanente, depende de la textura del suelo, densidad aparente y estructura. El agua del suelo contenida entre estos límites se mueve principalmente por fuerzas capilares o matriciales (Allen et al., 2006; Azcón-Bieto y Talon, 2008; Enciso et al., 2007; Martin, 2010). Con contenidos de humedad cercanos a la capacidad de campo, la conductancia estomática es alta y la planta transpira, mientras que cerca al punto de marchitez permanente, la conductividad estomática disminuye y la transpiración se inhibe para evitar la pérdida de turgencia. La regulación estomática es el proceso más importante de la planta para evitar la pérdida de agua y está fuertemente afectada por el poder evaporativo de la atmósfera (Doorenbos y Pruitt, 1984; Ritchie, 1972).

Khan et al. (1987) trabajaron en Belice el comportamiento del riego por goteo en cacao con énfasis en la época seca y su efecto sobre el rendimiento, encontrando que los tratamientos de sustitución del 75 y 100% de pérdida de humedad por evapotranspiración, superaron el rendimiento en 28% a los tratamientos entre 0 y 50% de pérdida de humedad (Acevedo et al., 1988; Ospina, 1990; Rubiano et al., 1988).

El método de las ollas de presión (Richards, 1949), es el más usado para determinar el agua disponible; también puede ser estimada mediante modelos matemáticos simples, considerando las proporciones de la partículas del suelo (arena, limo y arcilla) y la materia

orgánica (Delgado y Barreto, 1987; Gupta y Larson, 1979; Kern, 1995; Molfino, 2009; Peralta y Barrios, 2006; Pineda y Vilorio, 2011; Silva et al., 1988)

### **3.5 El déficit hídrico y el crecimiento de la plantas**

Las plantas durante su desarrollo están sometidas a condiciones ambientales no “óptimas” para su supervivencia, o a factores externos que ejercen efectos desventajosos sobre las plantas, estos factores inducen cambios en el metabolismo, los cuales pueden ser reversibles o permanentes. Esta situación es considerada como “estrés” (Taiz y Zeiger, 2002). El estrés abiótico se refiere a las condiciones no óptimas para la planta dadas por limitantes en el entorno físico donde se desarrolla, como es la disponibilidad de agua, exceso de sales, deficiencia de nutrientes o presencia de heladas, entre otros (Azcón-Bieto y Talon, 2008; Benavides, 2002; Reigosa et al., 2004; Salisbury y Ross, 2000). El estrés abiótico más común es el déficit hídrico (Levitt, 1980; Mundree et al., 2002).

Los estudios del estrés hídrico en cacao se han dirigido a la mitigación de la sequía y la necesidad de riego. Se estudia principalmente el papel de los estomas y el efecto del ambiente en la conductancia estomática, fotosíntesis neta y transpiración; sin embargo, ello debe analizarse a partir del concepto de crecimiento vegetativo en forma de flujos tanto en la raíz como en la copa, sincronizados por la alternancia de periodos secos y de lluvia que ocasionan periodos de 'dormancia' donde se favorece la floración, (Carr y Lockwood, 2011). El estrés por déficit hídrico o por sequía se produce en las plantas en ambientes donde la tasa de transpiración excede a la toma de agua. Estas condiciones disminuyen la disponibilidad de agua en el citoplasma de las células (Benavides, 2002; Mundree et al., 2002; Yamaguchi et al., 2002).

Dependiendo del tipo de estrés, de las condiciones de duración e intensidad, del genotipo de la planta, y el estado fenológico en que se presente, las plantas pueden mostrar diversas respuestas, pueden ser rápidas y reversibles (aclimatación) o permanentes (adaptación). La aclimatación está asociado a mecanismos metabólicos de “tolerancia” a medida que se incrementa el estrés y puede diferenciarse de la “adaptación” porque esta se refiere a niveles de “resistencia” adquiridos genéticamente por procesos de selección durante muchas generaciones que incluyen modificaciones morfológicas y fisiológicas (Benavides, 2002; Reigosa et al., 2004). El principal efecto visible de estrés hídrico es la disminución del crecimiento de la parte aérea, principalmente reducción del área foliar y el

aumento del crecimiento radicular. La disminución del crecimiento de la parte aérea es causada a su vez por el cierre de estomas, el cual es regulado por ácido abscísico (ABA); al cerrarse los estomas y disminuir la pérdida de agua por transpiración, también se reduce la entrada de CO<sub>2</sub> lo que disminuye de manera directa la fotosíntesis (Azcón-Bieto y Talon, 2008; Benavides, 2002; Roelfsema y Hedrich, 2002; Salisbury y Ross, 2000; Taiz y Zeiger, 2002; Tezara et al., 2002). El crecimiento finalmente se ve disminuido por la disminución de la presión de turgencia, que limita la expansión foliar y la proliferación de nuevos brotes (Skirycz e Inzé, 2010)

El déficit permitido en el manejo del riego (DPM), es el punto en el cual la planta puede tomar agua, pero presenta síntomas de estrés, la diferencia entre capacidad de campo y el DPM es la cantidad de agua que debe ser restituida para evitar alteraciones en el crecimiento y desarrollo de la planta. Conocer este parámetro facilita el manejo del cultivo, dependiendo de la etapa fenológica en que se encuentre. El nivel de déficit permitido recomendado para muchos cultivos de campo es de alrededor del 50 % y se ha tomado como una norma general, pero hay cultivos más sensibles los cuales a esos niveles pueden presentar síntomas de estrés (Enciso et al., 2007; Martin, 2010).

Se han adelantado diversos estudios sobre el efecto de la sequía en la producción y calidad organoléptica de manzana, pera ciruela, melocotón, que han permitido a los fruticultores modificar las prácticas de manejo y superar los momentos de estrés temporal mediante el uso de coberturas para reducir la evaporación, podas de verano, raleo de frutos y uso de mallas para sombrío (Lopez et al., 2012). En haba, Ahmed (2008) encontraron que las plantas que no fueron sometidas a estrés hídrico, mostraron mayor crecimiento y rendimiento con relación a las plantas sometidas a diferentes períodos de sequía. En *Jatropha curcas* el estrés hídrico reduce el área foliar, el número de hojas y el peso seco (Fini et al., 2013). Prokić y Stikićy (2011) manifiestan que cuando el contenido de agua del suelo es reducido en un 50%, la densidad de raíces en tomate silvestre se incrementó en la parte más seca del suelo, concluyendo que el aumento de la densidad y la longitud de las raíces representan una adaptación a las condiciones de sequía.

La reducción en el crecimiento es consecuencia de varias respuestas fisiológicas que incluye modificaciones al equilibrio iónico, el estado hídrico, la nutrición mineral, la conductancia estomática, la eficiencia de la fotosíntesis y la asignación del carbono. La disminución de la fotosíntesis es en parte debida a una disminución de la conductancia

estomática y la consecuente disminución en de la disponibilidad de CO<sub>2</sub> (Brugnoli y Lauteri, 1991).

### **3.5.1 Efectos fisiológicos y bioquímicos del déficit hídrico**

Paralelamente a la reducción del crecimiento ocasionado principalmente por la disminución en la presión de turgencia a nivel celular y la disminución del potencial hídrico expuesto anteriormente, el estrés hídrico ocasiona cierre estomático, lo que disminuye la difusión de CO<sub>2</sub> hacia el mesófilo, disminuyendo a su vez la transpiración y la fotosíntesis (Kumar et al., 1994; Ludlow y Muchow, 1990; Nuñez, 1991). Desde el punto de vista bioquímico se incrementan los niveles de ABA en la planta y se induce el cierre de los estomas, disminuyendo la absorción de agua por las raíces. El ABA se sintetiza continuamente a una velocidad baja en las células del mesófilo y tiende a acumularse en los cloroplastos, cuando el mesófilo se va deshidratando parte del ABA almacenado se libera hacia el apoplasto y las células del mesófilo. Esta redistribución de ABA hace posible que la corriente de transpiración lo movilice hasta las células guarda (Hartung et al., 1998). Para mantener o prolongar la función del ABA en las células del estoma, se sintetiza más ABA (Webb y Mansfield, 1992) y se acumula en el apoplasto de la hoja. Además del ABA existen señales bioquímicas de larga distancia entre la raíz y los brotes, como cambios en el pH de la savia del xilema y la redistribución entre diferentes compartimentos del hoja de iones inorgánicos como calcio (Davies et al., 2002). En este mecanismo de señalización, Christman et al. (2013) reportan la existencia de sensores mecano-sensibles de corta y larga distancia, que pueden diferenciar potenciales osmóticos y las fuerzas de estiramiento de la membrana, para convertir una señal física en síntesis de ABA. Sobre la base de esta función de alivio de estrés, Shinohara y Leskovar (2014) consideran al ABA como un antitranspirante metabólico para proteger las plantas bajo condiciones de estrés hídrico.

La fotosíntesis y el consumo de asimilados en hojas en crecimiento son afectadas por el déficit hídrico. Al disminuir el potencial hídrico en el floema durante el periodo de estrés se limita el movimiento de asimilados, pero su efecto se considera posterior a la inhibición de la fotosíntesis (Azcón-Bieto y Talon, 2008; Nilsen y Orcutt, 1996; Taiz y Zeiger, 2002).

Los efectos sobre la fotosíntesis se agrupan en estomáticos y no estomáticos, en el primer caso se refiere a la afectación por el proceso normal de cierre estomático. Al momento del cierre de estomas la disponibilidad de CO<sub>2</sub> en el mesófilo disminuye y de otro lado la

relación  $\text{CO}_2/\text{O}_2$  disminuye y se incrementa la fotorrespiración. Los no estomáticos son de carácter bioquímico o fotoquímico y se presentan a medida que se acentúa la severidad de la sequía. Disminuyen tanto fotosíntesis como fotorrespiración y se incrementa la disipación térmica, debido al exceso de la energía que no alcanza a ser incorporada a estos procesos, lo que puede producir finalmente fotoinhibición o foto daño del PSII (Habib-Ur-Rehman y Muhammad, 2005).

Adicionalmente al efecto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis, el ajuste osmótico, al cual Turner y Begg (1981) definen como la habilidad de las plantas para acumular solutos activamente ante un déficit hídrico, es un mecanismo que permite mantener el potencial de turgencia, a medida que desciende el potencial hídrico (Jdey et al., 2014; Lakso, 1979; Nio et al., 2011; Parra et al., 1999). El ajuste osmótico se atribuye al incremento en la concentración de solutos comunes como iones inorgánicos (principalmente  $\text{K}^+$ ), ácidos orgánicos, aminoácidos y azúcares (Ashraf et al., 2011; Wang et al., 1995; Wang y Stutte, 1992).

La acumulación de prolina es una respuesta metabólica asociada comúnmente al déficit hídrico y a la presencia de salinidad, en los tejidos foliares, radicales y meristemas apicales, este aminoácido es una molécula pequeña conocida como “osmolito o soluto compatible” altamente soluble en agua que no afecta en altas concentraciones la actividad de las macromoléculas (Nolte et al., 1997; Parra et al., 1999). Anjum (2012) encontraron en pimentón (*Capsicum annuum* L.) incrementos en prolina con el aumento progresivo del déficit hídrico, paralelamente se incrementó la actividad antioxidante (SOD, CAT y POD) y se conservaron estables los contenidos de agua en los tejidos, lo que se tradujo en un mayor crecimiento y rendimiento para el cultivar Shanshu-2001 con respecto al cultivar Nongchengjiao-2. En cebada, Sicher (2012) evaluaron el efecto el descenso hasta 92% de la humedad del suelo en el crecimiento y la acumulación de 30 metabolitos, como resultado se encontró que a partir de los 4 días de sometidas las plántulas a estrés, disminuyó el crecimiento de brotes y raíces y el 85% de los metabolitos fueron afectados significativamente, aumentaron sacarosa, rafinosa, glucosa, fructosa, maltosa, malato, asparagina y prolina, disminuyeron mioinositol, glicerato, alanina, serina, glicina y glutamato. El ajuste osmótico, reportado permitió que la fotosíntesis y la conductancia estomática se incrementaran nuevamente después de dos días de rehidratación y a los tres días se reactivó el crecimiento. La recuperación de los niveles normales de cada

compuesto individualmente con relación al testigo, cuando se rehidratan las plantas, sugiere procesos complejos a nivel del metabolismo primario.

En cacao se ha identificado como primer efecto del estrés hídrico, el aumento en la resistencia estomática y la disminución del potencial hídrico foliar al medio día, lo que afecta la floración y renovación de hojas en las plantas (Machado et al., 1979). Adicionalmente, Rada et al. (2005b) al evaluar la variedad regional Guasare, reportaron la disminución en el potencial osmótico, aun así se evidenció disminución del 25% en la tasa fotosintética y del 39% en la transpiración.

#### ▪ **La producción de especies reactivas de oxígeno (ERO) como consecuencia del estrés hídrico**

Las especies reactivas de oxígeno llamadas ERO son moléculas muy pequeñas altamente reactivas debido a la presencia de una capa de electrones de valencia no apareada, se forman de manera natural como subproducto inevitable del metabolismo del oxígeno en las reacciones biológicas, el incremento en su producción es considerada universalmente como una condición común de estrés conocida como estrés oxidativo. Los radicales libres superóxido ( $O_2^-$ ), peróxido de hidrógeno ( $H_2O_2$ ), hidroxilo y el singlete de oxígeno, en especial las dos últimas, se consideran citotóxicos porque pueden afectar seriamente el metabolismo normal a través del daño oxidativo a los lípidos, ácidos nucleicos y proteínas, lo que resulta en posibles mutaciones, destrucción de proteínas y la peroxidación de lípidos de membrana (Arora et al., 2002; Foyer y Noctor, 2003; Hamid et al., 2004). Sin embargo las plantas de forma natural poseen los mecanismos enzimáticos y no enzimáticos para su eliminación rápida (Apel y Hirt, 2004).

En las hojas de plantas estresadas los cloroplastos son especialmente propensos a generar ERO debido a que la concentración de  $O_2$  es alta durante la fotosíntesis, la generación de ERO aumenta cuando se inhibe la asimilación de carbono (Hamid et al., 2004). Wang et al. (2005) encontraron en arroz incremento en la manganeso superóxido dismutasa (MnSOD) como mecanismo de tolerancia a la sequía. Los resultados sugieren que es un componente crítico de la remoción de ERO en los cloroplastos y que la sobre-expresión de MnSOD puede mejorar la tolerancia a la sequía en este cultivo.

ZhujunZhu. et al. (2004) encontraron respuestas en la actividad de superóxido dismutasa (SOD), guaiacol peroxidasa (GPX), ascorbato peroxidasa (APX), dehydro ascorbate reductasa (DHAR) y glutatión reductasa (GR) en las hojas de pepino (*Cucumis sativus* L.)

como mecanismos de defensa al daño oxidativo. Cavalcanti et al. (Cavalcanti et al., 2007a; 2007b) encontraron respuestas a estrés salino solo para Catalasa (CAT) en Caupí (*Vigna unguiculata* (L.)).

### 3.6 Tolerancia a la sequía en cacao

El estudio de la tolerancia a la sequía se ha abordado de diferentes formas, la más estudiada ha sido es el control de la transpiración estomática bajo estrés hídrico. De Almeida y Valle (2010) reportan la importancia de la humedad relativa en la abertura estomática, enfatizando en la existencia de genotipos de cacao que no muestran una alta resistencia estomática bajo déficit hídrico y baja humedad relativa, en contraste con otros genotipos donde hay un mecanismo eficiente de la regulación estomática, pero que puede limitar fuertemente la transpiración en condiciones de déficit hídrico. Sobresalen los trabajos adelantados por Balasimha y Daniel (1988) quienes identificaron en el sur de la India cinco accesiones como resistentes a la sequía (NC23, NC29, NC31, NC39 y NC42). Posteriormente Balasimha (1999) evaluó la tolerancia a la sequía en la progenie de cruzamientos entre cuatro padres de alto rendimiento y tres resistentes al desecamiento del polen (NC23/43, NC29/66 y NC42/94). De igual manera, mediante el estudio del potencial hídrico foliar durante la estación seca en un periodo de cinco años, Balasimha y Daniel (1988) identificaron dos híbridos (1-21 × NC42/94; 1-29 × NC23/43) que poseían características de tolerancia a la sequía, sobre la base de sus más altos potenciales hídricos foliares y resistencia estomática durante el periodo de sequía.

En un experimento de invernadero en el sur de Bahía (Brasil) se compararon ocho clones sometidos a deshidratación rápida, a partir del ajuste osmótico se seleccionaron tres como resistentes a la sequía, el ajuste osmótico fue asociado con la acumulación de iones de potasio y fósforo en la hoja; los clones (SPA5, SIAL70 y TSH516) fueron recomendados para suelos poco profundos propensos a la sequía (De Almeida et al., 2001). Sin embargo estos datos no pudieron ser corroborados por Premachandra y Joly (1991) al no encontrar evidencias de ajuste osmótico en plántulas de cacao sometidas a estrés hídrico en un período de 22 días en un experimento de invernadero en Indiana, EE.UU. Araque, et al., (2012) realizaron en Venezuela un estudio comparativo de fotosíntesis, relaciones hídricas

y crecimiento, durante las épocas secas y lluviosas, encontrando que los cultivares con mayor ajuste osmótico coincidieron con las mayores tasas de supervivencia.

También se ha estudiado mejorar la tolerancia a la sequía en el cacao alterando los niveles de poliaminas, ya sea por selección o manipulación genética (Bae et al., 2008); para ello identificaron los genes implicados en la biosíntesis de poliaminas. Bae (2009) identificaron otra forma de mejorar la tolerancia a la sequía en el cacao. Mediante la inoculación de plántulas con *Trichoderma hamatum* (aislamiento 219b DIS) encontraron, que además de promover el crecimiento independientemente del estado hídrico de la planta, también retraso los síntomas de la sequía. Los indicadores considerados fueron la conductancia estomática, la fotosíntesis neta, la fluorescencia y el grado de marchitamiento.

Al parecer las condiciones vulnerables a fenómenos extremos de sequía se presentan en las etapas iniciales de establecimiento y afecta negativamente el crecimiento de las plántulas de cacao. Posiblemente, la respuesta de la planta en términos de ajuste osmótico y la disminución en el potencial hídrico de la hoja, afecta a su vez la asimilación de carbono (De Almeida y Valle, 2010). Trabajos adelantados por Moser, (2010) en plantas adultas y en producción, expuestas durante varios meses a contenidos de agua del suelo cerca del punto de marchitez, no mostraron disminuciones significativas en la producción de biomasa de hojas, tallo y raíces finas; pero si fueron significativas las reducciones en la producción de grano.



## **4. Respuestas fisiológicas de tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) en etapa de vivero, a cuatro niveles de agua disponible en el suelo.**

### **4.1 Objetivos específicos**

- Relacionar las variaciones micro climáticas con la evapotranspiración en plántulas de cacao en casa de mallas.
- Determinar las relaciones hídricas y el intercambio de gases, para los clones ICS95, ICS60 y CCN51 sometidos a cuatro contenidos de agua en el suelo en casa de mallas.
- Determinar parámetros de crecimiento altura, diámetro del tallo y área foliar de los clones ICS95, ICS60 y CCN51 bajo cuatro condiciones de humedad disponible en el suelo en casa de mallas.

### **4.2 Materiales y métodos**

#### **4.2.1 Ubicación**

El experimento se estableció en una casa de mallas (CM) de estructura metálica, techo de vidrio opaco con ventilación lateral natural, ubicada en el Centro de investigación Nataima de la Corporación Colombiana de Investigación agropecuaria –Corpoica- a una altura de 418 m.s.n.m. y coordenadas geográficas de 4°11'31,65'' Latitud Norte (N) y 74°57'41,49'' Longitud oeste (W). El C.I. Nataima, está ubicado en la región central del país, en la microrregión del valle cálido del Alto Magdalena. en el departamento del Tolima, municipio de El Espinal, a 9 kilómetros en la vía hacia el municipio de Ibagué. Clima cálido, suelos en su mayoría franco arenosos, temperatura media de 27 °C y precipitación de 1.500 mm/año con distribución bimodal. Es un centro de investigación representativo del bosque seco tropical (Colombia, 1998; Mendoza, 1999; Murphy y Lugo, 1986).

## 4.2.2 Material vegetal y establecimiento del experimento

Como material vegetal se utilizó plántulas injertadas de cacao (*Theobroma cacao* L.) de los clones universales ICS95, ICS60 y CCN51 recomendados por el consejo nacional cacaotero para la región de valles interandinos (ICA, 2002). Injertados sobre patrón IMC67. Las características de cada uno de ellos se presentan en la tabla (4-1).

Se utilizó suelo característico de la región al cual se adicionó cascarilla de arroz quemada y gallinaza compostada, en proporción (3:1:1). De acuerdo a los resultados del análisis físico, el sustrato presentó textura franco arenoso (FA) con contenido moderado de materia orgánica y baja densidad aparente (1,04 g/cc). Se realizaron las curvas de retención de humedad con el fin de determinar los valores de capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP) con el método de ollas de presión (Richards, 1949). En la tabla 4-2 se presentan los valores obtenidos.

Tabla 4-1. Características agronómicas de los clones seleccionados.

Características	ICS95	ICS60	CCN51
<b>Tipo Genético</b>	Hibrido Trinitario	Hibrido Trinitario	Hibrido Trinitario-amazónico
<b>Origen</b>	Trinidad	Trinidad	Ecuador
<b>Arquitectura</b>	Erecta	Erecta	Erecta
<b>Vigor</b>	Alto	Alto	Alto
<b>Compatibilidad</b>	Auto Compatible	Auto incompatible	Auto Compatible
<b>Índice de Mazorca</b>	18	18	18
<b>Índice de Grano</b>	1.4 g	1.4 gr	1.4 gr
<b>Almendras por mazorca</b>	41	39	42
<b>Rendimiento Kg/año/árbol</b>	2.6	2	2
<b>Reacción a Moniliasis (<i>Moniliophthora roreri</i> (Cif. y Par.)</b>	Med.Tolerante	Med.Tolerante	Susceptible
<b>Reacción a Escoba de bruja (<i>Moniliophthora perniciosa</i> Stahel.)</b>	Med. Tolerante	Susceptible	Med. Tolerante
<b>Reacción a pudrición negra de la raíz (<i>Rosellinia spp.</i>)</b>	Susceptible	Susceptible	Susceptible
<b>Altitud recomendada</b>	100 – 1200 msnm	> de 400 msnm	> de 800 msnm
<b>Año</b>	1931	1931	1965
<b>Germoplasma</b>	ICS Imperial College Selection	ICS Imperial College Selection	CCN: Colección Castro Naranjal ICS95 X IMC67 y F1 x Canelo IMC: Iquitos Marañon Collection

Fuente: Características morfo agronómicas de clones de cacao (Arguello C., 2000a).

Desde el punto de vista químico y nutricional, el sustrato utilizado (Anexo 4-1a) se catalogó como de fertilidad media a baja, sin problemas de salinidad y con pH adecuado para el

cacao. Presentó muy bajos contenidos de potasio y moderados en relación al calcio y magnesio. La materia orgánica estuvo entre moderada a baja, los niveles de fósforo y de elementos menores fueron moderados

Las plántulas se establecieron en bolsas de plástico negro calibre 3 de 40 cm de altura y 25 cm de diámetro, con cuatro perforaciones de 0,5 cm de diámetro en la base, las bolsas se llenaron hasta 3 cm del borde para una altura final de 37 cm de sustrato. Una vez preparado se mantuvo un peso aproximado con la humedad natural del sustrato de 20 kg por cada unidad. Para mejorar la fertilidad se aplicaron 5 gramos por bolsa de una mezcla de fertilizante compuesto (15-15-15) con un 20% adicional de KCl. La calidad fisicoquímica del agua utilizada para riego fue alta por la ausencia de iones a niveles tóxicos y ligera alcalinidad (anexo 4-1b). Desde el punto de vista bacteriológico no presentó limitantes para uso agrícola (anexo 4-1c).

Tabla 4-2. Características físicas y contenidos de agua disponible del sustrato utilizado para el montaje del experimento en casa de mallas (CM).

Característica	Valor
Porcentaje de arena (%)	71,3%
Porcentaje de limo (%)	19,5%
Porcentaje de arcilla (%)	9,2%
Textura	FA
Materia orgánica	2%
Densidad aparente	1,04 g/cc
Capacidad de campo (CC)	24,75%*
Punto de marchitez permanente (PMP)	10,51%*
Agua disponible (AD)	16,8%

\*Valores promedios para CC y PMP en 6 muestras de suelo.

Las plántulas con un mes de injertadas procedentes de la biofábrica de cacao del C.I. Nataima se trasplantaron en cada bolsa, se regaron a saturación y se les dejó evaporar y drenar por dos días dentro de la CM. Cada tercer día se midió en cada unidad experimental (UE) el contenido volumétrico de agua en el suelo (CVA) en los primeros 20 cm con una sonda TDR-100 (Spectrum technologies). Se dejó que el sustrato perdiera agua hasta alcanzar los valores requeridos de CVA según el tratamiento (Tabla 4-3). Después de cada lectura se les agregaba la cantidad de agua requerida para mantener el %CVA acorde a cada tratamiento. En el anexo 4-2 se presenta el control permanente de los tratamientos durante el experimento.

Tabla 4-3. Tratamientos de disponibilidad hídrica aplicados a plántulas de cacao (*Theobroma cacao* L.) de los clones ICS95, ICS60 y CCN51 en el experimento en casa de mallas (CM)

Contenido volumétrico de agua en el suelo (CVA)	Equivalencia en agua disponible	Potencial hídrico MPa
10%	0% de agua disponible	-1,3
20%	75% de agua disponible	-0,11
25%	100% de agua disponible	-0,03
30%	120% de agua disponible	-0,01

Datos medidos en los primeros 20 cm del suelo

En cuanto al estado fitosanitario se presentaron ataques de perforadores del follaje (*Diabrotica* sp.) que se controlaron con dos aplicaciones a los 15 y 30 días de establecido el ensayo (Tiametoxam 14,1% p/v + Lambda-cihalotrina 10,6%), en mezcla con fertilizante foliar líquido completo (0,5 cc PC.l<sup>-1</sup>).

### 4.2.3 Variables analizadas

**Registro de variables climáticas.** Durante los 60 días que duró el experimento, al exterior de la CM se registró cada 15 minutos la radiación solar, la temperatura y la humedad relativa, con una estación meteorológica automatizada. Al interior de la CM los datos de temperatura y humedad relativa fueron registrados en un Data Logger HOBO U23 Pro v2 (Onset Technologies) y la radiación solar mediante un piranómetro LI-200 acoplado a un Data Logger LI-1000 (LI-COR Biosciences).

A partir de estos datos se calculó el DPV, para lecturas instantáneas se utilizó la fórmula de Rosenberg et al. (1983) citada por (Arellano García et al., 2006).

$$DVP \text{ (kPa)} = 0,61078 \exp \left[ \frac{17,269 * Ta}{Ta + 237,3} \right] * \left[ 1 - \frac{HR}{100} \right]$$

Para obtener datos diarios se utilizó los valores máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa según (Allen et al., 2006; Prenger y Ling, 2001).

$$DVP = es - ea$$

Donde:

es= presión de saturación de vapor

ea= presión real de vapor

El potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi_a$ ) fue estimado con los datos de temperatura y humedad relativa según (Azcón-Bieto y Talon, 2008).

$$\Psi_{atmosfera} (MPa) = 0,4608 * (K^\circ) * Ln \left[ \frac{HR}{100} \right]$$

**Potencial hídrico.** Al final del experimento (60 ddt) se midió el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_i$ ), para tal fin se colectaron tres hojas maduras del tercio superior del tallo principal de una planta por UE para un total de 15 hojas por tratamiento. Cada hoja se depositó en bolsa de aluminio dentro de una nevera de icopor refrigerada. Máximo 15 minutos después de separada de la planta, se midió en la hoja el potencial hídrico con la bomba de scholander (Soil moisture modelo 3000), se utilizó una lupa para observar las primeras gotas de agua sobre el corte realizado en el peciolo, se anotó el valor de la presión en bar y MPa (Turner, 1981).

**Intercambio de gases.** Previamente a la realización de las lecturas de intercambio de gases, se hizo una prueba en las plántulas del tratamiento del 25% de CVA, con el fin de determinar la hora más adecuada para la realización de las lecturas de intercambio de gases. Se hicieron lecturas de Conductancia estomática con el porómetro de hoja estacionario (SC-1 Decagon devices) para determinar el comportamiento de apertura y cierre estomático con el transcurso del día. Como el equipo de fotosíntesis es un sistema cerrado de intercambio de gases LI-6200 (LI-COR Biosciences) con un analizador de gases infrarrojo sin fuente de luz artificial, no es posible programar las lecturas con luz saturante. Con la luz natural dada al interior de la CM, se tomaron lecturas a intervalos de una hora entre las 6:00 am y las 6:00 pm. Los valores más altos de fotosíntesis se encontraron entre las 9:00 y 11:00 am.

Durante el experimento, se hicieron 4 lecturas (18, 34, 49 y 60 ddt), del intercambio de gases, se registró la fotosíntesis neta ( $P_n$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), resistencia estomática ( $r_s$ ) y transpiración (T) en dos plantas por UE para un total de 10 plantas por tratamiento de acuerdo a lo planteado por Rehem (2006). Las mediciones se hicieron sobre la tercera hoja madura contada desde el ápice hacia la base del injerto con luz ambiente entre las 10:00 y 11:00 am.

**Crecimiento.** La longitud del injerto, se midió desde la base de inserción en el porta injerto hasta el ápice final de la rama, se utilizó una regla graduada cada 0,1 cm; el diámetro basal se midió a 1 cm de la base del injerto con un Calibrador digital (marca Mitutoyo referencia 500-181-20 de 0,01 mm de precisión); se contó el número de hojas y se determinó el área foliar mediante el software ImageJ 1.45s (Wayne Rasband National Institutes of Health, USA); la masa seca fue calculada fraccionando dos plantas por UE en hojas, tallos y raíces, cada tipo de tejido en fresco fue pesado (balanza marca Mettler de 0,001 g de precisión). y secado en estufa a 75°C por 48 horas y se pesó nuevamente para obtener el valor de peso seco. Con los valores de masa seca y el área foliar se estimó el área foliar específica (AFE) como la relación entre el área foliar total (cm<sup>2</sup>) y el peso seco (g) de las hojas por planta (Hunt, 1982, 1990; Radford, 1967), igualmente se estimó la relación raíz/parte aérea (g/g).

#### 4.2.4 Diseño estadístico y análisis de datos

El diseño estadístico utilizado fue parcelas divididas en bloques aleatorios con 5 repeticiones, los bloques fueron establecidos dentro de la CM de manera perpendicular a la dirección de salida del sol. La parcela principal correspondió a los tratamientos de agua disponible con base en los CVA (10, 20, 25 y 30%) y la sub parcela con los clones (ICS95, ICS60 y CCN51) para un total de 60 UE. Cada unidad experimental estuvo conformada por tres plantas y sobre dos de ellas se tomaron datos de crecimiento e intercambio de gases para un total de 10 plantas por tratamiento (Rehem, 2006).

Los datos climáticos fueron organizados en hojas electrónicas en Excel y posteriormente fueron analizados mediante graficas de tendencia (comportamiento diurno y diario) y tablas de correlación. Las variables fisiológicas fueron analizadas mediante ANAVA con el programa SAS 9.0 (SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.) y SIGMASTAT 3.5 (Systat software inc.), para las variables significativas y altamente significativas, se comparó las diferencias entre las medias con base en la prueba de Tukey. Se ajustaron modelos polinómicos para variables continuas mediante el procedimiento GLM de SAS buscando la comparación entre los CVA y la variable respuesta, el modelo de regresión seleccionado se fundamentó en el ajuste estadístico ( $P < 0,05$ ), la reducción de los cuadrados medios (CME) y el coeficiente de determinación ( $r^2$ ).

## 4.3 Resultados y discusión

### 4.3.1 Clima y microclima

Las propiedades termodinámicas rigen los intercambios de energía entre la atmósfera y la superficie con o sin vegetación. El cacao se ha sembrado tradicionalmente bajo sombrío permanente, el dosel de los árboles reduce la radiación solar directa, especialmente la radiación solar de onda corta, como consecuencia el enfriamiento nocturno disminuye debido al dosel que bloquea el retorno de la radiación de onda larga reemitida hacia la atmósfera. Este proceso modifica la intensidad de los factores climáticos y crea un microclima, el cual es variable con el transcurrir del día. Las medias mensuales de los factores climáticos medidos aisladamente en estaciones meteorológicas fijas, ha sido la forma en que se analiza el ambiente en la mayoría de los trabajos (De Almeida y Machado, 2013). El estudio de las propiedades termodinámicas del aire bajo estas condiciones se considera como fundamental para estudios ecológicos del cultivo y dinámica de enfermedades fúngicas (Lopes y Newman, 2005). En el presente experimento se hace énfasis en la relación directa entre radiación solar, temperatura y humedad del aire durante el día.

#### ▪ Radiación, temperatura y humedad relativa

Al interior de la CM las variables climáticas monitoreadas presentaron diferente comportamiento con relación al exterior (Tabla 4-4). La intercepción de la cubierta disminuyó en un 85% la radiación al interior; aun así, el calor transmitido a la infraestructura y a cada componente de la CM aumentó la temperatura promedio al interior hasta en 1 °C con valores máximos de 4 °C. Resultados similares fueron encontrados por Jaimez et al. (2005) en invernaderos con cobertura transparente, en condiciones de baja radiación solar externa ( $<1000 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

En la Figura 4-1 se muestran las diferencias en el comportamiento diurno de la radiación solar, la temperatura y la humedad relativa al exterior e interior de la CM. La radiación incidente sobre el exterior de la CM se presentó desde las 6 horas ( $0,15 \text{ w/m}^2$ ) y va aumentando hasta un máximo a las 13 horas ( $813 \text{ w/m}^2$ ), en la tarde empezó a disminuir hasta las 18 horas ( $11,7 \text{ W/m}^2$ ).

La temperatura tuvo un comportamiento similar al de la radiación y correlacionaron positivamente (Tabla 4-5). La temperatura al exterior e interior fueron similares desde las 0 horas (24,2 y 24,1 °C) y llegaron a su punto más bajo a las 6 horas (22,7 °C). A partir de las 6 horas una vez amanece, la temperatura externa aumentó a medida que lo hace la radiación; después de las 9 horas la temperatura interna aumentó con relación a la externa, alcanzando su punto máximo a las 14 horas, este valor máximo se presentó una hora después de alcanzado el mayor valor de radiación (33,5 y 32,4 °C respectivamente).

Tabla 4-4. Comportamiento y diferencias promedio de variables climáticas al interior y exterior de la casa de mallas (CM).

Hora	EXTERIOR			INTERIOR			DIFERENCIA		
	W/m <sup>2</sup>	°C	HR%	W/m <sup>2</sup>	°C	HR%	W/m <sup>2</sup>	°C	RH%
1	0,0	24,1	85,1	0,0	24,2	85,9	0,0	-0,1	-0,9
2	0,0	23,8	87,7	0,0	23,8	87,4	0,0	0,0	0,3
3	0,0	23,4	89,7	0,0	23,4	88,7	0,0	0,0	1,0
4	0,0	23,2	91,0	0,0	23,2	89,6	0,0	0,0	1,4
5	0,0	23,0	92,4	0,0	23,0	90,4	0,0	0,0	2,0
6	0,5	22,7	93,2	0,1	22,7	91,0	0,5	0,0	2,2
7	58,2	23,4	91,7	8,3	23,3	90,5	49,5	0,1	1,1
8	192,1	25,2	83,6	28,7	25,0	85,4	163,3	0,2	-1,8
9	358,5	26,9	74,8	53,8	27,0	78,6	304,8	-0,1	-3,8
10	542,1	28,5	67,7	81,4	28,9	72,5	460,8	-0,4	-4,9
11	710,0	30,0	61,3	107,5	30,7	66,8	603,5	-0,7	-5,5
12	758,3	31,1	56,6	114,8	32,1	62,6	644,6	-0,9	-6,1
13	813,3	32,0	52,4	124,0	32,9	59,3	691,3	-0,9	-6,9
14	723,2	32,4	50,2	109,8	33,5	57,1	614,7	-1,1	-6,9
15	581,2	32,4	49,6	87,2	33,2	57,4	494,1	-0,9	-7,9
16	388,5	32,1	49,8	57,3	32,5	58,9	330,2	-0,4	-9,2
17	169,3	31,1	52,8	25,3	31,2	62,7	143,9	0,0	-9,8
18	11,7	28,3	66,9	1,8	28,8	71,9	10,0	-0,5	-5,0
19	0,0	25,9	76,8	0,0	26,5	78,9	0,0	-0,6	-2,1
20	0,0	25,4	78,9	0,0	25,7	80,8	0,0	-0,3	-2,0
21	0,0	25,2	79,3	0,0	25,3	81,6	0,0	-0,1	-2,3
22	0,0	25,0	79,9	0,0	25,1	82,5	0,0	-0,1	-2,6
23	0,0	24,7	81,8	0,0	24,8	83,9	0,0	-0,1	-2,1
24	0,0	24,5	82,8	0,0	24,6	84,5	0,0	0,0	-1,6

\*Cada valor horario proviene de 60 datos

A partir de esa hora, la disminución fue rápida, al mismo tiempo que disminuyó la radiación hasta las 19 horas siendo levemente mayor la temperatura interna (26,5 °C) con relación a la externa (25,9 °C). La temperatura a las 18 horas una vez la radiación llegó a cero, fue mayor en 6 °C con relación a las 6 horas cuando empezó a salir el sol. Estos seis grados

de diferencia fueron disminuyendo lentamente en la noche, siendo levemente mayor en el interior de la CM hasta igualarse a las 24 horas (24,6 °C interior y 24,5 °C exterior).

La humedad relativa del ambiente presentó un comportamiento inverso al de la temperatura y la radiación (figura 4-1), la correlación con la temperatura fue de -0,98 ( $P < 0,01$ ). A las 01 horas, la humedad relativa del exterior e interior fueron iguales (85%) y aumentaron hasta las 6 horas donde alcanzaron su valor máximo 97% al exterior y 91% al interior de la CM. Una vez apareció la luz del día, los contenidos de humedad disminuyeron en mayor proporción en el exterior, llegando a su nivel más bajo a las 15 horas (49,6%) y a las 14 horas en el interior (51,7%).

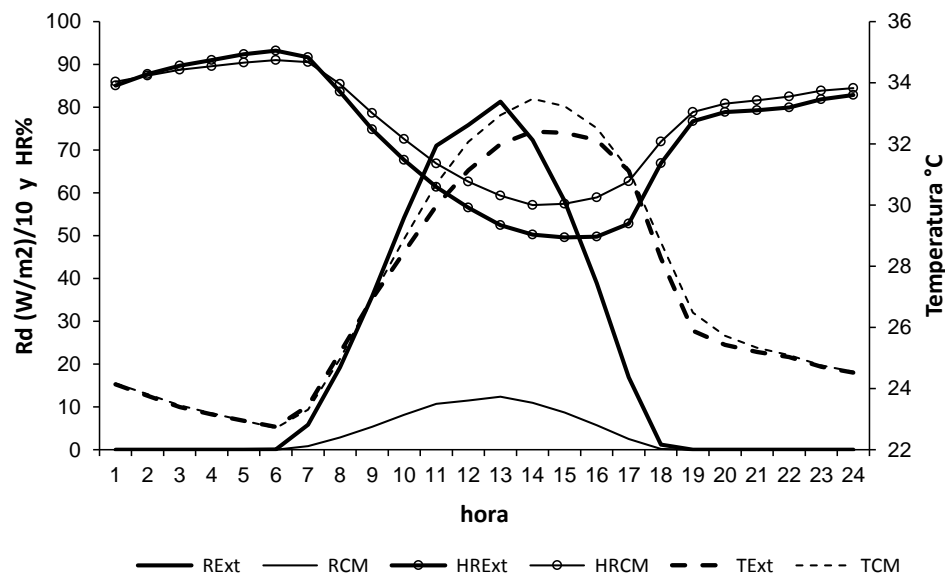


Figura 4-1. Comportamiento diurno de la temperatura (°C), humedad relativa (HR, %) y radiación (Rd, w/m<sup>2</sup>) al exterior (Ext) e interior (int.) de la casa de mallas (CM). Para efectos de escala Rd se divide en 10.

En horas de la tarde al disminuir la radiación transmitida y la temperatura, la humedad empezó a aumentar de manera más rápida hasta las 19 horas, siendo mayor en el interior de la CM (78,6%) con relación al exterior (76,8%), este aumento continuó, pero más lentamente hasta después de las 24 horas (01 y 02 horas del día siguiente), momento en el cual se igualaron ambos contenidos de humedad (85,7%).

Los valores y tendencias encontrados son semejantes a lo planteado por Allen et al. (2006) ya que el clima externo es generado por la interacción estos tres factores (Rd, Temperatura, y HR), la energía solar es absorbida por la atmósfera circundante, la cobertura vegetal y el suelo, estos re-emiten radiación en forma de calor (radiación de onda

larga) que en conjunto, elevan la temperatura del aire. Paralelamente tanto la radiación solar como la temperatura del aire circundante, generan la energía necesaria para la remoción del agua en forma de vapor de la superficie expuesta al exterior de la CM. La tendencia y las diferencias entre el ambiente interno y externo a la CM fueron similares a los obtenidos por Medina et al. (2010); Arellano et al. (2006); Jaimez et al. (2005) y Gutiérrez et al. (2002) aunque no llegaron a ser iguales en los valores máximos debido a la ventilación natural que tiene la CM con relación a un invernadero.

En ambientes controlados el microclima generado, es el resultado de la interacción entre la infraestructura y el ambiente exterior (Gutiérrez et al., 2002; Medina et al., 2010). De la radiación solar que llega a la cubierta superior de la CM una parte es reflejada, otra es absorbida por la cubierta, la cual calienta la parte superior y la infraestructura, la restante es transmitida al interior de la casa de malla. De esta energía transmitida, una parte calienta el suelo y otra parte es utilizada en los procesos fisiológicos de las plántulas de cacao. Las partes internas de la CM y el piso, una vez se calientan emiten radiación de onda larga que al llegar a la cubierta superior es reflejada nuevamente hacia el interior de la CM. Este intercambio simultáneo de energía entre las superficies calentó el aire al interior por convección natural.

La humedad relativa al interior de la CM estuvo influenciada por la evapotranspiración de las plántulas y la evaporación del suelo, al respecto Tany (2013) plantea que la interacción simultánea de transferencia de energía entre la radiación y la temperatura influye en el poder evaporativo de la atmósfera interna de un ambiente cubierto. Los contenidos de humedad al medio día alcanzan los valores más bajos, debido a que a esa hora también se alcanzan las temperaturas más altas, en horas de la tarde una vez empieza a disminuir la radiación, el ambiente se hace más húmedo con relación a las horas de la mañana, al mantenerse la evapotranspiración y disminuir la temperatura del ambiente interno.

#### ▪ **Déficit de presión de vapor y potencial hídrico de la atmósfera**

El DPV y el  $\Psi_a$  al interior de la CM fueron dependientes de las condiciones micro climáticas (Figura 4-2). El DPVCM tuvo un comportamiento similar y altamente correlacionado con la TCM 0,97 ( $P < 0,01$ ). El comportamiento del  $\Psi_{aCM}$  fue similar al de HRCM (tabla 4-5), presentando una correlación del 0,99 ( $P < 0,01$ ).

Los valores promedio de DPV durante el experimento al interior de la CM fueron relativamente bajos con relación al ambiente exterior, los valores promedio máximos diurnos estuvieron cercanos a 2,2 kPa a las 14 horas y se presentaron con un retraso de una hora con relación al punto de mayor radiación a medio día (13 horas); estos valores inciden en el cierre normal de estomas que se debería presentar, puesto que el cacao se satura con muy baja radiación solar y a DPV entre el aire y la hoja cercanos a 1,8 kPa (De Almeida y Valle, 2007a).

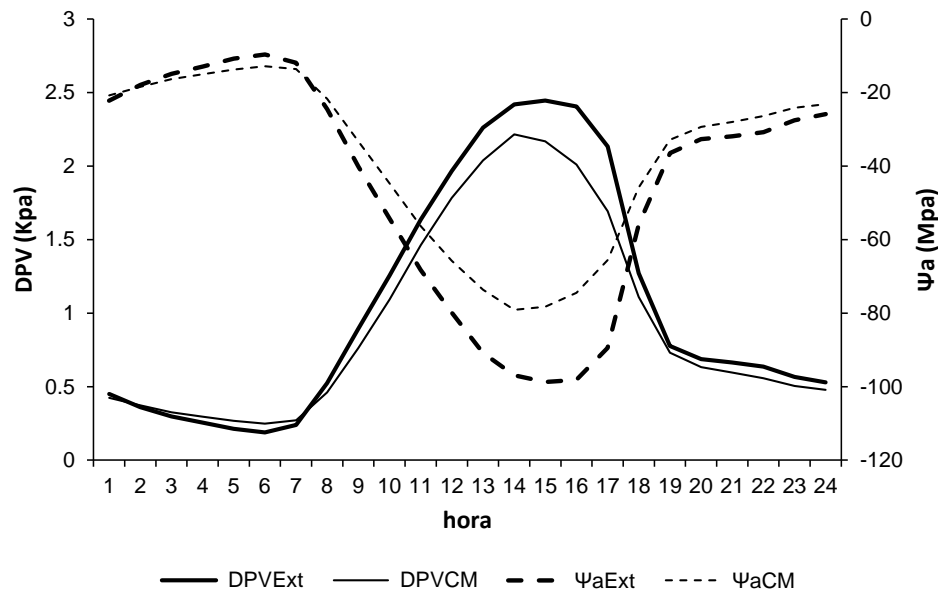


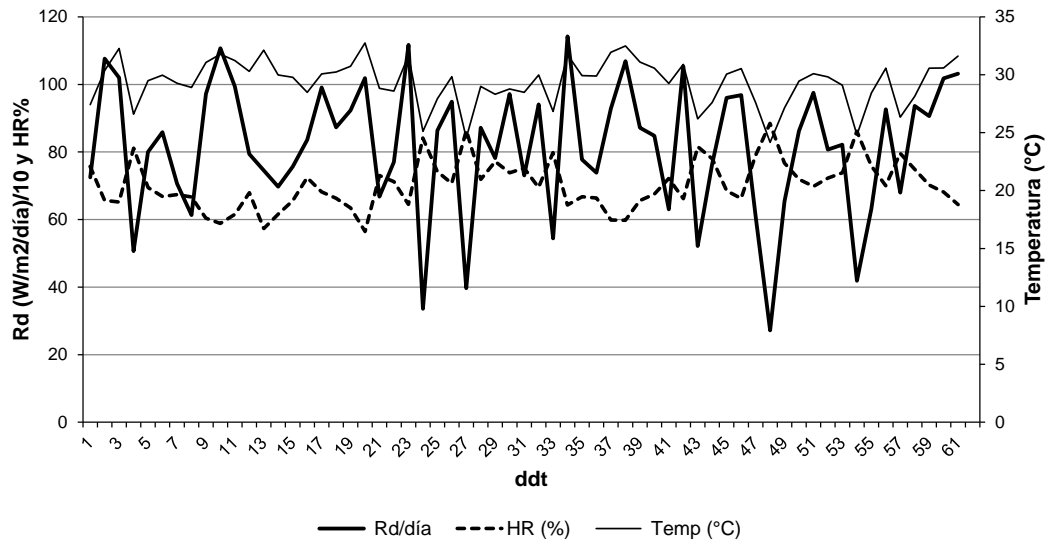
Figura 4-2. Comportamiento diario de las variables déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_a$ ) al exterior (Ext) e interior de la CM.

Las figuras 4-3 A-B muestran el comportamiento de las variables climáticas (promedios diarios) durante los 60 días que duró el ensayo. La Radiación al interior de la CM presentó un rango de variación entre 600 y 1000  $w/m^2$  valores promedio diario a partir de datos horarios<sup>4</sup>. Fuera de este rango tan solo las lecturas de 7 días presentaron valores promedio inferiores al rango y cuatro días con valores promedio superiores al rango. Estos valores se presentaron de manera alterna, sin que más de dos lecturas continuas presentaran

<sup>4</sup> Para la determinación de la cantidad de radiación diaria se integró la curva diaria por el método del trapecio, empleando la siguiente ecuación:  $Rd = \sum_n^{n+1} [(R_n + R_{n+1}) * (T_{n+1} - T_n)] / 2$   
 Guevara, V. S. (2003). Estimación de la radiación solar. (C. P. D. I. S. Y. C. D. Ambiente, ed.), 12p. UNATSABAR - CEPIS/OPS, Lima (Perú).

valores por fuera del rango promedio, lo que permitió conservar la división del comportamiento climático con baja o alta radiación promedio.

A



B

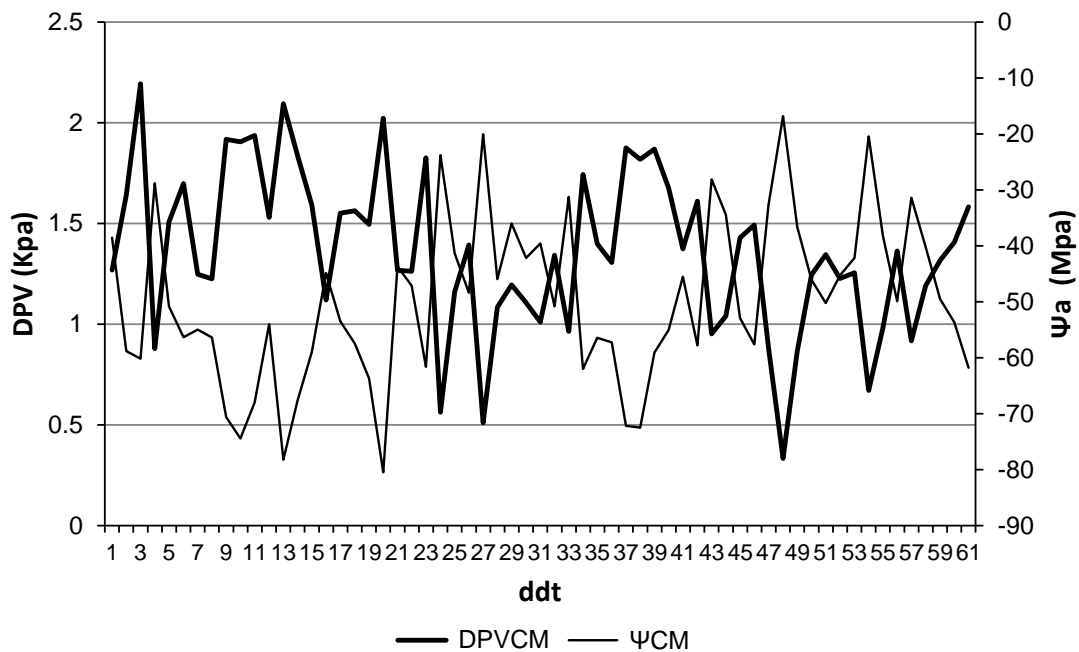


Figura 4-3. A) Comportamiento de la radiación (Rd), temperatura (°C) y humedad relativa (HR). B) Déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico ambiental ( $\Psi_a$ ) al interior de la casa de mallas (CM) durante el periodo de evaluación. Los datos corresponden a datos promedio diarios.

Se encontró alta correlación entre los datos promedio durante el día de las tres variables climáticas (tabla 4-5); al analizar el tipo de relación que existió a través del tiempo, los

datos promedio de radiación transmitida al interior de la CM no se ajustaron a un modelo en particular con los datos de temperatura y humedad relativa. Para determinar el tipo de relación existente se graficó la radiación, la temperatura y la humedad relativa a partir de los datos puntuales.

Tabla 4-5. Correlación entre las variables ambientales al exterior e interior de la casa de mallas (CM).

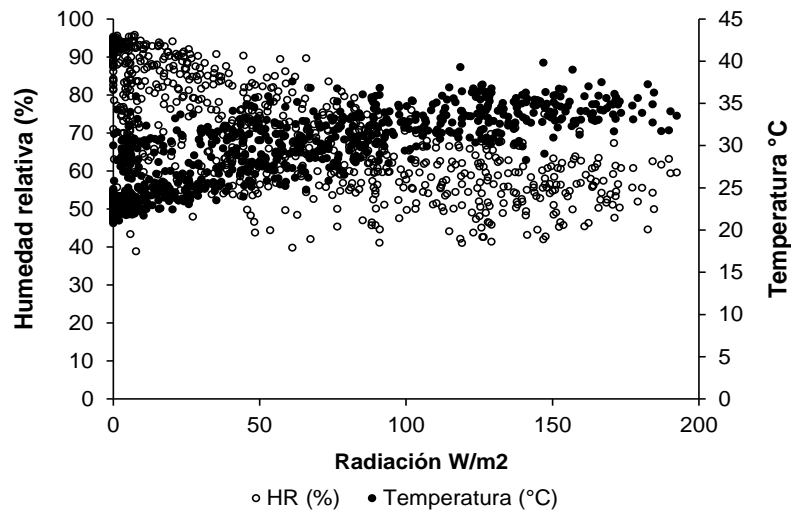
Variable	AMBIENTE EXTERIOR					AMBIENTE CM					SUSTRATO	
	RADA	TA	HRA	DPVA	$\Psi_a$ A	RADCM	TCM	HRCM	DPVCM	$\Psi_a$ CM	CVA	TpS
<b>RADA</b>	1.00											
<b>TA</b>	<b>0.78</b>	1.00										
	<.0001											
<b>HRA</b>	<b>-0.69</b>	-0.96	1.00									
	<.0001	<.0001										
<b>DPVA</b>	<b>0.74</b>	<b>0.98</b>	-0.98	1.00								
	<.0001	<.0001	<.0001									
<b><math>\Psi_a</math> A</b>	<b>-0.69</b>	-0.96	0.99	-0.99	1.00							
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001								
<b>RADCM</b>	<b>1.00</b>	0.78	-0.69	0.74	-0.69	1.00						
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001							
<b>TCM</b>	<b>0.82</b>	0.98	-0.94	0.96	-0.94	<b>0.82</b>	1.00					
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001						
<b>HRCM</b>	<b>-0.76</b>	-0.96	0.97	-0.97	0.97	<b>-0.76</b>	-0.97	1.00				
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001					
<b>DPVCM</b>	<b>0.80</b>	0.96	-0.94	0.97	-0.96	<b>0.80</b>	<b>0.97</b>	-0.98	1.00			
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001				
<b><math>\Psi_a</math>CM</b>	<b>-0.77</b>	-0.96	0.96	-0.98	0.97	<b>-0.77</b>	-0.97	<b>0.99</b>	-0.99	1.00		
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001			
<b>CVA</b>	0.08	0.15	-0.25	0.24	-0.26	0.08	0.12	-0.21	0.20	-0.22	1.00	
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		
<b>TpS</b>	<b>0.67</b>	0.95	-0.93	0.95	-0.94	<b>0.67</b>	0.94	-0.94	0.94	-0.94	0.19	1.00
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	

RADA: Radiación ambiente; TA: temperatura ambiente; HRA: humedad relativa ambiente; DPVA: déficit de presión de vapor ambiente;  $\Psi_a$  A: potencial hídrico atmósfera externa; RADCM: radiación CM; TCM: temperatura CM; HRCM: humedad relativa CM; DPVCM: déficit de presión de vapor en CM;  $\Psi_a$ CM: potencial hídrico ambiente CM; CVA: contenido volumétrico de agua en el sustrato; TpS: temperatura del sustrato.

En la figura 4-4 se observa alta la dispersión y variabilidad de los datos medidos a intensidades de radiación cercanas a cero; está dispersión fue disminuyendo a medida que se presentó el valor máximo de radiación hacia el mediodía. Los resultados no concuerdan con lo hallado por Jaimez et al. (2007) quien encontró una relación directa entre temperatura y humedad relativa, la explicación radica en la diferencia que existe en el comportamiento de las dos variables durante las horas de la mañana o de la tarde (identificados previamente en el comportamiento diurno ver grafica 4-1 anteriormente

citada). En la figura 4-4B se promediaron los valores de los 60 días para las horas comprendidas entre las 6:00 am y las 6:00 pm, allí se observó con más claridad las diferencias encontradas, las cuales estuvieron principalmente en los valores de la temperatura y la humedad relativa, en horas de la mañana y en horas de la tarde con igual intensidad lumínica.

**A**



**B**

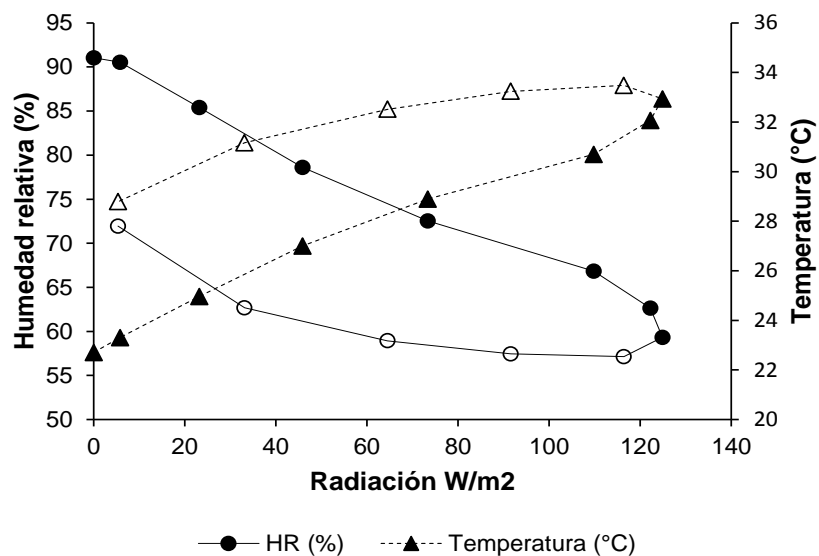


Figura 4-4. A) Correlación entre la Radiación, la temperatura y la humedad relativa al interior de la casa de mallas (CM). Datos puntuales diurnos (06:00 am a 06:00 pm). B) Cada punto es el promedio de 60 observaciones. Marcador solido hora de la mañana, marcador sin relleno hora de la tarde.

La temperatura en horas de la mañana fue aumentando hasta un máximo cercano a la máxima irradiancia, posteriormente fue disminuyendo, pero no en la misma proporción que aumentó, de manera que al atardecer la diferencia de temperatura con relación al amanecer fue mucho mayor y cercana a 6 °C con valores de irradiancia similares. Igual sucede con la humedad relativa pero de manera inversa, en horas de la mañana fue disminuyendo hasta valores inferiores que coincidieron con el valor máximo de radiación y temperatura. Posteriormente aumentó a medida que disminuyó la irradiancia y la temperatura, pero lo hicieron de manera más lenta, en comparación a la velocidad de disminución antes del mediodía, por lo que al atardecer los valores de humedad relativa fueron menores a los del amanecer en un 20% aproximadamente. La cobertura superior de la CM disminuye la energía radiante con el transcurso del día, como de ella depende la temperatura y la humedad relativa, se presenta una transferencia de energía e interacciones entre los diversos componentes de la estructura de la CM producto del intercambio del calor, que afectan la estabilidad de la densidad del aire, vapor de agua y otros gases entre el dosel de las plántulas y la cobertura superior de la CM (Tanny, 2013). En la Figura (4-5) se observan los datos obtenidos en los 60 días del experimento, con el fin de representar la relación inversa y lineal entre temperatura y humedad relativa, la cual coincide con los resultados de Jaimez et al. (2005) quienes estudiaron las condiciones del microclima en un invernadero y el intercambio gaseoso en plantas de pimentón (*Capsicum annuum*).

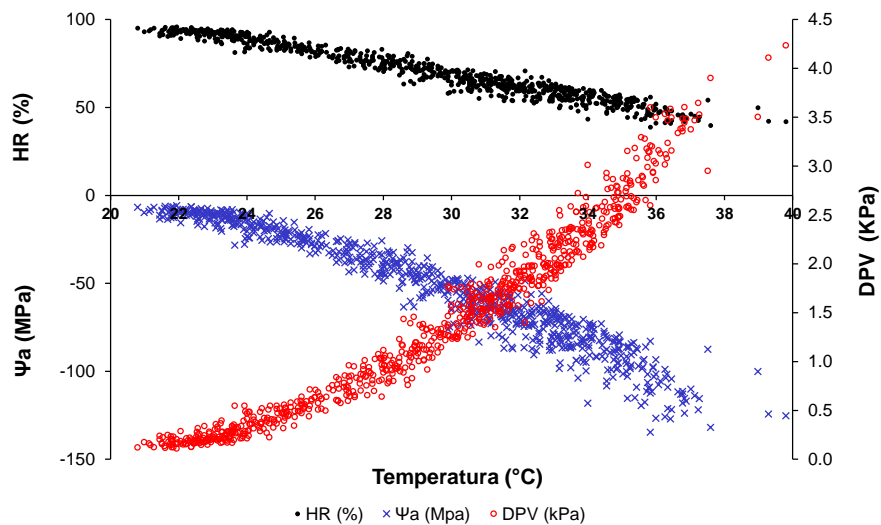


Figura 4-5. Correlación entre la temperatura, la humedad relativa (HR, %), el déficit de presión de vapor (DPV) y el potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi_a$ ) para el periodo comprendido entre las 06:00 am y 06:00 pm. Datos originales obtenidos durante los 60 días de evaluación.

Excluyendo la radiación, los modelos de correlación entre temperatura, humedad relativa, DPV y  $\Psi_a$  al interior de la CM, fueron más precisos. Se observa la relación directa de la temperatura con el DPV e inversa con el  $\Psi_a$ , en ambos casos es de tipo cuadrático.

(HR) $y = 167.37 - 3.3025X$	$r^2 = 0.9521$	$P < 0,001^{**}$
( $\Psi_a$ ) $y = 0.193 + 3.5648X - 0.1786X^2$	$r^2 = 0.9432$	$P < 0,001^{**}$
(DPV) $= 3.150 - 0.3449X + 0.0095X^2$	$r^2 = 0.9748$	$P < 0,001^{**}$

A medida que aumentó la temperatura, la humedad relativa disminuyó de manera lineal decreciente. El  $\Psi_a$  disminuyó de manera cuadrática, fue más lento en los primeros 25 °C, a partir de este valor, disminuyó rápidamente hasta los 39 °C. El DPV tuvo una relación de tipo cuadrático creciente, el valor de 1 kPa se obtuvo alrededor de 30 °C. En los días con temperaturas superiores a 30 °C y humedad relativa por debajo del 60% el valor aumentó para llegar a un máximo entre 3,5 y 4,24 kPa con las temperaturas máximas alrededor de 40 °C. Estos valores fueron superiores a los óptimos para el cacao según los reportes de, De Almeida y Valle (2007b), presentándose probablemente choque térmico al medio día con los valores máximos de temperatura.

Lorenzo et al. (2003) reportan que es normal en ambientes controlados que se presenten grandes variaciones en el DPV en los días de alta radiación, especialmente en las etapas iniciales del cultivo y pueden alcanzar valores próximos a 5 kPa. El contenido de humedad de la atmósfera incide sobre: el turgor celular, la expansión foliar, la transpiración del cultivo, la absorción de nutrientes, la producción de masa seca, el crecimiento y el desarrollo aéreo y radicular de la planta. Al respecto, Camejo et al. (2005) manifiestan que el aumento de la temperatura entre 5 y 10 °C por encima del óptimo puede producir un impacto notable sobre fotosíntesis neta, aunque existen diferencias notables entre genotipos tolerantes y sensibles al estrés térmico por alta temperatura, en estos últimos, se ha observado reducción de la fotosíntesis neta asociada a alteración del Fotosistema II y al daño en la membrana tilacoidal. Para el caso de tomate en invernadero, De Pascale y Stanghellini (2011) encontraron que cuando se superan los valores óptimos de temperatura, la pérdida de producción potencial depende en gran medida del tiempo de exposición a las altas temperaturas y concluyeron que la fase reproductiva es más sensible al exceso térmico que la fase vegetativa.

### 4.3.2 Microclima y evapotranspiración

Se determinó la pérdida de agua por evapotranspiración para cada uno de los clones, a partir del seguimiento detallado de los contenidos de humedad en las UE pertenecientes al tratamiento del 10% de CVA. Paralelamente Se analizó las condiciones microambientales al interior de la CM.

Como se describió anteriormente, desde las 06:00 horas la radiación solar transmitida hacia el interior de la CM a través de la cobertura, proporcionó la energía para aumentar la temperatura del ambiente, el piso de la CM y el sustrato en las UE. A medida que se incrementaba la radiación, la temperatura ambiente también aumentaba y disminuía la humedad relativa al igual que el potencial hídrico atmosférico al interior de la CM ( $\Psi_a$ CM). La temperatura del sustrato (TpS) y la temperatura ambiente en la CM (TaCM) fueron similares a las 7:00 horas y TpS fue aumentando a medida que aumentaba la radiación, pero sus valores fueron menores a TaCM. Los valores de TaCM y TpS fueron nuevamente iguales a las 13:00 horas (33 °C). A partir de esta hora, TpS fue mayor a TaCM alcanzando su máximo valor (35 °C) a las 15:00 horas. A partir de este valor, TpS continuó disminuyendo y sus valores fueron superiores a TaCM hasta las 7:00 horas. A partir de las 14:00 horas, la energía en términos de calor adquirida por el suelo, aumentó su temperatura por encima de la temperatura ambiental entre 2 y 4 °C hasta las 7:00 horas del día siguiente (figura 4-6A). El contenido de agua (CVA) a 20 cm de profundidad aumentó en relación inversa y proporcionalmente a  $\Psi_a$ CM. Esta variación en el CVA indica la pérdida de agua del suelo por transpiración a través de las plántulas de cacao y por evaporación del sustrato expuesto en las bolsas que hacían parte de las UE. La estrecha relación inversa con la humedad relativa indica que la tasa de evapotranspiración en las UE evaluadas, depende del grado de saturación de humedad de la atmósfera interna  $\Psi_a$ CM. Entre las 06:00 y las 18:00 horas se presenta la mayor dinámica de evapotranspiración (figura 4-6B).

El  $\Psi_a$ CM, DPVCM y TpS presentaron alta correlación con los CVA del sustrato (anexo 4-3). Una atmósfera más cálida y seca influye más en la pérdida de agua en el sustrato, que el efecto directo de la temperatura del suelo. El agua migra desde las partes bajas del sustrato reemplazando el agua perdida en cada UE por encima de los 20 cm del suelo, debido al flujo de masas dado por la evaporación del sustrato y la transpiración en la planta.

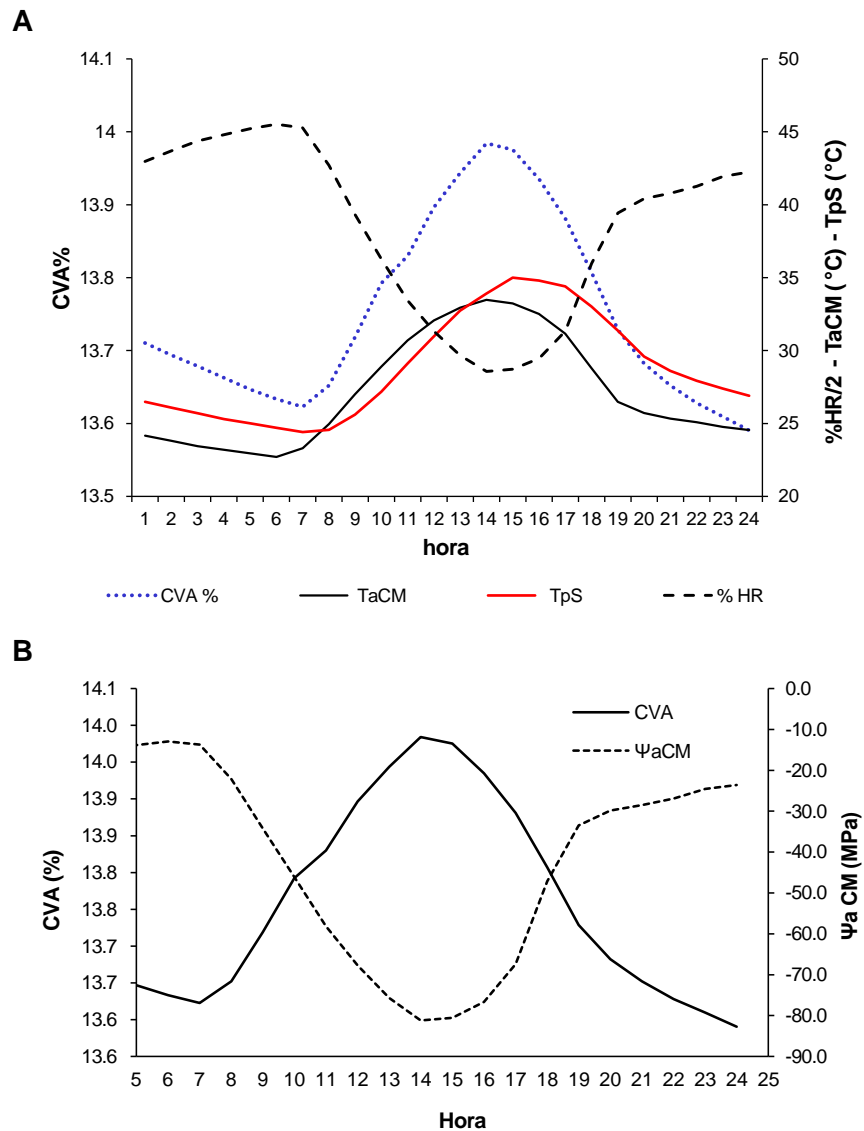


Figura 4-6. A) Variables microclimáticas al interior de la CM, temperatura ambiente (TaCM), temperatura del sustrato (TpS), humedad relativa (HRCM, %) y contenido volumétrico de agua en el suelo (CVA, %). B) potencial hídrico de la atmósfera en la casa de mallas ( $\Psi_{aCM}$ ) y CVA%. Cada dato es la media de 60 valores.

En la figura 4-7 se observa los valores de conductancia estomática, como referencia de la pérdida de agua a través de los estomas. La RFA incidió en la apertura de estomas y el bajo  $\Psi_{aCM}$  ejerció una mayor tensión sobre las moléculas de agua en la cámara subestomática de las hojas, aumentó el flujo transpiratorio a través de estos, aumentando la conductancia estomática ( $CMOL_p$ ) de 114,8 a 241,2  $mmol.m^{-2}.s^{-1}$ .

La tensión ejercida por una atmósfera seca hacia el mediodía se fue aplicando a la columna de agua a través de los vasos conductores hasta llegar al suelo. Después de las 13:00 y

hasta las 18:00 horas se invierte el proceso, al disminuir la RFA la planta cierra sus estomas disminuyendo la  $CMOL_p$  hasta  $40,6 \text{ mmol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

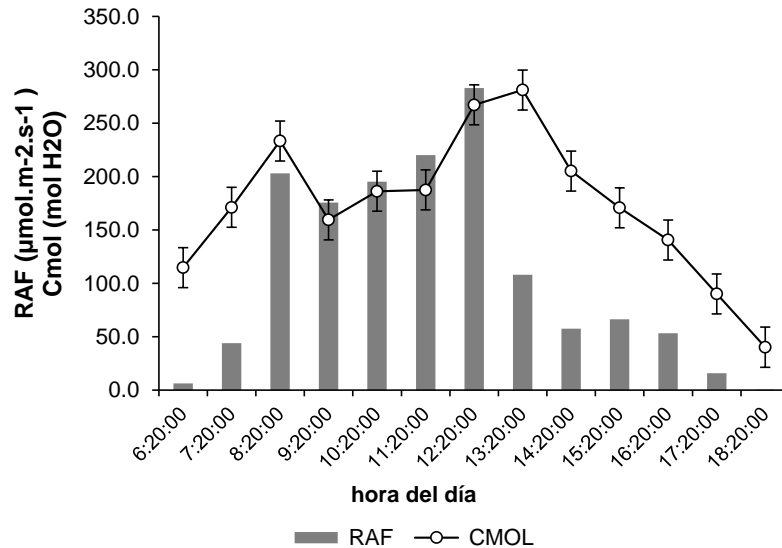


Figura 4-7. Relación diurna entre Radiación fotosintéticamente activa (RFA) y Conductancia estomática en condiciones de casa de mallas (CM). Lectura hecha con luz natural en el tratamiento del 25% de humedad volumétrica del sustrato equivalente a capacidad de campo.

Al aumentar la humedad relativa disminuye la pérdida de humedad del suelo. Durante el ensayo, las temperaturas del suelo superiores a  $30^{\circ}\text{C}$  se presentaron entre las 12:00 y las 19:00 horas, momento en el cual disminuye la evapotranspiración. De acuerdo a lo encontrado por Amorim y Valle (1992) es de particular importancia para trabajos en CM considerar la temperatura del suelo entre  $30$  y  $40^{\circ}\text{C}$  porque afecta la resistencia al flujo transpiratorio en todos los estados de desarrollo de hojas de plántulas de cacao, lo que altera de manera importante la transpiración.

La pérdida de agua por evapotranspiración y el agotamiento del agua disponible en el sustrato en las UE evaluadas se observa en la figura 4-8. La limitante en la evapotranspiración es el contenido de humedad de las bolsas de las UE el cual fue medido como contenido volumétrico de agua (CVA); los factores micro climáticos influyen permanentemente sobre el sistema suelo-agua-planta disminuyendo continuamente el CVA hasta niveles en los cuales el agua disponible se va agotando en el tiempo. Estos resultados concuerdan con lo planteado por Allen et al. (2006).

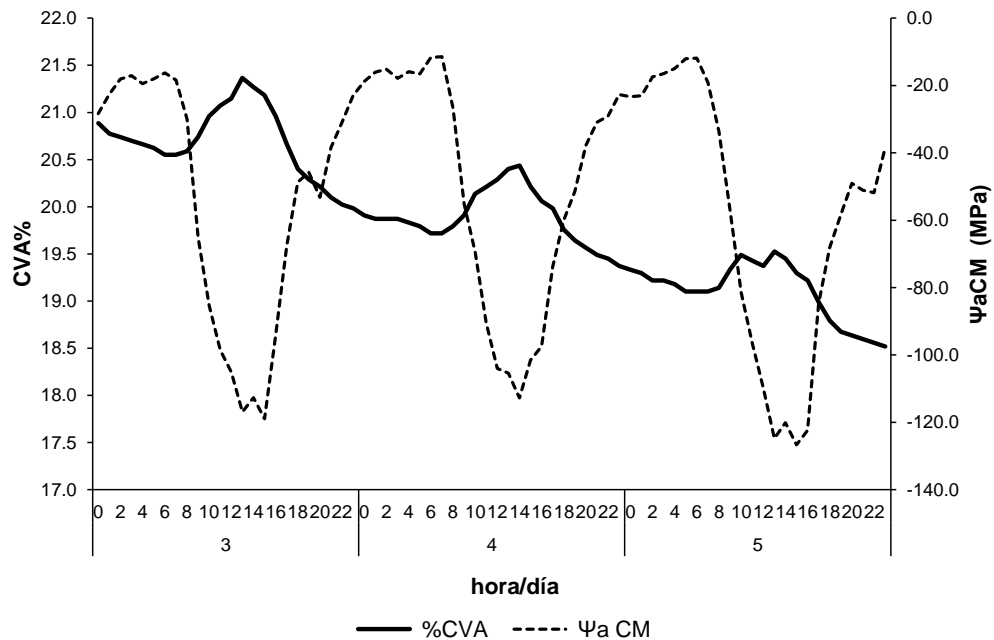


Figura 4-8. Disminución del contenido de agua en el suelo (CVA, %) durante tres días seguidos, por efecto de las condiciones micro ambientales, se representa el papel del potencial hídrico de la atmósfera en la casa de mallas ( $\Psi_a$ CM). Mediciones continuas por tres días.

En la Figura (4-9) se observa la velocidad con que el agua disponible en el sustrato las unidades experimentales, que una vez saturadas (30% de CVA) se dejaron evapotranspirar hasta alcanzar el 10% de CVA en el sustrato. Se grafica los valores correspondientes a los contenidos volumétricos de agua a capacidad de campo (CC) y punto de marchitez permanente (PMP) obtenidos para el sustrato con la técnica de las ollas de Richrard. El modelo fue potencial decreciente para cada uno de los clones y describe la pérdida de agua a través del tiempo. En este modelo de evapotranspiración diario, el cual sigue el ritmo alterno diurno observado en la figura 4-8, el agua gravitacional de evacuación rápida (agua sujeta a drenaje por efecto de la gravedad) se pierde en el primer día para los tres clones. En las unidades experimentales de los clones ICS60 e ICS95 el agua del suelo se pierde rápidamente hasta llegar a capacidad de campo (25% de CVA) a los tres días, en las UE del clon CCN51 el agua disponible alcanza valores de capacidad de campo en un tiempo de 5 días. Lo que hace pensar que el clon CCN51 evapotraspira menos que los clones ICS60 e ICS95.

En los primeros 7 días se consume el agua capilar de evacuación lenta y en los primeros 15 días se ha evapotranspirado casi toda el agua capilar para los tres clones. El clon ICS95 alcanza los valores de punto de marchitez permanente (PMP) equivalente al 10% de CVA

del sustrato, a los 22 días y los clones ICS60 y CCN51 a los 37 días. Con el transcurso del tiempo la velocidad de pérdida de agua disminuye, debido a la disminución de los contenidos volumétricos de agua disponible en el sustrato y al papel que ejercen los coloides y la matriz del sustrato que retienen las moléculas de agua.

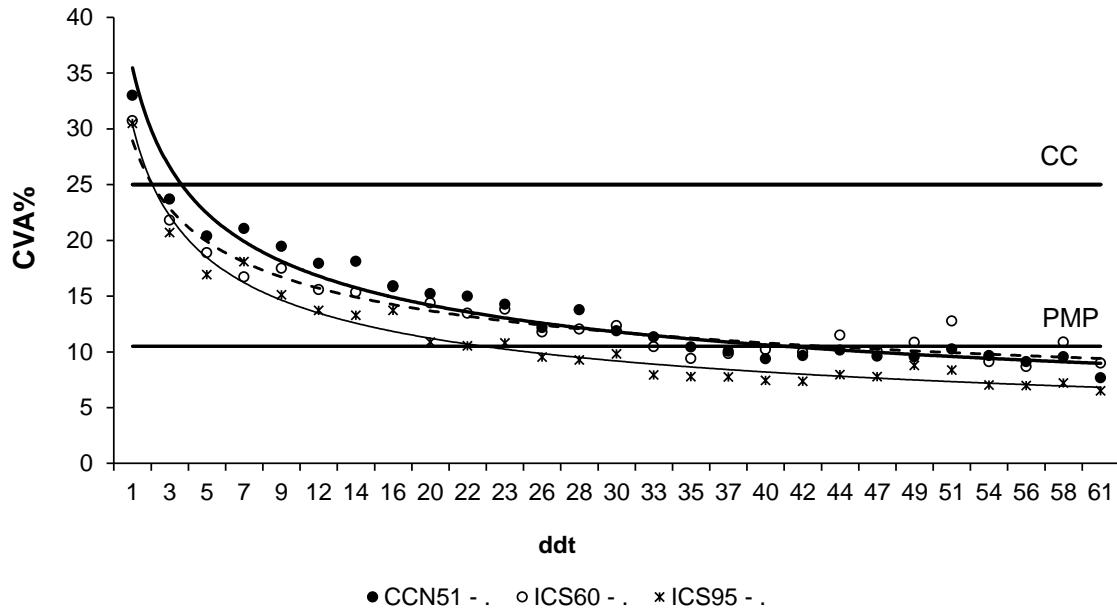


Figura 4-9. Perdida del agua disponible en el sustrato utilizado para la experimentación por evapotranspiración. Lecturas del contenido volumétrico (CVA, %) tomadas en los primeros 20 cm de cada contenedor durante la estandarización del tratamiento de 10% de humedad del sustrato.

**CCN51:**  $CVA = 35.48(ddt)^{-0.41}$        $r^2 = 0.950$       ( $P < 0,0001$ )

**ICS60:**  $CVA = 28.94(ddt)^{-0.34}$        $r^2 = 0.907$       ( $P < 0,0001$ )

**ICS95:**  $CVA = 30.36(ddt)^{-0.45}$        $r^2 = 0.960$       ( $P < 0,0001$ )

Los resultados indican que el clon ICS95 presenta menor resistencia al flujo del agua con relación a los clones ICS60 y CCN51, este clon puede contar con mecanismos físicos o bioquímicos que contrarrestan la tensión con la cual el sustrato retiene el agua, lo que le puede permitir mantener un potencial de presión positivo a medida que va disminuyendo los potenciales hídricos del suelo. Los resultados concuerdan en la tendencia y el modelo de pérdida de humedad del sustrato, con los resultados y tendencias encontrados por Reyes (2012) al evaluar la pérdida de agua por evaporación (sustrato solo) y evapotranspiración (sustrato y plántulas) en dos tipos de suelos en casa de mallas, encontrando que la velocidad de secamiento de los dos suelos por evapotranspiración se

incrementó debido a la actividad transpiratoria en plántulas de *Elaeis guineensis* jacq con relación a la pérdida de humedad del suelo por evaporación.

### 4.3.3 Potencial hídrico de la hoja

No se encontraron diferencias estadísticas entre los clones evaluados. Para los tratamientos de contenidos de humedad del sustrato (CVA) se presentaron diferencias estadísticas ( $p < 0,01$ ). Las diferentes condiciones de disponibilidad hídrica impuesta tuvieron un efecto directo en la disminución del potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_f$ ). Los tratamientos tanto de déficit hídrico (10% y 20% de CVA) como de exceso hídrico (30% CVA) provocaron un  $\Psi_f$  menor (más negativo) que el obtenido en las plántulas con el tratamiento del 25% de CVA, equivalente a capacidad de campo. La tendencia de los valores de  $\Psi_f$  con relación a los CVA% fue de tipo cuadrático (fig. 4-14).

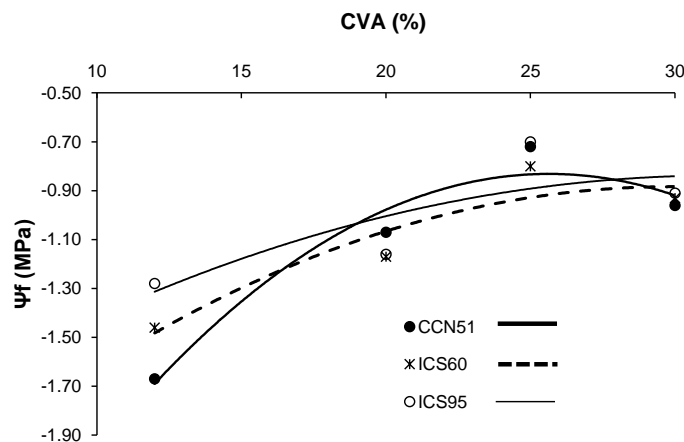


Figura 4-10. Tendencia del potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_f$ ) en los tres clones evaluados como respuesta a cuatro contenidos de agua en el suelo (CVA, 10%, 20%, 25% y 30%).

$$\text{CCN51: } \Psi = - 2.8318 + 0.1423\text{CVA} - 0.0026\text{CVA}^2 \quad r^2 = 0.87$$

$$\text{ICS95: } \Psi = - 2.0736 + 0.0782\text{CVA} - 0.0012\text{CVA}^2 \quad r^2 = 0.67$$

$$\text{ICS60: } \Psi = - 2.5572 + 0.1121\text{CVA} - 0.0019\text{CVA}^2 \quad r^2 = 0.88$$

El  $\Psi_f$  varió dependiendo del contenido de agua en el suelo, el valor más bajo a la variación del CVA fue para el tratamiento con mayor déficit de agua en el suelo (10% CVA). El clon CCN51 presentó los menores valores de  $\Psi_f$  (-1,7 MPa) le siguió ICS60

(-1,5 MPa) e ICS95 (-1,3 MPa). A medida que aumentó el CVA lo hizo el  $\Psi_f$  hasta alcanzar los valores más altos (-0,7 a -0,8 MPa) con el 25% de CVA. Para el tratamiento con contenidos de agua superiores (30% CVA) el valor del  $\Psi_f$  presentó tendencia a disminuir nuevamente (-0,9 MPa).

#### 4.3.4 Intercambio de gases

Con la finalidad de identificar la hora del día en que la planta presenta los máximos valores de fotosíntesis neta ( $P_n$ ), se midió la  $P_n$  durante tres días desde las 6:00 hasta las 18:00 en el clon CCN51 con condiciones de humedad del suelo a CC (equivalente al 25% de CVA). Los valores de  $P_n$  están altamente correlacionados 0,81 con la RFA ( $P < 0,01$ ) esto se observa en la figura 4-11 donde los valores en  $P_n$  durante el día mantuvieron un valor proporcional a la RFA, al aumentar la radiación aumento la fotosíntesis alcanzándose los máximos valores a las 08:20 am ( $4,8 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) y a las 12:20 pm ( $4,3 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ).

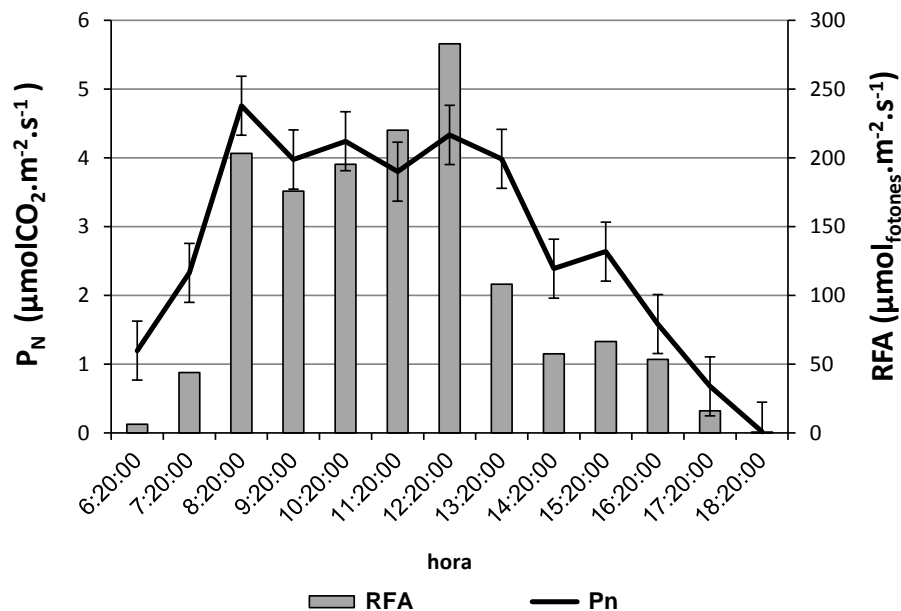


Figura 4-11. Medición diaria de fotosíntesis neta ( $P_n$ ) y radiación fotosintéticamente activa (RFA) en CM para el periodo 6:00 a 18:00 horas en el clon CCN51 en condiciones de humedad del suelo a capacidad de campo (CC). Cada valor es el promedio de tres lecturas con luz natural.

El valor más alto de RFA ( $283 \mu\text{mol}_{\text{fotones}}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ ) se presentaron hacia el mediodía. En horas de la tarde la radiación disminuye y proporcionalmente lo hace  $P_n$  hasta el valor de  $0 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  a las 6:20 pm. Los valores máximos encontrados en  $P_n$  están dentro del rango de los valores reportados por Acheampong (2013), Araque (2012) y Joly (1987) quien

reporta incremento de  $P_n$  entre 1,58 y 4,99  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  en plántulas de cacao sin limitación de agua a intensidades entre 350 y 400  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Aunque la disminución en  $P_n$  se encuentra correlacionada con la disminución de la radiación (anexo 4-4), el patrón diurno no sigue la tendencia normal de  $P_n$  de un valor máximo al medio día característico de una planta sin limitación de agua o sin estrés, tampoco describe la curva característica de dos valores máximos (mañana y tarde), conocida como depresión del medio día de la fotosíntesis. La disminución de la fotosíntesis al medio día, no se presenta en todas las situaciones o momentos de la misma manera (Xu y Shen, 2005), es un fenómeno influenciado por muchos factores, atribuible a una combinación de radiación, temperatura y humedad relativa. La disminución de  $P_n$  se presentó antes del medio día entre las 9 y las 12 horas, disminuyendo posteriormente a partir del mediodía, este comportamiento particular obedece a que la radiación fue interferida por auto-sombreamiento de la misma estructura, de manera tal que no alcanza a distribuir y transmitir la suficiente radiación a través de la cubierta de la CM.

De los valores obtenidos en el comportamiento diurno de  $P_n$ , se deduce que el mejor momento para tomar la fotosíntesis en plántulas de cacao se encuentra entre las 9 y las 11 am.

#### ▪ **Fotosíntesis y transpiración**

Durante los 60 días de evaluación del crecimiento y desarrollo de las plántulas, se tomaron cuatro lecturas de intercambio de gases entre las 09 y las 11 horas. En el anexo 4-5 se presentan los resultados de  $P_n$ ,  $T$ ,  $r_s$  y  $g_s$  a los 18, 34, 49 y 60 días después de iniciado los tratamientos. No se presentaron diferencias estadísticas para los clones evaluados, pero a partir de los 34 ddt los CVA presentaron diferencias estadísticas ( $P < 0,01$ ). La mayor eficiencia en el intercambio de gases se ve claramente que se presenta para los tres clones con CVA del suelo alrededor de capacidad de campo (25%). Cuando el CVA excede este valor (30%) disminuye la eficiencia y el CVA del suelo es inferior (20 y 10%) se ve disminuida la capacidad de transpiración y la asimilación de  $\text{CO}_2$ . Estas diferencias fueron mayores a medida que aumentaba los días de exposición a los tratamientos (Figura 4-12A-D). El tratamiento del 25% de CVA presentó una tendencia de incremento en  $P_n$  con un valor inicial de 4,82  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  y un valor final 6,43  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  a los 60 ddt. El tratamiento del 30% de CVA presentó una leve tendencia al incremento y el tratamiento correspondiente al 20% de CVA no presentó diferencias entre el valor inicial de  $P_n$  y el

valor final, durante los 60 días que duró el experimento se mantuvo entre 4,7 y 5,0  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . En el tratamiento con contenidos de humedad cercanos 10% de CVA Pn disminuyó de 4,6 a 3,56  $\mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

Con el transcurso de los días, a medida que se estabilizaban los tratamientos de disponibilidad hídrica en el suelo, los valores de transpiración reflejaron una tendencia a disminuir (Figura 4-12B) durante el periodo de evaluación con relación al dato inicial (18 ddt), la disminución fue menor en los tratamientos con 20 y 30% de CVA (-9,6 y -16,6%), los tratamientos con 20 y 10% de CVA presentaron una mayor disminución en la transpiración (-25 y -33%). Las Figuras 4-12 C y D indican la disminución de la  $g_s$  y el aumento de la  $r_s$  lo que condujo a una menor tasa de asimilación y transpiración para las plantas a medida que se acentuaba el estrés por exceso (30% de CVA) o déficit (20 y 10% de CVA).

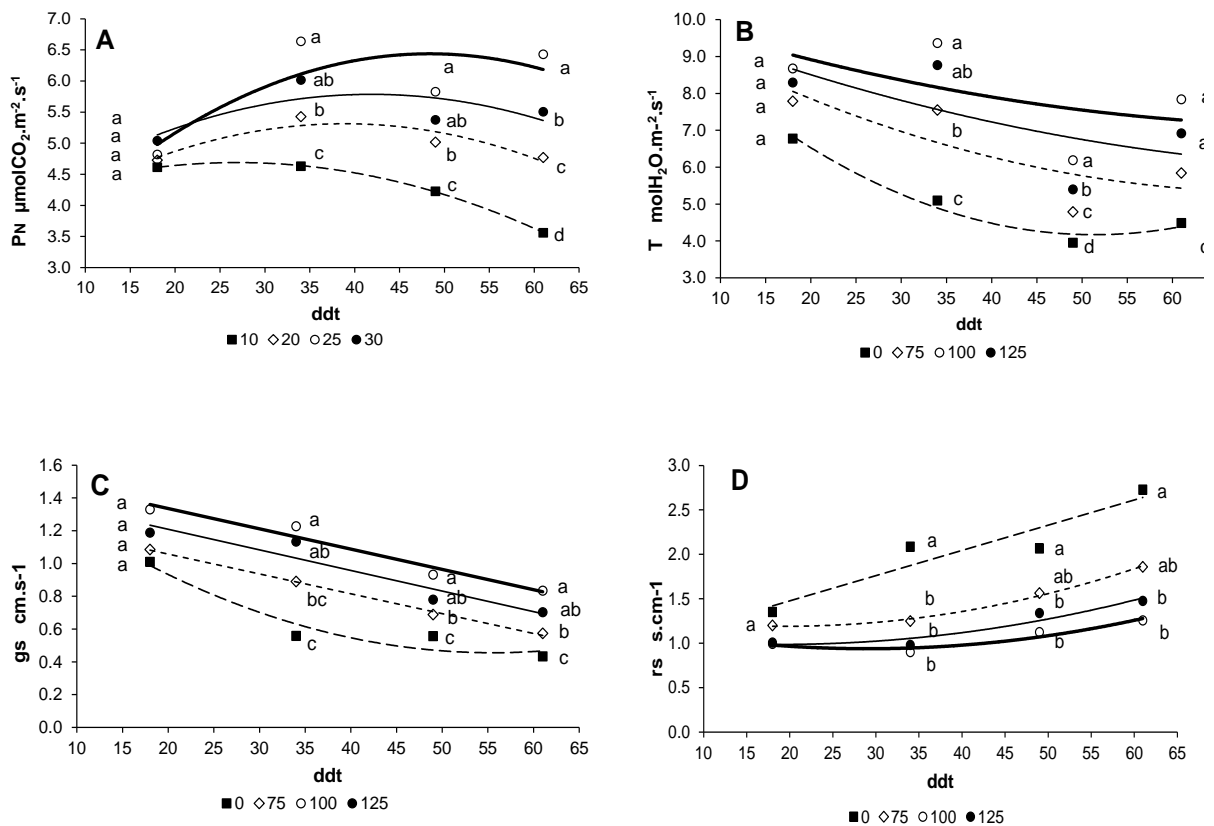


Figura 4-12. Comportamiento de la fotosíntesis neta Pn (A), transpiración T (B), conductancia estomática  $g_s$  (C) y resistencia estomática  $r_s$  (D) de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en CM. Medidas tomadas con luz natural.

Para el cultivo de cacao el contenido de la humedad relativa se le considera como un factor determinante en la abertura estomática y por lo tanto para la asimilación de  $\text{CO}_2$ . Se considera que la abertura estomática es mayor a niveles altos (76 a 89%) y disminuye con valores entre 62 y 39% (Sena et al., 1987b), los valores del DPV diarios tomados entre las 9 y 11 am reflejaron un aumento en sus valores a medida que se aumentaba el tiempo de exposición (figura 4-13). A medida que se acentuaba el efecto de los tratamientos, este efecto es más marcado. La disminución en la transpiración y en la  $g_s$  es atribuible a la reducción en la apertura de las estomas, por aumento en el DPV de 2,1 a 2,7 kPa hacia los 60 días de evaluación.

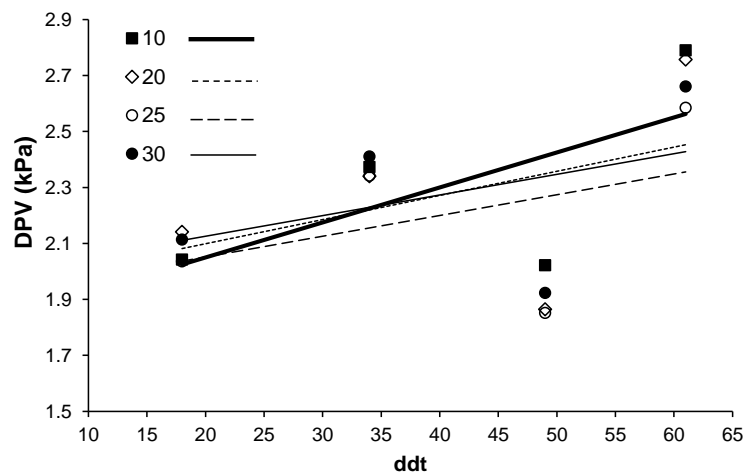


Figura 4-13. Comportamiento del déficit de presión de vapor (DPV) entre el ambiente y la hoja de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en casa de mallas.

El factor climático que más influyó en el intercambio de gases durante los 60 días que duro el experimento fue la RAF. La apertura y cierre estomático estuvo limitada a la luz transmitida a través de la cubierta, pero el calentamiento transmitido por la estructura elevó la temperatura interna de la CM. Los días con mayor radiación y mayor temperatura disminuyeron la humedad relativa y aumentaron el déficit de presión de vapor entre la atmósfera interna de la CM y la cámara subestomática. Como resultado el DPV aumentó afectando la apertura estomática y por lo tanto el intercambio de gases. El efecto del microclima se acentuó fisiológicamente en aquellos tratamientos, donde los CVA afectaron la disponibilidad hídrica en los tejidos disminuyendo de por sí el flujo transpiratorio y posiblemente la activación del cierre estomático por estrés hídrico vía síntesis de ABA. Esta situación indujo a cierres estomáticos tempranos y por lo tanto disminuyeron las tasas de intercambio de agua y dióxido de carbono.

A medida que las plantas estaban sometidos por mayor tiempo al estrés el efecto fue mayor y en el caso del tratamiento con mayor estrés hídrico (10% de CVA) la pérdida de asimilación neta de carbono fue mucho mayor en comparación con los demás tratamientos. Baligar et al. (2008) y Balasimha et al. (1991) encontraron una relación inversa entre DPV y Pn de manera tal que cuando la demanda evaporativa es menor (bajo DPV) Pn es mayor y al aumentar DPV Pn disminuye. Joly y Hahn (1989), encontraron resultados similares en Pn, T, gs y EUA en plántulas de tres cultivares durante tres ciclos recurrentes de sequía. Los resultados concuerdan parcialmente con los resultados encontrados por Hernández et al. (1989) quienes no encontraron variaciones en la T con valores de DPV entre 1 a 1,5 kPa, sin embargo en este caso los valores de DPV fueron mayores (2,0 a 2,3 kPa), con aumentos posteriores, la T disminuye rápidamente al igual que Pn esto se atribuye a rápidas respuestas de reacción de los estomas al incremento en el DPV.

▪ **Intercambio de gases EUA y  $\Psi_f$  al final del experimento**

Al final del experimento (60 ddt) se analizaron los datos de intercambio de gases y potencial hídrico foliar encontrándose diferencias estadísticas ( $P < 0,01$ ) para el factor CVA. Los clones no se presentaron diferencias estadísticas para ninguna de las variables evaluadas (Tabla 4-6).

Tabla 4-6. Comportamiento de Pn, T, rs, gs, EUA y  $\Psi_f$  en tres clones de cacao bajo cuatro condiciones diferentes de disponibilidad hídrica en el suelo en CM. Los valores son medias con  $\pm$  SE y corresponden a la lectura final a los 60 días.

	FACTOR	Pn	T	rs	gs	EUA	$\Psi_f$
CVA%	25 $\Leftrightarrow$ 100%AD	6.43 $\pm$ 0.76a	7.84 $\pm$ 1.31a	1.26 $\pm$ 0.32b	0.83 $\pm$ 0.17a	0.85 $\pm$ 0.21a	-0.77 $\pm$ 0.13a
	30 $\Leftrightarrow$ 125%AD	5.51 $\pm$ 0.70b	6.91 $\pm$ 1.07ab	1.48 $\pm$ 0.32b	0.70 $\pm$ 0.12ab	0.82 $\pm$ 0.19a	-0.96 $\pm$ 0.15b
	20 $\Leftrightarrow$ 75%AD	4.77 $\pm$ 0.80c	5.84 $\pm$ 1.21bc	1.86 $\pm$ 0.51ab	0.57 $\pm$ 0.14b	0.85 $\pm$ 0.24a	-1.15 $\pm$ 0.14c
	10 $\Leftrightarrow$ 0%AD	3.56 $\pm$ 0.71d	4.48 $\pm$ 1.32c	2.73 $\pm$ 1.20a	0.43 $\pm$ 0.17c	0.87 $\pm$ 0.31a	-1.49 $\pm$ 0.26d
CLON	CCN51	5.10 $\pm$ 1.39a	6.21 $\pm$ 1.74a	1.87 $\pm$ 0.92a	0.62 $\pm$ 0.20a	0.86 $\pm$ 0.25a	-1.14 $\pm$ 0.40a
	ICS60	4.96 $\pm$ 1.18a	6.38 $\pm$ 1.79a	1.77 $\pm$ 0.86a	0.66 $\pm$ 0.23a	0.82 $\pm$ 0.20a	-1.11 $\pm$ 0.29a
	ICS95	5.14 $\pm$ 1.34a	6.22 $\pm$ 1.78a	1.85 $\pm$ 0.90a	0.63 $\pm$ 0.21a	0.87 $\pm$ 0.26a	-1.03 $\pm$ 0.25a

a, b, c Medias con diferente letra en la columna presentan diferencias estadísticas de acuerdo a la prueba de Tukey ( $P < 0.01$ ). CVA% n= 20; CLON n=15.

Pn y T aumentaron proporcionalmente con los tratamientos a medida que aumenta la cantidad de agua disponible en el suelo, siguiendo un modelo cuadrático creciente (figuras 4-14 A y B) Pn desde un valor mínimo 3.56  $\pm$ 0.71 en condiciones cercanas a PMP (10%

de CVA) hasta un valor máximo  $6.43 \pm 0.76 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  con contenidos de humedad a CC (25% CVA). A partir de este valor aumentos en la cantidad de agua disponible (30% CVA) no causan incrementos en Pn la cual se estabiliza o tiende a disminuir.

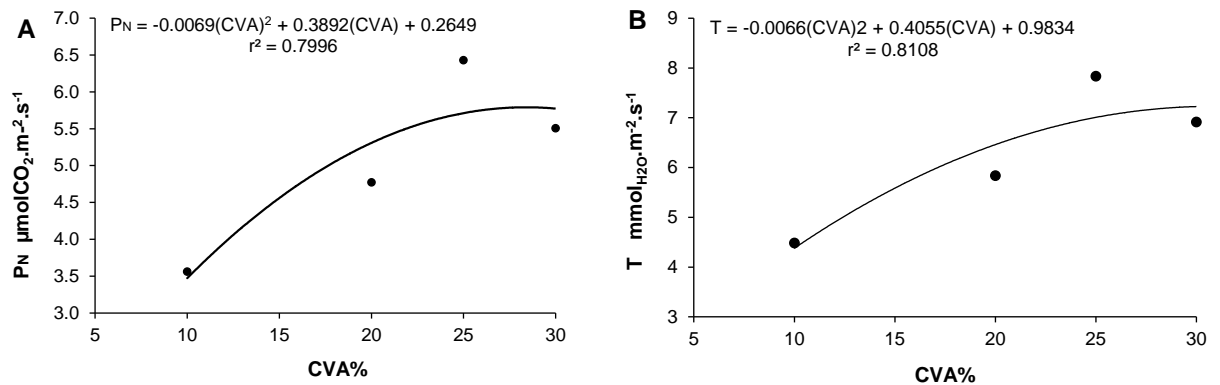


Figura 4-14. Comportamiento de Pn (A) y la T (B) de tres clones de cacao sometidas a cuatro condiciones de agua disponible del suelo en CM. Datos tomados con luz natural.

El incremento final en Pn para el tratamiento con 25% de CVA fue del 80% con relación al tratamiento con 10% de CVA, 34% con relación al 20% de CVA, y del 16% con relación al 30% de CVA.

Para la T las diferencias entre los cuatro niveles de CVA se presentó de manera similar a Pn, los tratamientos con mayores contenidos de humedad en el suelo (25 y 30% de CVA) presentaron los mayores valores  $7.84 \pm 1.31$  y  $6.91 \pm 1.07 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$  con relación a los valores más bajos (20 y 10 % de CVA)  $5.84 \pm 1.21$  y  $4.48 \pm 1.32 \text{ mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ .

El tratamiento de 10% de CVA presentó una disminución final en la transpiración del 74% con relación al tratamiento que no presentó deficiencia hídrica durante todo el experimento (25% de CVA).

La eficiencia en el uso del agua (EUA) no presentó diferencias estadísticas, aunque fue levemente mayor en las plantas estresadas (10% y 20% de CVA) con relación a las no estresadas (Figura 4-15A). A media que se intensifica el estrés la gs disminuye y aumenta la rs (Figura 4-15B).

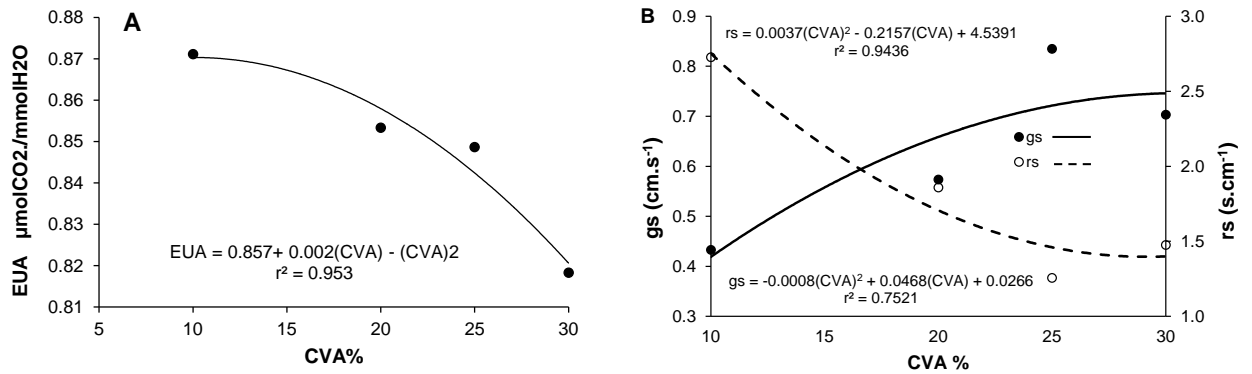


Figura 4-15. Comportamiento de la EUA, la rs y gs de tres clones de cacaos sometidos a cuatro condiciones de agua disponible del suelo. Fuente de luz natural.

Como se vio anteriormente el cierre estomático inducido por el alto DPV fue mucho mayor en los tratamientos de 10 y 20% de CVA. Adicionalmente a partir de los valores el menor potencial hídrico de los tejidos en esos tratamientos (figura 4-16 A y B) se infiere un probable mecanismo de ajuste osmótico, adicional al efecto del DPV que incidieron en el cierre estomático y disminuyeron a su vez la Pn.

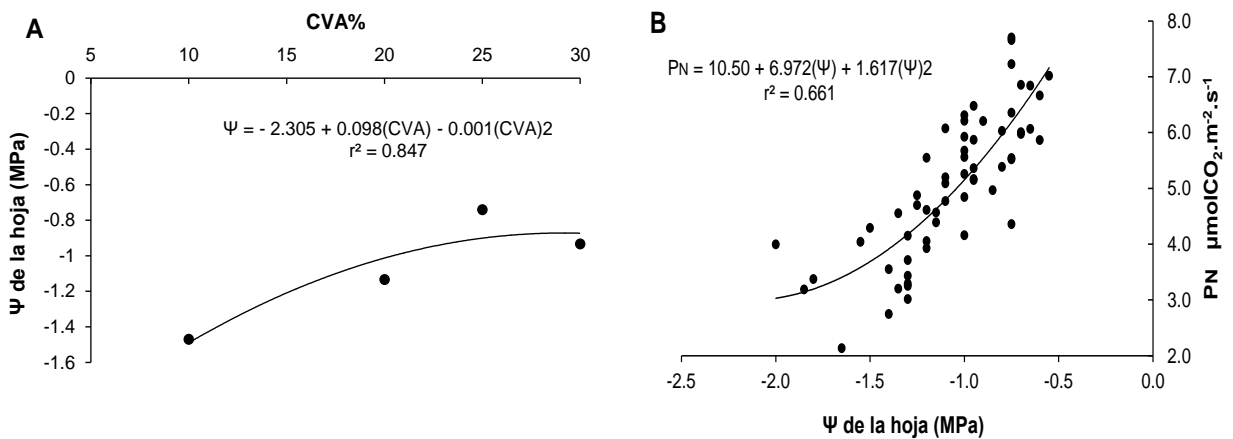


Figura 4-16. Comportamiento del potencial hídrico de la hoja  $\Psi_f$  con relación a los contenidos de agua disponible en el suelo (A) y con Pn (B) en tres clones de cacao en CM.

Paralelamente a la disminución de Pn, T y gs, el ajuste osmótico se ha reportado como un mecanismo para regular la pérdida de agua por las plantas de cacao bajo déficit hídrico (Rada et al., 2005a). De igual manera Daymond (2011) reportan que las diferencias en las variaciones de Pn y T observadas entre 8 genotipos de cacao fue explicada por la variación en la gs. Joly (1987) encontró alta relación entre Pn y  $\Psi_f$  con un aumento en la rs cuando este disminuye de 0,6 a 1,3 MPa presentando una disminución en Pn. Deng et al. (1990)

reportaron disminuciones rápidas entre -1 y -1,5 MPa. Joly y Hahn (1989) encontraron resultados similares en Pn, T, gs y EUA en plántulas de tres cultivares durante tres ciclos recurrentes de sequía, Pn, T y gs, disminuyen con la disminución en el  $\Psi_f$  sin que la causa del cierre estomático sea los contenidos internos de CO<sub>2</sub>.

### 4.3.5 Crecimiento y distribución de masa seca

La productividad primaria de las plantas (biomasa) es una medida de la fotosíntesis total menos la respiración que ha ocurrido durante su crecimiento. Esta medida se refleja en el crecimiento de tejidos como el tallo y las hojas o en términos de asignación de masa seca.

#### ▪ Crecimiento

Se encontraron diferencias altamente significativas ( $P < 0,01$ ) para los dos factores evaluados (CVA y Clon) en las variables altura de la planta (AP) y diámetro del tallo (DT), a los 60 días después de aplicados los tratamientos (tabla 4-7).

La mayor altura se presentó para el tratamiento del 25% de CVA en el cual las plántulas alcanzaron 41,1±7,57 cm de altura en promedio y el menor valor se encontró en el tratamiento del 10% de CVA donde las plántulas alcanzaron una altura promedio de 25,5±4,08 cm. El clon que presentó mayor altura fue el ICS95 con 37±8,67 cm ( $P < 0,01$ ). Los clones ICS60 y CCN51 no presentaron diferencias estadísticas y alcanzaron una altura entre 32±7,6 a 30,9±7,6 cm respectivamente (tabla 4-7).

Tabla 4-7. Variables directas de crecimiento altura v de la planta (AP), diámetro del tallo (DT), área foliar (AF), y numero de hojas (NH) de tres clones de cacao sometidos a cuatro condiciones de agua disponible en el suelo en casa de mallas. Media±SE datos tomados a 60 días de aplicados tratamientos.

	FACTOR	AP (cm)	DT (mm)	AF (cm <sup>2</sup> )	NH
CVA	25⇔100AD	41.1±7.57 a	7.7±0.7 a	2234.75±306.38 a	19±3.53 a
	30⇔125AD	36±6.52 b	7.2±0.61 b	1938.93±287.64 b	17.33±3.11 a
	20⇔75AD	31.3±5.54 c	6.69±0.54 c	1665.58±187.13 c	15.6±3.16 c
	10⇔0AD	25.5±4.08 d	6.02±0.51 d	1046.46±203.34 d	12±2.54 d
CLON	ICS95	37±8.67 a	7.25±0.85 a	1798.23± 567.63 a	16.05±3.87 a
	ICS60	32.6±7.6 b	6.66±0.89 b	1719.46±517.79 a	15.6±5.08 a
	CCN51	30.9±7.65 b	6.8±0.75 b	1646.6±437.61 a	16.3±2.92 a

Datos tomados al final del experimento: a,b,c medias con diferente letra dentro de cada columna difieren estadísticamente, prueba de Tukey ( $p < 0.01$ ). CVA% n= 20; CLON n=15.

Para el DT, el clon IC695 presentó el mayor valor  $7,25 \pm 0,85$  mm ( $P < 0,01$ ) con relación a ICS60 y CCN51. El tratamiento con el 25% de CVA presentó diámetros promedio del tallo de  $7,7 \pm 0,7$  mm ( $P < 0,01$ ) y el menor diámetro se encontró en el tratamiento de 10% de CVA con  $6 \pm 0,51$  mm. En la figura 4-17 se observa el modelo cuadrático para AP y DT según el clon y el contenido de humedad del suelo.

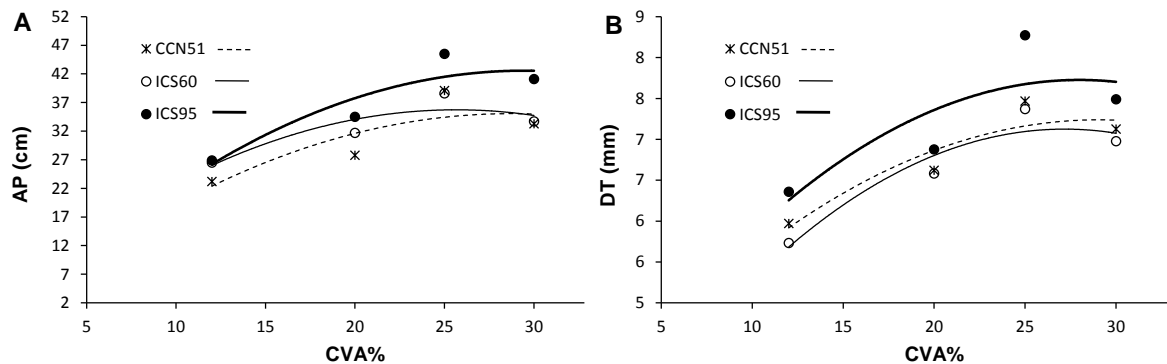


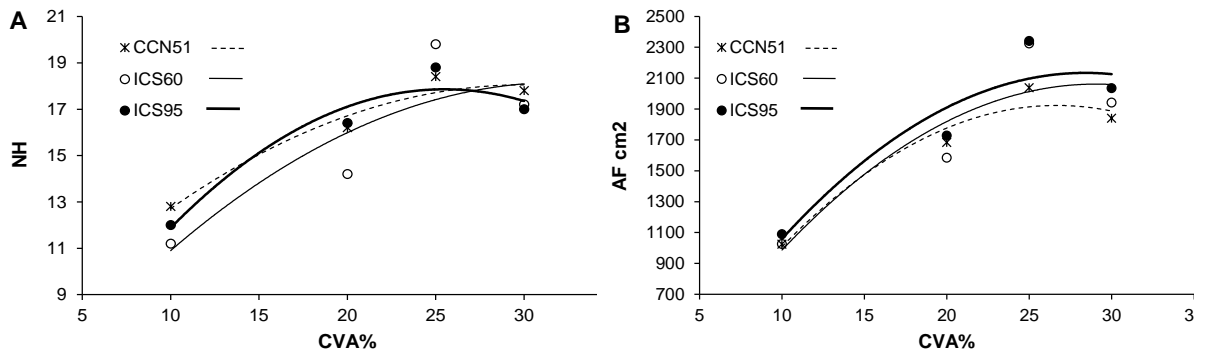
Figura 4-17. Comportamiento de variables de altura de planta (AP) y diámetro del tallo (DT) de plántulas de cacao a 60 días después de siembra, evaluadas en cuatro niveles de humedad en el suelo en casa de mallas.

	$r^2$	PROB
<b>CCN51</b>		
AP = $8,16 + 1,711(CVA) - 0,027(CVA)^2$	0,692	0,016
DT = $4,423 + 0,178(CVA) - 0,002(CVA)^2$	0,848	0,007
<b>ICS60</b>		
AP = $10,9 + 1,88(CVA) - 0,0036(CVA)^2$	0,766	0,092
DT = $3,725 + 0,238(CVA) - 0,004(CVA)^2$	0,887	0,019
<b>ICS95</b>		
AP = $8,383 + 2,122(CVA) - 0,032(CVA)^2$	0,83	0,003
DT = $4,495 + 0,213(CVA) - 0,003(CVA)^2$	0,65	0,009

Las plántulas de cacao presentan mayor crecimiento a medida que el contenido de humedad del suelo aumenta hasta 25% de CVA, y con valores mayores (30% CVA) el crecimiento es menor. El clon ICS95 presenta mucho mayor desarrollo en los cuatro tratamientos, con relación a los dos otros clones.

Para las variables de crecimiento área foliar (AF) y número de hojas (NH) no presentaron diferencias estadísticas entre los clones, ni en la interacción Clon\*CVA. Se presentaron diferencias altamente significativas ( $P < 0,01$ ) para el CVA (tabla 4-7). En la Figura 4-18 A y

B se observa un comportamiento similar entre los clones. La mayor área foliar se presentó con el 25% de CVA (2.234,75 cm<sup>2</sup>) con un número aproximado de 19 hojas/planta. El menor valor fue de 1.046,46 cm<sup>2</sup> y 12 hojas/planta.



**Figura 4-18.** Numero de hojas (NH) y área foliar (AF) de plántulas de cacao sometidas a cuatro condiciones de agua disponible del suelo en casa de mallas.

Ambas variables presentaron un modelo cuadrático ( $y=a+bx+cx^2$ ) que representan el bajo desarrollo del dosel a contenidos del 10% de humedad del suelo. Al aumentar el CVA se presenta mayor desarrollo del dosel hasta valores del 20% alcanzando su máximo desarrollo con el 25% de humedad en el suelo, a partir de este valor (30% de CVA) el desarrollo del dosel disminuye.

$$AF = - 428.0 + 176.0(CVA) - 3.144(CVA)^2 \quad r^2 = 0.885$$

$$NH = - 1.690 + 1.440(CVA) - 0.026(CVA)^2 \quad r^2 = 0.905$$

#### ▪ Asignación de masa seca

El Peso seco de las hojas (PSH), peso seco del tallo (PSTa) y peso seco total (PSTo) presentaron diferencias altamente significativas ( $P<0,01$ ) para CVA% y CLON. Para CVA% peso seco de la raíz (PSR) al ( $P<0,01$ ) y área foliar específica (AFE) al ( $P<0,05$ ). La relación entre raíz y la parte aérea ( $MS_R/MS_A$ ) no presentó diferencias estadísticas para ninguno de los dos factores evaluados (Tabla 4-8).

En las figuras 4-19A-D se observa la eficiencia en el crecimiento de los tres clones, la tendencia de los datos para todas las variables describió un modelo cuadrático de tipo  $y = a + bx + cx^2$ .

Tabla 4-8. Peso seco de la hoja (PSH), peso seco del tallo (PSTa), peso seco de la raíz (PSR), peso seco total (PSTo), área foliar específica (AFE) y relación raíz parte aérea (R/A) en tres clones de cacao sometidos a cuatro niveles de agua disponible en el suelo en casa de mallas datos tomados a los 60 días.

	FACTOR	PSH (g)**	PSTa (g)**	PSR (g)**	PSTo (g)**	AFE (cm <sup>2</sup> .g <sup>-1</sup> ) *	R/A -
CVA	25⇔100AD	10.8 ± 2.4 a	4.9 ± 1.1 a	8.3 ± 2.5 a	24.0 ± 5.2 a	210.1 ± 25.3 a	0.52 ± 0.1 a
	30⇔125AD	9.3 ± 1.6 b	4.2 ± 0.8 b	6.7 ± 1.5 ab	20.2 ± 3.4 b	210.0 ± 22.8 a	0.50 ± 0.1 a
	20⇔75AD	7.7 ± 1.5 c	3.8 ± 0.8 bc	5.4 ± 1.3 bc	16.9 ± 2.7 c	223.8 ± 50.9 a	0.48 ± 0.1 a
	10⇔0AD	5.7 ± 1.3 d	3.4 ± 0.7 c	4.4 ± 1.4 c	13.5 ± 2.6 d	183.6 ± 15.5 b	0.48 ± 0.2 a
CLON	ICS95	9.0 ± 2.8 a	4.5 ± 1.0 a	6.5 ± 1.8 a	20.0 ± 5.3 a	211.7 ± 30.4 a	0.49 ± 0.1 a
	ICS60	8.4 ± 2.8 ab	4.1 ± 1.0 b	6.1 ± 2.7 a	18.5 ± 5.9 ab	210.9 ± 46.6 a	0.49 ± 0.1 a
	CCN51	7.8 ± 2.0 b	3.7 ± 0.9 b	6.0 ± 2.2 a	17.5 ± 4.5 b	198.1 ± 19.7 a	0.52 ± 0.2 a

Datos tomados al final del experimento: a,b,c Medias con diferente letra dentro de cada columna, son diferentes prueba de Tukey ( \*\*p < 0.001; \* p < 0.05; -NS). CVA% n= 20; CLON n=15

Los clones ICS95 e ICS60 presentaron valores más altos de PSH, PSTa y PSTo con relación al CCN51. Para el CVA en las tres variables anteriores y adicionalmente PSR el mayor valor se obtuvo con el 25% de CVA y las diferencias con relación al tratamiento del 10% de CVA son del 52,7; 69,4 y 56% respectivamente para los tres clones (ICS95-ICS60-CCN51).

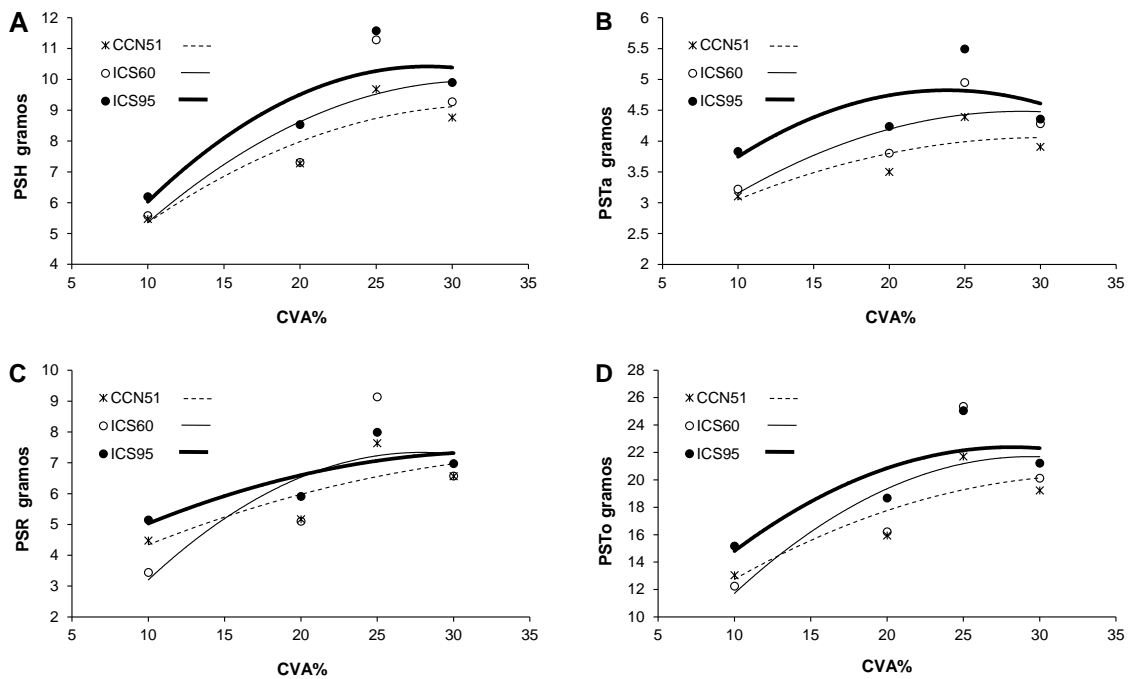


Figura 4-19. Peso seco de la hoja (PSH), peso seco del tallo (PSTa), peso seco de la raíz (PSR) y peso seco total (PSTo) en plántulas de tres clones de cacao, sometidas a cuatro regímenes de agua disponible en el suelo en casa de mallas.

**CCN51**

PSH =  $1.227 + 0.487(\text{CVA}) - 0.007(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.85  $P < 0.002$

PSTa =  $1.817 + 0.148(\text{CVA}) - 0.002(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.70  $P < 0.143$

PSTo =  $5.106 + 0.895(\text{CVA}) - 0.013(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.76  $P < 0.021$

**ICS60**

PSH =  $0.131 + 0.621(\text{CVA}) - 0.009(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.71  $P < 0.016$

PSTa =  $1.362 + 0.217(\text{CVA}) - 0.003(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.71  $P < 0.074$

PSTo =  $1.212 + 1.558(\text{CVA}) - 0.026(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.68  $P < 0.010$

**ICS95**

PSH =  $-0.044 + 0.737(\text{CVA}) - 0.013(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.81  $P < 0.021$

PSTa =  $1.619 + 0.269(\text{CVA}) - 0.005(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.49  $P < 0.131$

PSTo =  $4.181 + 1.291(\text{CVA}) - 0.022(\text{CVA})^2$   $r^2$  0.72  $P < 0.040$

Para 20 y 30% de CVA se presentaron diferencias estadísticas ( $P < 0,01$ ) en todos los componentes de la masa seca de las plántulas, con relación a los tratamientos de 10 y 20% de CVA. Indicando que contenido final de masa seca dependió directamente del contenido de humedad del suelo. La prioridad en la distribución de asimilados durante los 60 días de crecimiento de la planta (Figura 4-20) en primer lugar fue para el área foliar en y en segundo lugar al crecimiento de la raíz. El follaje comprendió entre el 42 y el 45%, la raíz entre el 31 y el 33% y los tallos entre el 21 y 25% del peso seco total.

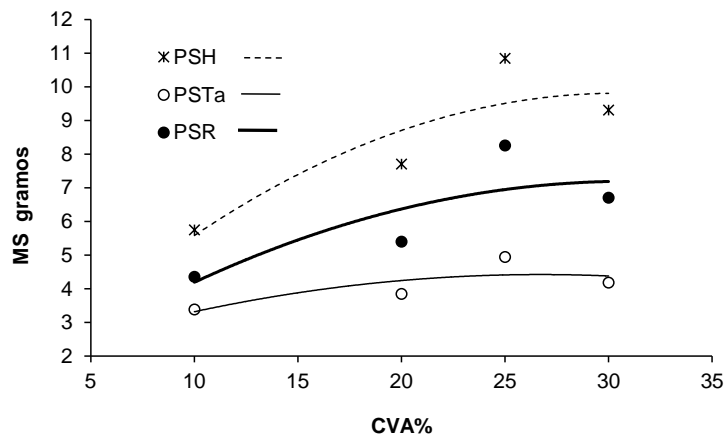


Figura 4-20. Aporte de masa seca por órgano en plántulas de cacao sometidas a cuatro niveles de agua disponible en el suelo en casa de mallas. Lectura a 60 días de aplicados los tratamientos.

Los mayores valores en cada uno de los componentes de la masa seca total correspondieron al tratamiento del 25% de CVA. Estos resultados de masa seca fueron altamente correlacionados con los valores de las variables de crecimiento AP y DT (Anexo 4-6).

Los resultados indican claramente que tanto el déficit hídrico (valores <20% CVA) como la saturación de humedad (valores >25% CVA), afectan negativamente el crecimiento de las plántulas, disminuyen altura, diámetro del tallo y área foliar. Rehem, et al. (2009) encontraron resultados similares al tratamiento del 30% de CVA, al evaluar en casa de mallas 8 clones de cacao bajo suelo saturado, encontrando disminución del desarrollo radicular, área foliar y acumulación de masa seca. Adicionalmente De Jesus (1991) bajo dos condiciones de humedad encontró disminución en la altura, diámetro del tallo y la relación raíz:parte aérea. Los efectos en ambos casos fueron atribuidos principalmente a la disminución de la tasa fotosintética a causa del déficit hídrico.

El efecto más acentuado en esta experimentación se presentó bajo condiciones de estrés hídrico (10 y 20 % de CVA) donde adicionalmente a la disminución de la tasa de asimilación, también se afecta la translocación al reducirse la velocidad de movimiento de asimilados y el suministro de los mismos a partir de las hojas, reducción de la fuerza de los sitios de demanda o la desviación de los asimilados a los lugares de almacenamiento o de utilización. Los trabajos de Deng, et al. (1989) y (1990) adicionalmente relacionan de manera más directa el  $\Psi_f$ , puesto que a medida que este disminuye, disminuyen de manera lineal  $P_n$  y translocación de asimilados.

### **4.3.6 Conclusiones**

Bajo condiciones de casa de mallas en el Espinal Tolima, la fotosíntesis neta y el crecimiento de las plántulas de cacao, son variables fisiológicas muy sensibles a la pérdida de agua en el sustrato, contenidos volumétricos de agua (CVA) inferiores a capacidad de campo hasta niveles cercanos al punto de marchitez permanente, si bien no causan muerte disminuyen significativamente el desarrollo de nuevos flujos vegetativos. Los excesos de humedad también las afecta pero, los efectos no son tan significativos como el déficit de agua.

En condiciones de casa de mallas la transpiración presentó valores muy bajos a los reportados en trabajos similares, el efecto de la cobertura disminuyó la radiación solar y se generó un ambiente cálido húmedo, que resultó en una regulación de la reducción de la transpiración, la eficiencia del uso del agua en los tratamientos con plántulas bien hidratadas, fue muy similar a los tratamientos con déficit hídrico.


El exceso y déficit de agua, afectaron el intercambio de gases y el crecimiento y desarrollo de plántulas de cacao en etapa de crecimiento inicial. Los datos sugieren la presencia de ajuste osmótico en los tratamientos de menor cantidad de agua disponible debido a los aumentos en los potenciales hídricos foliares, este mecanismo permite que las hojas mantengan el turgor bajo condiciones desfavorables, principalmente al mediodía, cuando aumenta la demanda de la evaporación del agua. Además, el déficit de agua produjo un cierre estomático, aumentando la resistencia estomática lo cual afectó la fotosíntesis.

los tratamientos de exceso o déficit hídrico del sustrato alteraron el intercambio de gases, influyeron directamente en la disminución del área foliar y la asignación de masa seca de la parte aérea de la planta, ello puede ser explicado por el cierre estomático que disminuyó la fotosíntesis neta, los bajos potenciales hídricos que disminuyeron la turgencia celular necesaria para la elongación de los tejidos, lo que afectó de manera directa la translocación de asimilados necesarios para incrementar la masa seca entre las diversas estructuras de la planta.

# Anexos

Anexo 4-1. Resultados de los análisis físicoquímicos del suelo y de calidad del agua para riego.

## Físicoquímico del suelo



**AGROANALISIS**  
SERVICIOS AGROPECUARIOS  
LABORATORIO DE SUELOS  
Km. 10 vía Espinal-Bogotá - Manizales  
Tel: 2675935-2713655-2746690-27265500

**USUARIO:** JAIRO GARCIA  
**DIRECCION:** UNIVERSIDAD NACIONAL  
**Telefono:**  
**Municipio:** ESPINAL  
**Departamento:** TOLIMA

**FINCA:** C.I. NATAYMA  
**VEREDA:** Sn. FRANCISCO  
**CULTIVO:** CACAO  
**ANALISIS:** COMPLETO

**RESULTADOS DEL ANALISIS DEL SUELO**

No. Laboratorio	Nombre Lote	TEXTURA			D.apa gr/c	C.Elect. dS/m	pH	M.O. %	S mg/kg	P mg/kg	BASES DE CAMBIO				ELEMENTOS MENORES						
		% A	% L	% Ar							Ca	Mg	K	Na	Al+H	Sal Al	CICE	Cu	Fe	Zn	Mn
13649	Sustrato II-3	71.3	19.5	9.2	1.04	0.416	6.43	2.0	6.6	18.2	3.2	2.8	0.11	0.41	0.0	7.3	0.76	27.9	0.89	18.4	0.25

**CLAVES DE INTERPRETACION**

E. A. : Extremadamente Acido	Alc. : Alcalino	N.S. : No Salino	F.S. : Fuertemente Salino	N.L. : No Limitante
M. A. : Moderadamente Acido	M. Alc. : Muy Alcalino	L. S. : Ligeramente Salino	M.F.S. : Muy Fuertemente Salino	Lg.L. : Ligeramente Limitante
C. A. : Condicion Adiciuada		M.S. : Moderadamente Salino		L. : Limitante

**CONCEPTO :**

Relacion de Cationes	Valores	Interpretacion	Valores	Interpretacion
Ca / Mg	1.14		49.08	
Ca / K	29.09		42.94	
Mg / K	25.45		1.69	
(Ca + Mg) / K	28.65		6.29	


**RECOMENDACIONES DE FERTILIZACION**


CACAO Grs/Planta Aplicacion										
N	P	K	Ca	Mg	S	B	Cu	Zn	Fe	Mn

**METODOS DE ANALISIS**

pH: Potenciométrico, relación Suelo-Agua (1:1)  
M.O. Mat. Organica - Walkley Black Modificado  
P: Fósforo Disponible Bray II  
S: Azufre Disponible Fósforo Monocálcico.  
A.H.H: Acidez Intercambiable-KCl 1 N  
Bases de Cambio: Absorcion Atomica : Acetato de Amonio 1M, pH7.0  
CICE: Capacidad de Intercambio Cationico Efectiva ( Sumatoria de Bases)  
Menores: Absorcion Atomica : Osen Modificado  
B: Boro, Agua Caliente Azotado H  
C.E: Conductividad Electrica : Conductimetrico

**OBSERVACIONES Y RECOMENDACIONES**

  
 Director de Laboratorio

  
 Laboratorio de Suelos

Fecha Ingreso	Fecha Entrega	Dia	Mes	Año
22	5	2	2	2009
		3	3	2009

## Fisicoquímico agua para riego



**AGROANALISIS**  
**SERVICIOS AGROPECUARIOS**  
**LABORATORIO DE SUELOS,**  
**AGUAS Y FOLIARES**  
 NIT. 19 370 708 - 1

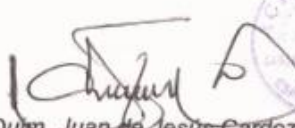
Asesorías Técnicas  
 Análisis Fisicoquímicos y Microbiológicos

### CALIDAD DE AGUA POTABLE.

### RESULTADOS ANALISIS FISICOQUIMICO

PARAMETROS	Unidades	Estanque de Almacenamiento.
Color	U Pt/Co	2.0
Conductividad Eléctrica	uS/cm.	228
PH	Unidades	8.49
Sólidos Suspendidos Totales	mg/Lt.	0.25
Sólidos Disueltos Totales	mg / Lt.	131
Turbiedad	U.A.F.	5.0
Alcalinidad total	mg CaCO <sub>3</sub> /Lt.	190
Cloruros	mg Cl/Lt.	30.0
Cobre	mg Cu/Lt.	0.15
Calcio	mg CaCO <sub>3</sub> /Lt.	3.6
Dureza Total	mg CaCO <sub>3</sub> /Lt.	150
Fosfatos	mg PO <sub>4</sub> /Lt.	2.5
Hierro	mg Fe/Lt.	0.10
Magnesio	mg Mg/Lt.	1.9
Manganeso	mg Mn/Lt.	3.3
Nitratos	mg NO <sub>3</sub> /Lt.	2.7
Nitritos	mg NO <sub>2</sub> /Lt.	0.10
Sulfatos	mg SO <sub>4</sub> /Lt.	35.0
Zinc	mg Zn/Lt.	0.25

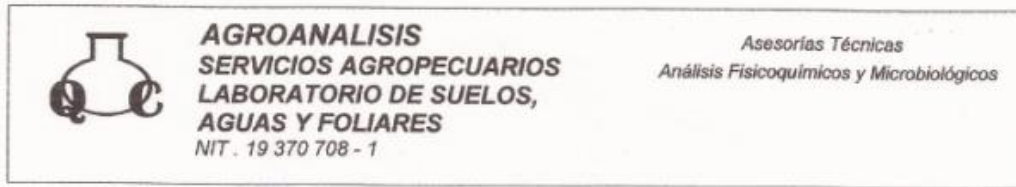
Cordialmente,

  
 Quím. Juan de Jesús Cardozo Vera  
 Jefe de Laboratorio.

Km. 10 vía Espinal-Ibagué – Sector Marañones  
 Tel: 2675935 - 2746690 Cel: 312 510 6844

311 593 0240

## Microbiológico agua para riego



Espinal, Marzo 3 de 2009.

Señores :  
**UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA**  
atte., Ing. JAIRO GARCIA  
Ciudad..

Comedidamente presento a usted los resultados de los análisis sobre calidad del agua potable en la estación Corpoica Estanque de Almacenamiento y Canal de riego.

La muestra analizada químicamente, puede consumirse, como recurso para uso pecuario puede usarse sin restricción las dos muestras tanto la del estanque como la del canal.

La siguiente es la Normatividad para aguas potables de consumo Humano y Uso Pecuario.

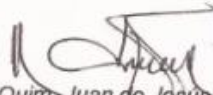

### **NORMATIVIDAD.**

**Instituto Nacional de Salud, Decreto Reglamentario 012186 de Septiembre 20 de 1991, Sección Análisis Microbiológico de Alimentos, Bogotá Junio 2 de 1993.**

### **RESULTADO ANALISIS ABACTERIOLOGICO**

<b>PARAMETROS</b>	<b>Unidades</b>	<b>Normatividad Dec. 012186Sep/20/91</b>	<b>Canal Afluyente del Coello</b>	<b>Estanque de Almacenamiento</b>
Mesófilos Totales	UFC/100 mls.	Max. 500	500	100
Coliformes Totales	UFC/100 mls.	Menor de 3		
Coliformes Fecales	UFC/100 mls.	Ausentes		
Hongos y Levaduras	UFC/100 mls.	Max. 10	5	1

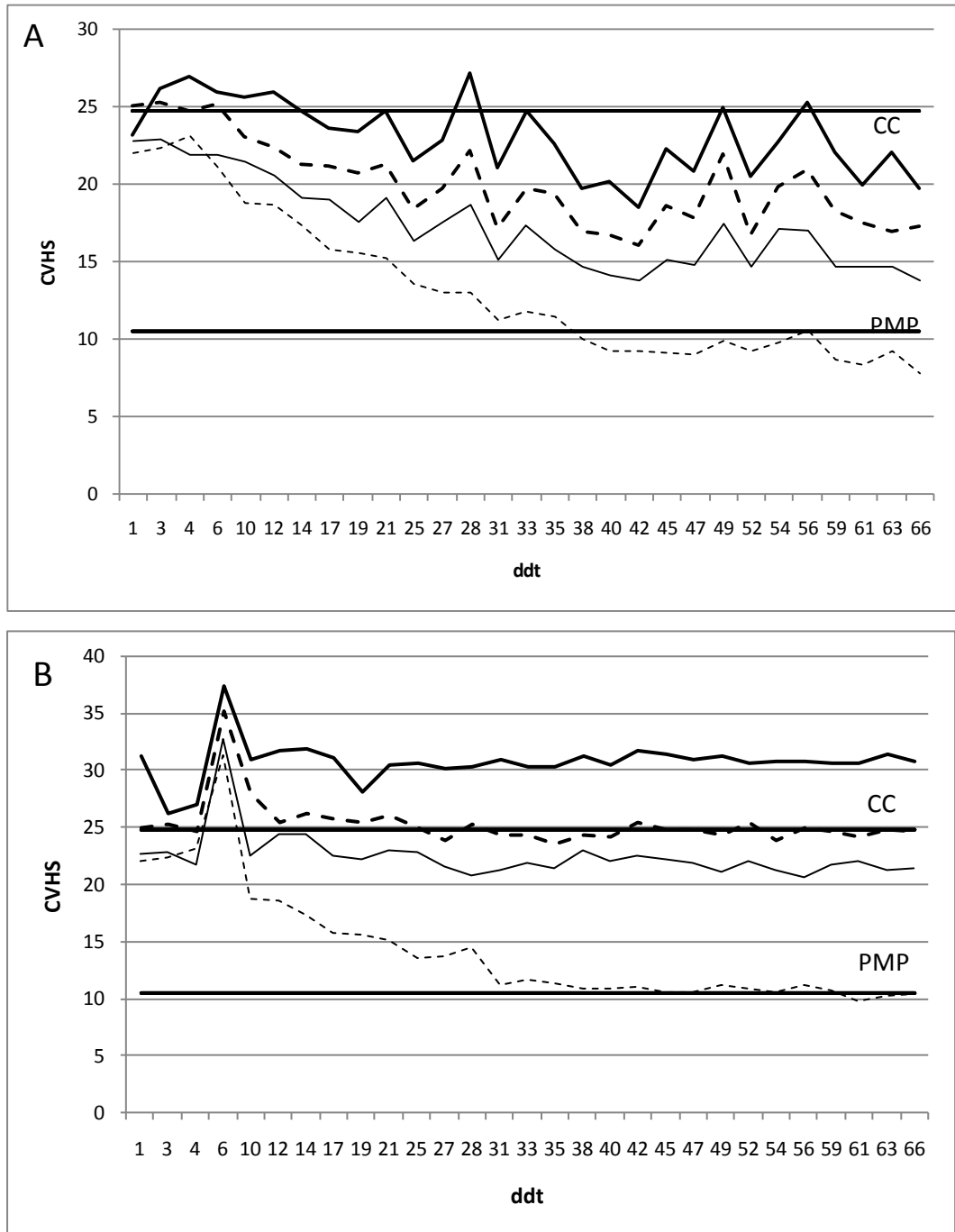
Cordialmente,

  
  
Quim. Juan de Jesús Cardozo Vera  
Jefe de Laboratorio.

Km. 10 vía Espinal-Ibagué – Sector Marañones  
Tel: 2675935 - 2746690 Cel: 312 510 6844

311 593 0240

Anexo 4-2. Control en la aplicación de tratamientos de agua disponible a partir del monitoreo continuo del contenido volumétrico de agua en el suelo. A: al momento de la lectura, B: ajustado con riego.



**Anexo 4-3. Coeficiente de correlación de Pearson para las variables microclimáticas en la casa de mallas y la pérdida de agua en el sustrato por evapotranspiración.**

**A. Variables comportamiento diurno**

Hora	RadCM	TCM	HRCM (%)	DPVCM (kPa)	ΨCM (Mpa)	% CVA	°Csuelo
1	0.0	24.2	85.9	0.4	-21.1	13.7	26.5
2	0.0	23.8	87.4	0.4	-18.7	13.7	26.1
3	0.0	23.4	88.7	0.3	-16.6	13.7	25.7
4	0.0	23.2	89.6	0.3	-15.2	13.7	25.3
5	0.0	23.0	90.4	0.3	-13.8	13.6	25.0
6	0.1	22.7	91.0	0.3	-12.9	13.6	24.7
7	8.7	23.3	90.5	0.3	-13.7	13.6	24.4
8	28.8	25.0	85.4	0.5	-22.1	13.7	24.6
9	53.8	27.0	78.6	0.8	-34.2	13.7	25.6
10	81.3	28.9	72.5	1.2	-46.1	13.8	27.2
11	106.5	30.7	66.8	1.5	-58.1	13.8	29.1
12	113.8	32.1	62.6	1.9	-67.8	13.9	31.0
13	122.0	32.9	59.3	2.1	-75.7	13.9	32.7
14	108.5	33.5	57.1	2.3	-81.2	14.0	33.9
15	87.2	33.2	57.4	2.3	-80.5	14.0	35.0
16	58.3	32.5	58.9	2.1	-76.7	13.9	34.8
17	25.4	31.2	62.7	1.8	-67.4	13.9	34.4
18	1.8	28.8	71.9	1.2	-47.1	13.8	33.0
19	0.0	26.5	78.9	0.8	-33.5	13.7	31.4
20	0.0	25.7	80.8	0.7	-29.9	13.7	29.6
21	0.0	25.3	81.6	0.6	-28.5	13.7	28.6
22	0.0	25.1	82.5	0.6	-26.9	13.6	27.9
23	0.0	24.8	83.9	0.5	-24.5	13.6	27.4
24	0.0	24.6	84.5	0.5	-23.6	13.6	26.9

## Continuación

Anexo 4-3. Coeficiente de correlación de Pearson para las variables microclimáticas en la casa de mallas y la pérdida de agua en el sustrato por evapotranspiración.

### B. Correlaciones

	RadCM	TpCM	HRCM	DPVCM	PHaCM	CVAs	TpSub
RadCM	1	0.85218 <.0001	- 0.82054 <.0001	0.83495 <.0001	- 0.82586 <.0001	0.78349 <.0001	0.50995 0.0109
TpCM	0.85218 <.0001	1	- 0.99732 <.0001	0.99228 <.0001	- 0.99558 <.0001	0.93326 <.0001	0.87252 <.0001
HRCM	- 0.82054 <.0001	- 0.99732 <.0001	1	- 0.99317 <.0001	0.9982 <.0001	0.93238 <.0001	0.89866 <.0001
DPVCM	0.83495 <.0001	0.99228 <.0001	- 0.99317 <.0001	1	- 0.99788 <.0001	0.94408 <.0001	0.88556 <.0001
PHaCM	- 0.82586 <.0001	- 0.99558 <.0001	0.9982 <.0001	- 0.99788 <.0001	1	- 0.94018 <.0001	0.89512 <.0001
CVHS	0.78349 <.0001	0.93326 <.0001	- 0.93238 <.0001	0.94408 <.0001	- 0.94018 <.0001	1	0.83447 <.0001
TpSub	0.50995 0.0109	0.87252 <.0001	- 0.89866 <.0001	0.88556 <.0001	- 0.89512 <.0001	0.83447 <.0001	1

RadCM: Radiación en la casa de mallas; TpCM: Temperatura en la casa de mallas; HRCM: en la casa de mallas; DPVCM; déficit de presión de vapor en la casa de mallas; PHaCM: Potencial hídrico al interior de la casa de mallas; CVAs: Contenido volumétrico de agua del sustrato; TpSub: Temperatura del sustrato.

Anexo 4-4. Grado de correlación entre las variables de intercambio gaseoso y microclima en tres clones de cacao, bajo condiciones de humedad volumétrica del 25% en casa de mallas.

	RFA	TAIR	TLEAF	CINT	HR	Pn	RS	CS	T
RFA	1	0.53209	0.5322	-0.43186	-0.32869	0.81191	0.0381	-0.33782	0.66083
		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.597	<.0001	<.0001
TAIR	0.53209	1	1	-0.93683	-0.8179	0.44192	0.48467	-0.71697	0.66035
	<.0001		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
TLEAF	0.5322	1	1	-0.93688	-0.81792	0.44208	0.48464	-0.71705	0.66038
	<.0001	<.0001		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
CINT	-0.43186	-0.93683	-0.93688	1	0.91212	-0.48477	-0.66786	0.83262	-0.59184
	<.0001	<.0001	<.0001		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
HR	-0.32869	-0.8179	-0.81792	0.91212	1	-0.44769	-0.84384	0.90214	-0.50009
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		<.0001	<.0001	<.0001	<.0001
Pn	0.81191	0.44192	0.44208	-0.48477	-0.44769	1	0.29284	-0.47612	0.62636
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		<.0001	<.0001	<.0001
RS	0.0381	0.48467	0.48464	-0.66786	-0.84384	0.29284	1	-0.70298	0.25877
	0.597	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		<.0001	0.0003
CS	-0.33782	-0.71697	-0.71705	0.83262	0.90214	-0.47612	-0.70298	1	-0.36101
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001		<.0001
T	0.66083	0.66035	0.66038	-0.59184	-0.50009	0.62636	0.25877	-0.36101	1
	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	<.0001	0.0003	<.0001	

**RFA:** Radiación fotosintéticamente activa. **TAIR:** Temperatura media del aire. **TLEAF:** Temperatura de la hoja. **CO<sub>2</sub>:** Concentración ambiental de CO<sub>2</sub>. **CINT:** Concentración interna CO<sub>2</sub>. **HR:** Humedad relativa. **Pn:** Fotosíntesis. **RS:** Resistencia estomática. **CS:** Conductancia estomática. **T:** Transpiración.

Hora	CCN51		ICS60		ICS95	
	RFA	Pn	RFA	Pn	RFA	Pn
6:20:00	6.63	1.08	5.66	1.33	6.81	1.17
7:20:00	49.06	2.44	40.79	2.14	42.02	2.40
8:20:00	200.30	4.64	196.28	5.20	212.90	4.44
9:20:00	173.90	3.84	179.33	4.21	173.85	3.88
10:20:00	198.43	4.27	177.99	4.40	209.66	4.05
11:20:00	216.15	3.86	228.99	4.46	215.34	3.08
12:20:00	241.68	4.19	289.93	4.91	317.28	3.90
13:20:00	107.52	3.75	108.19	4.27	108.53	3.93
14:20:00	60.26	2.50	55.23	2.47	57.31	2.20
15:20:00	66.41	2.45	66.10	2.73	66.88	2.73
16:20:00	57.20	1.58	52.44	1.57	50.72	1.59
17:20:00	16.32	0.67	15.01	0.68	16.59	0.69
18:20:00	0.36	-0.35	0.70	0.37	0.79	0.03

Anexo 4-5. Resultados del intercambio de gases Pn, T, rs y gs en tres clones de cacao sometidos a cuatro niveles de contenido de humedad del suelo.

Variable	Tratamientos	18	34	49	61	
Pn	CVA	25	4.82 a	6.64 a **	5.83 a **	6.43 a **
		30	5.04 a	6.02 ab **	5.38 ab **	5.51 b **
		20	4.73 a	5.43 b **	5.02 b **	4.77 c **
		10	4.61 a	4.63 c **	4.23 c **	3.56 d **
	CLON	ICS95	4.73 a	5.93 a *	5.20 a	5.15 a
		ICS60	4.79 a	5.57 ab *	4.95 a	4.96 a
		CCN51	4.89 a	5.53 b *	5.19 a	5.10 a
T	CVA	25	8.67 a	9.37 a **	6.19 a **	7.84 a **
		30	8.29 a	8.77 ab **	5.40 b **	6.91 ab **
		20	7.79 a	7.44 3b **	4.79 c **	5.84 bc **
		10	6.78 a	5.09 c **	3.95 d **	4.48 c **
	CLON	CCN51	7.97 a	7.62 a	5.30 a*	6.21 a
		ICS60	7.97 a	7.66 a	5.24 a*	6.38 a
		ICS95	7.70 a	7.71 a	4.71 b*	6.22 a
rs	CVA	10	1.35 a	2.09 a **	2.07 a **	2.72 a **
		20	1.20 a	1.27 b **	1.56 ab **	1.86 ab **
		30	1.01 a	0.98 b **	1.34 b **	1.48 b **
		25	0.99 a	0.90 b **	1.13 b **	1.26 b **
	CLON	CCN51	1.13 a	1.35 a	1.47 a	1.87 a
		ICS95	1.18 a	1.26 a	1.66 a	1.85 a
		ICS60	1.11 a	1.32 a	1.45 a	1.77 a
gs	CVA	25	1.33 a	1.23 a **	0.93 a **	0.83 a **
		30	1.19 a	1.13 ab **	0.78 ab **	0.70 ab **
		20	1.08 a	0.87 bc **	0.69 b **	0.57 b **
		10	1.01 a	0.56 c **	0.56 c **	0.43 c **
	CLON	ICS60	1.15 a	0.95 a	0.79 a	0.66 a
		ICS95	1.11 a	0.95 a	0.68 a	0.63 a
		CCN51	1.20 a	0.95 a	0.75 a	0.62 a

Anexo 4-6. Grado de correlación entre las variables de crecimiento y asignación de masa seca.

	AP	NH	DT	AF	PSH	PSTa	PSR	PSTo	AFE	RA
<b>AP</b>	1	0.72238 <.0001	0.83285 <.0001	0.81279 <.0001	0.86604 <.0001	0.80993 <.0001	0.64844 <.0001	0.84487 <.0001	-0.0898 0.495	-0.0292 0.8246
<b>NH</b>	0.72238 <.0001	1	0.68635 <.0001	0.74915 <.0001	0.74897 <.0001	0.66058 <.0001	0.5489 <.0001	0.71812 <.0001	0.05025 0.703	-0.0359 0.7854
<b>DT</b>	0.83285 <.0001	0.68635 <.0001	1	0.79578 <.0001	0.83065 <.0001	0.80878 <.0001	0.67409 <.0001	0.83851 <.0001	-0.0988 0.4526	0.01192 0.9279
<b>AF</b>	0.81279 <.0001	0.74915 <.0001	0.79578 <.0001	1	0.89059 <.0001	0.74435 <.0001	0.73715 <.0001	0.88207 <.0001	0.24325 0.0611	0.10019 0.4463
<b>PSH</b>	0.86604 <.0001	0.74897 <.0001	0.83065 <.0001	0.89059 <.0001	1	0.83546 <.0001	0.68862 <.0001	0.93126 <.0001	-0.1952 0.1349	-0.0936 0.4767
<b>PSTa</b>	0.80993 <.0001	0.66058 <.0001	0.80878 <.0001	0.74435 <.0001	0.83546 <.0001	1	0.74523 <.0001	0.90698 <.0001	-0.1726 0.1872	0.07332 0.5777
<b>PSR</b>	0.64844 <.0001	0.5489 <.0001	0.67409 <.0001	0.73715 <.0001	0.68862 <.0001	0.74523 <.0001	1	0.89665 <.0001	0.10884 0.4078	0.62306 <.0001
<b>PSTo</b>	0.84487 <.0001	0.71812 <.0001	0.83851 <.0001	0.88207 <.0001	0.93126 <.0001	0.90698 <.0001	0.89665 <.0001	1	-0.0802 0.5422	0.23345 0.0726
<b>AFE</b>	-0.0898 0.495	0.05025 0.703	-0.0988 0.4526	0.24325 0.0611	-0.1952 0.1349	-0.1726 0.1872	0.10884 0.4078	-0.0802 0.5422	1	0.42059 0.0008
<b>RA</b>	-0.0292 0.8246	-0.0359 0.7854	0.01192 0.9279	0.10019 0.4463	-0.0936 0.4767	0.07332 0.5777	0.62306 <.0001	0.23345 0.0726	0.42059 0.0008	1

**AP:** altura de la planta. **NH:** Numero de hojas. **DT:** diámetro basal del injerto. **AF:** área foliar  
**PSH:** peso seco hojas. **PSTa:** peso seco tallos. **PSR:** peso seco raíz. **PSTo:** peso seco total  
**AFE:** área foliar específica. **RA:** relación raíz/parte aérea.



## **5. Respuestas fisiológicas de tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) durante el primer año de establecimiento a diferentes niveles de agua disponible en el suelo.**

### **5.1 Objetivos específicos**

- Evaluar los parámetros de crecimiento altura, diámetro del tallo y área foliar de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo durante el primer año de establecimiento.
- Determinar el estado hídrico y el intercambio de gases, para los clones evaluados durante el primer año de establecimiento bajo condiciones de baja y alta disponibilidad de agua en el suelo.
- Evaluar las respuestas bioquímicas de los clones evaluados durante el primer año de establecimiento bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo durante el primer año de establecimiento.

### **5.2 Materiales y métodos**

#### **5.2.1 Ubicación y condiciones climáticas**

El experimento se estableció en el Centro de investigación Nataima de la Corporación Colombiana de Investigación agropecuaria –Corpoica- a una altura de 418 m.s.n.m. y coordenadas geográficas de 4°11'27.20" Latitud Norte (N) y 74°57'43.19" Longitud oeste (W) en el departamento del Tolima, municipio de El Espinal, a 9 kilómetros en la vía hacia el municipio de Ibagué. El C.I. Nataima, está ubicado en la región central del país, en la microrregión del valle cálido del Alto Magdalena. Clima cálido, suelos en su mayoría franco

arenosos, temperatura media de 27 °C y precipitación de 1.500 mm/año con distribución bimodal. Es un centro de investigación representativo del bosque seco tropical (Colombia, 1998; Mendoza, 1999; Murphy y Lugo, 1986).

Durante el periodo de evaluación (395 días después de aplicados los tratamientos de riego) se registró la temperatura y humedad relativa mediante un Data Logger HOBO U23 Pro v2 (Onset Technologies) y la RFA mediante un sensor quantum LI-190 acoplado a un Data Logger LI-1000 (LI-COR Biosciences).

A partir de estos datos se calculó el DPV, para lecturas instantáneas se utilizó la fórmula de Rosenberg et al. (1983) citada por (Arellano García et al., 2006).

$$DVP \text{ (kPa)} = 0,61078 \exp \left[ \frac{17,269 * Ta}{Ta + 237,3} \right] * \left[ 1 - \frac{HR}{100} \right]$$

Para obtener datos diarios se utilizó los valores máximos y mínimos de temperatura y humedad relativa según (Allen et al., 2006; Prenger y Ling, 2001).

$$DVP = es - ea$$

Donde:

es= presión de saturación de vapor

ea= presión real de vapor

El potencial hídrico de la atmósfera ( $\Psi_a$ ) fue estimado con los datos de temperatura y humedad relativa según (Azcón-Bieto y Talon, 2008).

$$\Psi_{atmosfera} \text{ (MPa)} = 0,4608 * (K^\circ) * \ln \left[ \frac{HR}{100} \right]$$

## 5.2.2 Material vegetal y establecimiento del experimento

El diseño estadístico utilizado fue parcelas divididas en bloques aleatorios con 4 repeticiones, la parcela principal correspondió a los tratamientos de restitución de agua disponible (AD) en los primeros 20 cm del suelo: 0AD o restitución a PMP, restitución al 50% de AD, restitución al 75% de AD y restitución al 100% de AD o CC. La sub parcela

con los clones (ICS95, ICS60 y CCN51) para un total de 48 UE. En la tabla 5-1 se observa la distribución de tratamientos.

Tabla 5-1. Contenido de Humedad volumétrica (CVA) en suelo Franco arenoso, y su equivalencia en términos de agua disponible para la planta, correspondientes a los tratamientos aplicados a tres clones de cacao.

Parcela principal	Tratamiento	Contenido volumétrico de agua (CVA)	Potencial hídrico MPa
PP1	Restitución a PMP* (0AD)	11%*	-1,3
PP2	Restitución a 50% de AD	17,5%	-0,21
PP3	Restitución a 75% de AD	20%	-0,11
PP4	Restitución a 100% de AD	25%	-0,03

\*El tratamiento 0AD correspondió a condiciones ambientales imperantes durante el estudio, sin embargo para evitar la muerte de las plantas se mantuvo en 11% de CVA en los primeros 20 cm. PMP: Punto de marchitez permanente. CC: Capacidad de campo. AD: Agua disponible.

Los valores de humedad volumétrica a capacidad de campo y punto de marchitez permanente sobre la cual se estimó el agua disponible para la planta se obtuvo de las curvas de retención realizadas previamente (tabla 4-2 en el ítem 4.2.2). Se utilizaron los clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) comerciales universales ICS95, ICS60 y CCN51 injertadas sobre patrón IMC67, recomendados por el consejo nacional cacaotero para la región de valles interandinos (ICA, 2002). Las características de cada uno de ellos se encuentran en las tablas 4-1 en el ítem 4.2.2

El experimento se estableció bajo una malla negra que produce una interferencia uniforme de la radiación del 60% a todas las plantas, imitando el sombrío temporal recomendado para la etapa de establecimiento. Para un mejor control de la humedad en el suelo, se prepararon contenedores metálicos de 170 litros (60 cm de altura y 60 cm de diámetro), los cuales se protegieron en su interior con una pintura impermeabilizante para evitar su oxidación. En la parte inferior se perforaron seis agujeros de 1 cm de diámetro para drenar el exceso de agua, se colocaron sobre bases a 10 cm por encima del suelo para evitar entrada de agua por capilaridad. Las plántulas fueron injertadas en la biofábrica de cacao del C.I. Nataima, a los 11 días de injertadas se trasladaron a los contenedores y durante los primeros 104 días de desarrollo del injerto el suelo se mantuvo a capacidad de campo.

Una vez el injerto alcanzó tres meses de desarrollo se dio inicio a los tratamientos, en los contenedores (unidades experimentales) se dejó perder humedad por evapotranspiración en los primeros 20 cm, hasta llegar a los valores requeridos de contenido volumétrico de

humedad del suelo (CVA), según el tratamiento de agua disponible (Tabla 5-1). Se dejó pasar un periodo de treinta días para dar inicio a las lecturas de crecimiento.

Para mantener los niveles de humedad del suelo correspondientes a cada tratamiento, durante 395 días, cada tercer día se midió el CVA con una sonda TDR-100 (Spectrum technologies) a 20 cm de profundidad en los cuatro puntos cardinales de cada contenedor. Las láminas de agua se aplicaron mediante un sistema de riego por goteo con micro tubos con caudal de 10 litros/ hora. Los tratamientos correspondientes a 75 y 50 AD fueron protegidos de la lluvia mediante cubiertas plásticas sobre la superficie del suelo del contenedor (en el anexo 5-1 se observa la disposición en campo del experimento).

El manejo del lote fue convencional acorde a la evolución del cultivo, se realizaron aplicaciones de fertilizantes al suelo con DAP + KCL (30 gr/planta), sulfato de amonio (40 gr/planta) y 15-15-15 (60 gr/planta), complementadas con Nutrifoliar (1 cc/l); control de malezas con Glifosato (300 cc/20 l), dentro de los contenedores se las controló manualmente; control de insectos plaga con Tiametoxam 14,1% p/v + Lambda-cihalotrina 10,6% (20 cc/20 l) y *Lecanicillium teconii*  $1 \times 10^{10}$  Conidios/gr (10 g de PC/20 l), control de *Bemisia tabaci* 48 % p/v de Mefenoxam (Metalaxil-M 465 g i.a./l). Control preventivo de enfermedades con oxiclورو de cobre (60 g/20 l). Se eliminaron los brotes laterales del patrón y se hizo poda de formación a los 150 días después de iniciados tratamientos (ddt).

### 5.2.3 Variables analizadas

#### ***Intercambio de gases y contenidos de clorofila.***

A los 394 ddt se realizaron lecturas de intercambio de gases fotosíntesis neta ( $P_n$ ), Transpiración (T), conductancia y resistencia estomática ( $g_s$  y  $r_s$ ) en dos plantas por tratamiento sobre la tercera hoja madura, desde el ápice hacia la base del injerto entre las 09:00 y 10:00 am (Rehem, 2006) a con un analizador de gases infrarrojos Li-6200 LiCor Bioscience con luz natural. En la última semana para obtener las curvas de saturación fotosintética por luz se realizaron lecturas entre 6:00 y 13:00 horas con luz natural durante tres días con el medidor de fotosíntesis (LI-6200 LiCor Bioscience). A partir de los datos colectados se tomaron las lecturas promedio de  $P_n$  de acuerdo a la siguiente escala de densidad de flujo fotónico (DFF): 0, 10, 20, 30, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 500, 600  $\mu\text{mol}_{\text{fotones}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$ . Se aplicó el modelo hiperbólico de Michaelis Menten (Givnish et al., 2004; Melgarejo et al., 2010). Se estimaron los parámetros a partir de los coeficientes de la fórmula de regresión:

$$Pn = c + \frac{(a * DFF)}{(b + DFF)}$$

Coefficiente a: Tasa fotosintética máxima a saturación por luz (Pn max)

Coefficiente b: Constante de saturación por luz (definida como la mitad de la DFF saturante)

Coefficiente c: Tasa de respiración

El punto de compensación lumínico (pcl) se estima mediante la fórmula:

$$pcl = \frac{(b * c)}{(a - c)}$$

El rendimiento cuántico ( $\phi$ ) se estima como la pendiente de la regresión lineal para los valores que hacen parte del componente lineal del modelo hiperbólico que comprende los primeros 3 a 4 pares de valores y corresponde al coeficiente b de la regresión  $Y = a + bX$ . La determinación de clorofilas a b y total se realizó mediante el método de Moran (1982) se cortó un porción de tejido vegetal de 1 cm<sup>2</sup> y se depositó en un recipiente con 4 ml de N-N dimetilformamida se dejó en reposo a 6°C por 24 horas y se leyó en un espectrofotómetro a una absorbancia de 647 y 664,5 nm.

### **Potencial hídrico de la hoja**

Para el potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_f$ ), se colectaron tres hojas maduras del tercio superior de la rama, se depositaron en bolsas de aluminio dentro de una caja de icopor refrigerada, en el laboratorio se sometieron con aire a presión (Jacobsen y Mujica, 1999) en la bomba de scholander (Soil moisture modelo 3000), con la ayuda de una lupa se observó las primeras gotas de agua sobre el corte realizado en el peciolo, se anotó la presión (Turner, 1981).

### **Variables bioquímicas.**

A los 394 ddt se realizaron muestreos cada dos horas entre las 6 y 18 horas, para la determinación de los contenidos de azúcares totales (AzT), prolina (Pro), clorofila a (Cha), clorofila b (Chb) y clorofilas totales (Cht). El contenido de potasio (%K<sub>2</sub>O) se cuantificó para una sola lectura entre las 09 y 10 horas. Los azúcares totales fueron estimados por el método de Dubois (Dubois et al., 1956) adaptado por (Melgarejo y Moreno, 2009b) 100 mg de tejido foliar fue macerado en nitrógeno líquido disuelto en agua destilada PH 7.0, centrifugado a 6000 rpm por 30 minutos, al sobrenadante se aplicó fenol al 5% , 1 ml de ácido sulfúrico al 98% y se dejó en reposo hasta que disminuyó la temperatura, la solución

se leyó en un espectrofotómetro a una absorbancia a 490 nm. Prolina fue medida por el método de Bates (Bates et al., 1973) adaptado por (Melgarejo y Moreno, 2009a) 500 mg de tejido foliar por muestra fue macerado en nitrógeno líquido y homogenizado con ácido sulfosalicílico al 3%, se centrifugó a 6000 rpm por 30 minutos. 500 µl del sobrenadante se hizo reaccionar con 500 µl de ácido acético glacial y 500 µl de ninhidrina, los tubos de reacción se colocaron en agua a ebullición por una hora, la reacción fue detenida al pasar los tubos de reacción a un recipiente con hielo, se adicionó 1 ml de tolueno y se cuantificó la prolina en un espectrofotómetro a una absorbancia de 520 nm. En todos los casos que fue requerido se utilizó un espectrofotómetro Thermo scientific Helios Zeus UV/VIS (190 a 1100 nm). El contenido de potasio en tejido foliar (% K<sub>2</sub>O) se determinó por el método de absorción atómica en los Laboratorios de Servicios de Extensión, LASEREX de la Universidad del Tolima.

#### ***Variables de Crecimiento.***

Se realizaron 23 lecturas cada 15 días después de las variables de crecimiento: altura de la planta (AP), diámetro del tallo (DT) y área foliar (AF). AP se midió desde el nivel del suelo hasta el ápice final de la rama, con regla graduada cada 0,1 cm; DT se midió a 1 cm de la base del injerto con Calibrador digital marca Mitutoyo referencia 500-181-20 de 0,01 mm de precisión; se contaron el número de hojas y se determinó el área foliar mediante la regresión  $AF = - 11.10 + 0.925 (L \cdot A)$  (Anexo 5-2).

Al final del experimento (394 ddt) se determinó la masa seca (MS) seccionando dos plantas por unidad experimental (UE) en hojas, tallos y raíces, cada tipo de órgano fue pesado y secado en estufa a 75°C por 48 horas hasta peso constante y luego se pesaron en balanza de 0,001 g de precisión marca Mettler. Con los valores de masa seca y área foliar se estimó la relación raíz/parte área (g/g) (Hunt, 1982, 1990; Radford, 1967).

#### **5.2.4 Análisis de datos**

Los datos climáticos fueron organizados en hojas electrónicas en Excel y posteriormente analizados mediante tablas de correlación y graficas de tendencia (comportamiento diurno y diario). Las variables fisiológicas fueron analizadas mediante ANAVA con el programa SAS 9.0 (SAS Institute Inc. Cary, NC, USA.) y SIGMASTAT 3.5 (Systat software inc.), para las variables significativas y altamente significativas, se comparó las medias con base en

la prueba de Tukey. Se ajustaron modelos polinómicos para variables continuas mediante el procedimiento GLM de SAS buscando la relación entre los contenidos de AD y la variable respuesta, el modelo de regresión seleccionado se fundamentó en el ajuste estadístico ( $P < 0,05$ ), la reducción de los cuadrados medios (CME) y el coeficiente de determinación ( $r^2$ ).

## 5.3 Resultados y discusión

### 5.3.1 Microclima

Las propiedades termodinámicas del aire gobiernan el intercambio de energía entre la atmósfera y la superficie terrestre, incluyendo allí la vegetación. En un cultivo de cacao por la presencia de un dosel superior que interfiere la radiación directa del sol, cambia el balance de energía entrante, absorbida, transmitida y reflejada, y se genera un microclima, que dependerá de su entorno. El intercambio de gases en las plantas es un proceso físico que depende de las propiedades psicométricas del aire, de manera tal que al modificarse los contenidos de humedad y temperatura alrededor y al interior del dosel de la planta, se puede modificar la pérdida de agua y la cantidad de energía radiante absorbida. El agua disponible en el suelo puede acentuar (déficit de agua) o mitigar (buena disponibilidad de agua) en un momento dado, condiciones extremas del clima. Por lo tanto es de esperar que dependiendo de las variaciones extremas o no en el ambiente, la planta puede estar sometida a condiciones de estrés y la duración e intensidad del estrés define los mecanismos de aclimatación o adaptación.

La presente sección está dirigida a describir las condiciones climáticas durante el periodo de estudio, con el fin de conocer las variaciones microclimáticas a través de los días de medición (diario) y durante el día (diurno).

- **Variación diaria**

En la figura 5-1 se observa el comportamiento diario de la temperatura media, humedad relativa y precipitación. Los datos reflejaron alternancia de periodos secos y húmedos determinados por la frecuencia e intensidad de las lluvias.

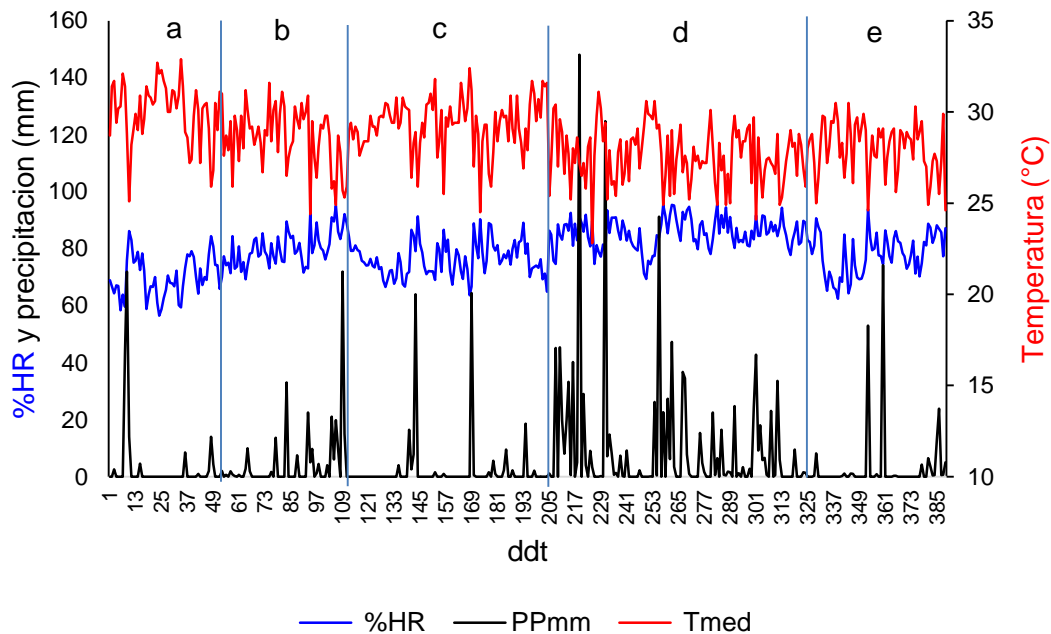


Figura 5-1. Distribución diaria de las variables climáticas, temperatura media, humedad relativa y precipitación durante el período de evaluación. El Espinal (Tolima).

Durante los primeros 50 ddt (a) se presentaron condiciones cálidas y secas, con lluvias escasas menores a 10 mm/día, temperaturas de 30 °C y 67% de HR. Entre los 51 y 109 ddt (b) las lluvias aumentaron en frecuencia e intensidad (20 a 60 mm/día), la temperatura disminuyó lentamente (28°C) aunque con bastantes oscilaciones diarias, disminución que coincidió con el aumento de la humedad relativa (78%). Entre los 110 y 206 ddt (c) disminuyó la precipitación, aumentó la temperatura (29 °C) y disminuyó la humedad relativa (77%). A partir de los 206 ddt (d) nuevamente hubo un ciclo de lluvias más intenso y frecuente que estabilizó la temperatura (27,5 °C), pero tuvo un mayor efecto sobre la humedad relativa (86%) hasta los 310 ddt. Después de los 310 ddt y hasta el final del experimento (e), al disminuir nuevamente la frecuencia de las lluvias, la temperatura aumentó (28 °C), y la humedad relativa disminuyó (77%). Esto permitió analizar las condiciones climáticas bajo dos escenarios, el comportamiento promedio diario y diurno con valores extremos de temperatura y humedad relativa, que pudieron afectar procesos fisiológicos y bioquímicos en la planta. De acuerdo a lo planteado por Carr y Lockwood (2011) quien manifiesta que la conductancia estomática (gs) en cacao es sensible al aire seco, disminuyéndola a medida que el déficit de saturación aumenta; aumentos en el déficit de presión de vapor DPV de 0,5 a 1,0 kPa favorecen la transpiración (T), pero aumentos

por encima de este valor la disminuyen junto a la fotosíntesis neta ( $P_n$ ), llegando  $T$  a valores muy bajos a 4 kPa. A partir de los datos de temperatura y humedad relativa se estimó el DPV y el potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_a$ ) (Anexo 5-3). Con base en lo anterior se procedió a clasificar el comportamiento diario del DPV durante los 395 días, con la finalidad de observar el efecto permanente o temporal del clima. El 20% del periodo de evaluación (en termino de días) la planta estuvo en condiciones ambientales con valores de DPV menores a 1 kPa y el 35% fueron sometidas a condiciones de 1 a 1,5 kPa. Es decir, el 55% del tiempo de evaluación, las plantas de cacao no estuvieron expuestas a condiciones de déficit de presión (valores promedio) que pudieran afectar la fotosíntesis de manera importante. El 30% del periodo experimental presentó valores de DPV entre 1,5 y 2 kPa bajo los cuales se debería esperar una disminución de la fotosíntesis y el 14% del tiempo las plantas fueron sometidas a valores mayores a 2 kPa donde la transpiración puede verse adicionalmente afectada. Los valores promedio diario no superaron 2,7 kPa de DPV.

- **Variación diurna**

Los datos anteriores no reflejaron el comportamiento de la variación diurna, porque durante el día la planta pudo estar sometida a valores extremos de temperatura y humedad relativa, especialmente alrededor del mediodía y la tarde. El ciclo diurno de enfriamiento y calentamiento del ambiente tuvo una relación inversa con la cantidad de vapor de agua en la atmósfera, acorde al comportamiento de la temperatura y la humedad relativa durante el día, (figura 5-2).

Las temperaturas más bajas se presentaron a las 06:00 horas con 22,9 °C coincidiendo con la mayor cantidad de humedad relativa 95%. La hora de mayor temperatura fue a las 14:00 horas con 34,1 °C y la menor cantidad de vapor de agua en la atmósfera se presentó a las 13:00 horas con 54%.

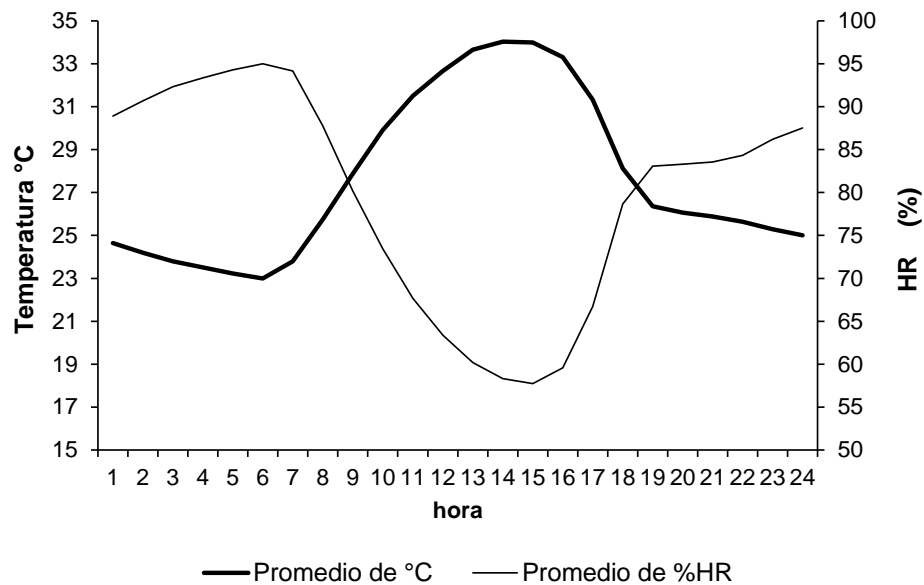
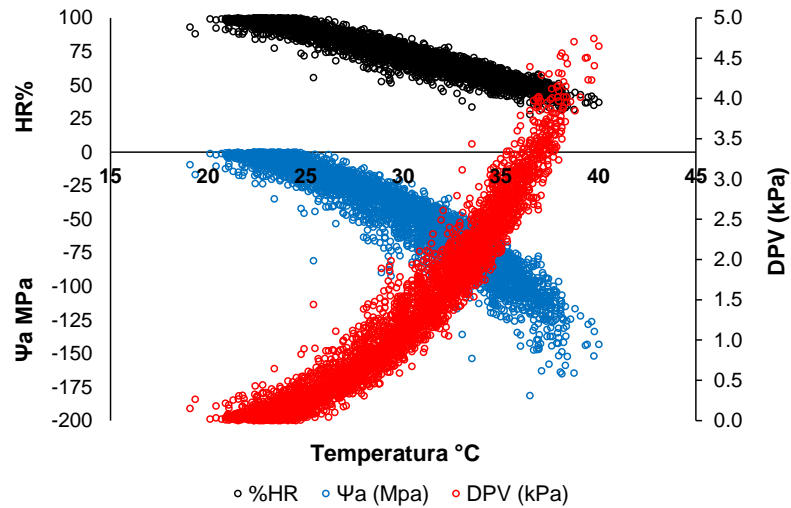


Figura 5-2. Comportamiento diario de la temperatura (°C) y humedad relativa (%). El Espinal - Tolima.

Los excedentes energéticos al interior del área experimental fueron disipados a través de la evaporación del agua desde la superficie del suelo, esto es dependiente de la capacidad propia de almacenamiento, retención y por tanto de evaporación, ello se reflejó en el calentamiento del microambiente en horas de la tarde de manera tal que la diferencia de temperatura y humedad relativa entre las 06:00 y las 18:00 horas fue más de 5°C y 17% menos respectivamente (anexo 5-4). La correlación inversa entre temperatura y humedad relativa, coincide con los resultados de Medina *et al.*, (2010), Jaimez *et al.* (2005) y Soto y Morales (1996). Al analizar los datos individuales de cada parámetro climático medido cada hora durante los 395 días que duro el experimento, los valores máximos de temperatura (40 °C) y DPV (4,5 kPa) se presentaron en horas de la tarde. Los valores puntuales cada hora de T°C, HR%, DPV y  $\psi_a$  se presentan en la Figura (5-3). A partir de estos datos se estimó el tiempo de exposición durante el día a condiciones extremas de déficit de humedad en el aire. El 43% del día la planta tuvo condiciones ambientales adecuadas para su fotosíntesis (<1 kPa) y el 57.3% del día pudo ver afectada fotosíntesis y traspiración (>2 kPa), dentro de este último grupo, el 28,5% fueron condiciones severas 2-3 kPa y el 28.8% extremas > 3 kPa. En el anexo 5-5 se observa la distribución diaria y diurna del DPV durante el periodo de evaluación.

Los datos de DPV promedio diarios y diurnos (puntuales cada hora) indican que las plantas estuvieron expuestas permanentemente más del 50% del tiempo de evaluación a ambientes secos y calientes por encima de su óptimo.

A



B

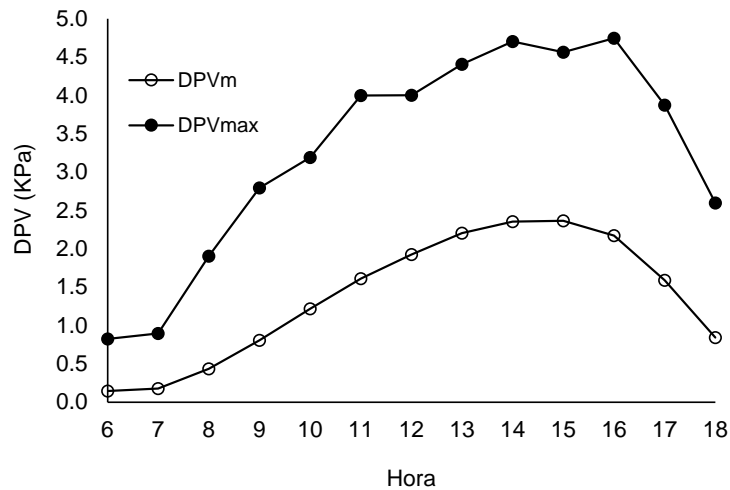


Figura 5-3. A) Correlación entre temperatura (°C), humedad relativa (%HR), déficit de presión de vapor (DPV) y potencial hídrico atmosférico ( $\Psi_a$ ). Datos originales obtenidos durante 395 días de evaluación. B) Valores de déficit de presión de vapor promedio (DPVm) y valores máximos (DPVmax) promedio para el periodo comprendido entre las 06 a 18 horas.

Con los datos obtenidos se pudo estimar el tiempo e intensidad de condiciones atmosféricas adversas a las cuales estuvieron sometidas las plantas durante el tiempo de evaluación.

La interacción entre temperatura y radiación expresada en términos de DVP es una condición climática que puede afectar negativamente el intercambio de gases en cacao, especialmente al regular la pérdida de agua por cierre estomático. Raja y Hardwick, (1988) reportan que la transpiración se mantiene constante a valores de DPV alrededor de 1 kPa y que aumentos hasta 2,2 kPa pueden influir poco sobre la conductancia y transpiración, pero si sobre la fotosíntesis, Balasimha et al. (1991) encontraron resultados similares. Carr and Lockwood (2011) manifiestan que la conductancia estomática es sensible al aire seco, disminuyendo a medida que el déficit de saturación aumenta desde aproximadamente 1,0 hasta 3,5 kPa, en consecuencia tanto la fotosíntesis neta como la transpiración disminuyen en un rango similar de valores. De acuerdo a lo expuesto por Baligar et al. (2008) al parecer el aumento de la transpiración con los primeros incrementos en el DPV incrementa de manera importante la transpiración y allí puede radicar la causa en la reducción de la fotosíntesis, ello unido a la poca respuesta en la conductancia podría limitar la capacidad del cacao para crecer bajo ambientes con DPV alto.

### 5.3.2 Fotosíntesis, transpiración y potencial hídrico de la hoja

A los 394 ddt entre las 9 y 10 horas se tomaron los datos de intercambio de gases, fotosíntesis neta ( $P_n$ ), transpiración ( $T$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), resistencia estomática ( $r_s$ ) y potencial hídrico foliar  $\Psi_f$  (MPa). Se encontraron diferencias estadísticas ( $P < 0,01$ ) para todas las variables con relación al factor AD. No se presentaron diferencias estadísticas para clones ni para la interacción entre los dos factores (Tabla 5-2).

$P_n$  y  $T$  presentaron tendencia al aumento a medida que aumenta AD en el suelo (figura 5-4AB). Para  $P_n$  el mayor valor se alcanzó ( $P < 0,01$ ) en los tratamientos con restitución al 100 y 75AD. Los tratamientos con mayor déficit de humedad en el suelo 50 y 0AD de restitución, presentaron un comportamiento estadístico similar y los valores más bajos de fotosíntesis ( $P < 0,01$ ), la disminución fue del 26,7% con relación al valor más alto obtenido a 100AD.

Tabla 5-2. Comportamiento de la fotosíntesis neta (Pn), transpiración (T), conductancia (gs), resistencia estomática (rs) y potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ) en tres clones de cacao bajo cuatro condiciones diferentes de disponibilidad hídrica en el suelo, durante el primer año de establecimiento.

Tratamientos	Pn $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	T $\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$	rs $\text{s}\cdot\text{cm}^{-1}$	gs $\text{cm}\cdot\text{s}^{-1}$	$\Psi_f$ MPa	
AD	100	3.80±0.89a	14.56±1.94a	0.79±0.21c	1.32±0.27a	-0.38±0.10a
	75	3.23±0.53ab	11.72±2.14b	0.97±0.20bc	1.07±0.20b	-0.49±0.08a
	50	2.78±0.59b	10.03±2.19bc	1.21±0.33b	0.89±0.25c	-0.76±0.05b
	0	2.19±0.48b	8.67±1.84c	1.65±0.63a	0.68±0.22d	-1.09±0.02c
F-test	**	**	**	**	**	
CLON	ICS95	3.28±1.06a	11.95±2.95a	1.04±0.39a	1.07±0.34a	-0.71±0.28a
	ICS60	3.04±0.78a	11.26±2.99a	1.16±0.60a	1.00±0.32a	-0.67±0.31a
	CCN51	2.68±0.64a	10.53±3.01a	1.27±0.48a	0.90±0.33a	-0.67±0.30a
F-test	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	n.s.	

Datos colectados al finalizar el experimento entre las 9 y 10 am. a, b, c Medias ± SE con diferente letra en la columna presentan diferencias estadísticas de acuerdo a la prueba de Tukey. \*\* (  $P < 0.01$  ), \* (  $P < 0.05$  ), n.s. no significancia.

Para T el mayor valor se alcanzó con 100AD y la disminución ( $P < 0,01$ ) fue del 19,5% para 75AD; los tratamientos 50 y 0AD de restitución presentaron igual comportamiento estadístico y una reducción de 31,1% y 40,5% respectivamente (Figura 5-4B).

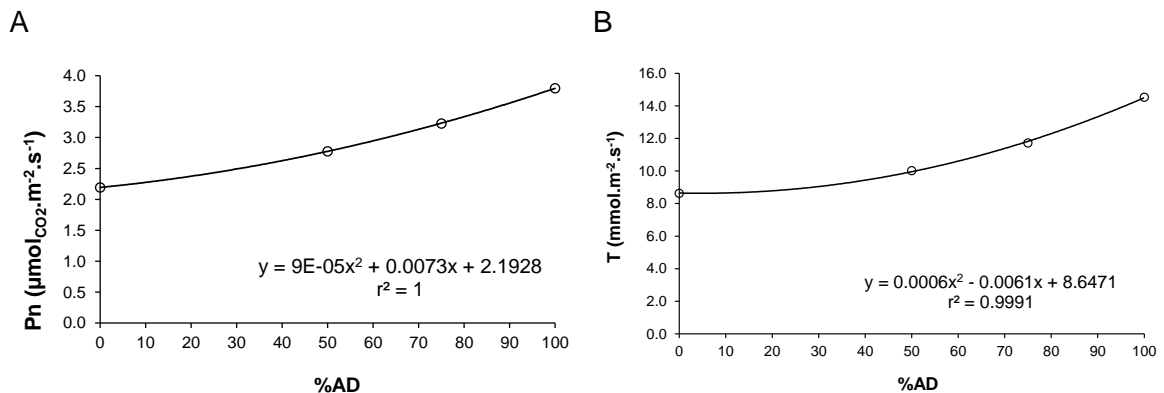


Figura 5-4. A) Comportamiento de la fotosíntesis –Pn- y (B) transpiración –T- de tres clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible del suelo en la etapa de establecimiento. Datos tomados al final del experimento 394 ddt con luz natural.

gs y rs presentaron relación inversa (figura 5-5A) a medida que disminuye el agua disponible en el suelo aumenta rs y disminuye gs. La mayor resistencia ( $1,65 \text{ s}\cdot\text{cm}^{-1}$ ) y menor conductancia ( $0,68 \text{ cm}\cdot\text{s}^{-1}$ ) se presentó para el tratamiento 0AD. El aumento de la

resistencia fue del 52% con relación al tratamiento 100AD y la disminución en la conductancia fue de 48,5%.

Los rangos de los valores en Pn son similares a los reportados en la literatura (Jaimez et al., 2008; Pereyra et al., 2007; Tezara et al., 2009). Si bien fue mayor disminución en Pn, gs y T en plantas sometidas a déficit hídrico, con relación a las no estresadas (100 y 75 AD), las diferencias encontradas no fueron similares a las reportadas por Araque et al. (2012) quienes encontraron reducciones en 60% de gs que repercutieron en reducciones hasta del 73% en Pn y T bajo condiciones de sequía. Tezara et al. (2009) encontraron que en la mayoría de los genotipos de cacao criollo Pn no disminuyó con la sequía, a diferencia de los genotipos de cacao Trinitario y cacao tipo Forastero, por lo que esta disminución en Pn podría tener un efecto genético.

El potencial hídrico de la hoja ( $\Psi_f$ ) presentó valores menores para los tratamientos con menor contenido de agua disponible en el suelo y aumentó de manera lineal, directa y proporcional a los contenidos de restitución de humedad (Figura 5-5B).

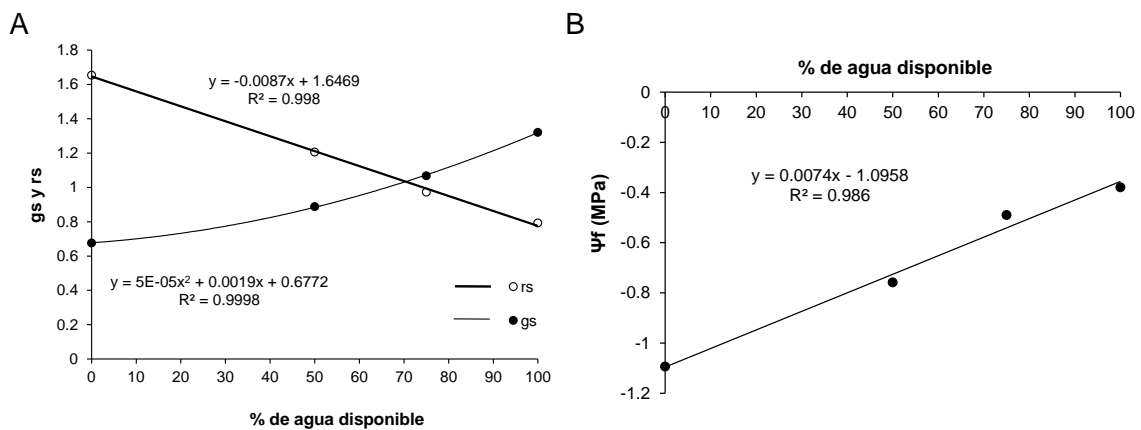


Figura 5-5. Comportamiento de la conductancia –gs-, resistencia estomática –rs- (A) y potencial hídrico foliar – $\Psi_f$ - (B) en clones de cacao (*Theobroma cacao* L) sometidos a cuatro condiciones de agua disponible del suelo durante el primer año de establecimiento. Datos tomados al final del experimento 394 ddt con luz natural.

El déficit hídrico tuvo un efecto directo en la disminución del potencial hídrico de la hoja y este a su vez con la gs y Pn. La correlación entre un bajo  $\Psi_f$  y un bajo valor en Pn también fueron encontrados en cacao por Joly (1987), quien demostró que existe una alta disminución en Pn y aumentos en rs cuando el  $\Psi_f$  disminuye entre 0,8 a 1,3 MPa.

### ▪ **Tendencia diurna en el intercambio de gases y potencial hídrico**

Con el fin de evaluar la respuesta de  $P_n$  a la radiación, la temperatura y la humedad relativa se tomaron lecturas a lo largo del día (diurnas) a intervalos de 2 horas. La Figura 5-6A presenta un comportamiento de  $P_n$  con dos valores máximos (en la mañana y la tarde) con disminución al medio día, conocida como depresión del medio día de la fotosíntesis. El primer valor máximo se presenta entre las 6 y las 9 horas para disminuir en la lectura del medio día. Con relación a las lecturas entre las 9 y 12 horas se observa claramente que la disminución en  $P_n$  fue proporcional al déficit de agua en el suelo, 100AD fue del 15% y del 63% para 0AD. Los valores más altos de  $P_n$  para la lectura de las 12 horas correspondieron al tratamiento de 100AD con  $3,8 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  y el menor valor fue para el tratamiento 0AD con  $0,8 \mu\text{mol}_{\text{CO}_2} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  lo que refleja una disminución del 75% a esa hora del día. En la lectura de las 15 horas se alcanza un nuevo máximo de  $P_n$  que no supera el máximo alcanzado a las 9 horas para después disminuir hacia el final de la tarde. Con relación a  $T$  el efecto de los tratamientos de restitución de humedad en el suelo tienen una relación directa y proporcional al igual que como lo fue con  $P_n$  es decir, a mayor disponibilidad de agua en el suelo mayor es  $T$  y  $P_n$ . Sin embargo en el comportamiento diurno descrito para  $T$  en la figura 5-6B, presenta una relación inversa a cómo se comporta  $P_n$  en la figura 5-6A. Al comparar las dos gráficas a lo largo del día, se aprecia que a medida que aumenta  $P_n$  disminuye  $T$ . De acuerdo a las especificaciones del equipo utilizado, el Li-6200 no mide la transpiración real, la estima a través de la medición de la conductancia de la capa límite de la hoja, la cual es afectada a su vez por las condiciones del ambiente de la hoja. Normalmente los contenidos de humedad al interior de la cámara se elevan una vez se cierra para la lectura, estos valores de HR en horas de la mañana y la tarde (6 am 98,4% y 6 pm 85,9%) superan los valores límite sobre los cuales el equipo puede asegurar lecturas adecuadas, lo que puede sobrevalorar la estimación de  $T$ . Sin embargo los resultados de  $P_n$  fueron muy consistentes. Los datos obtenidos entre las 9 am y las 15 horas que es el periodo de interés, se hicieron bajo condiciones adecuadas de HR y concentración de  $\text{CO}_2$  ambiental. Durante este periodo se observa el descenso en  $P_n$  y aumento en  $T$ , los cuales coinciden con aumento de concentración interna de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) y los mayores valores de  $\Psi_f$  (Figura 5-6CD). Estos datos son interesantes debido a que la disminución de  $P_n$  en ese intervalo de tiempo, normalmente se atribuye a disminución en la  $g_s$  por cierre estomático pero no explicaría el aumento de  $T$  al medio día.

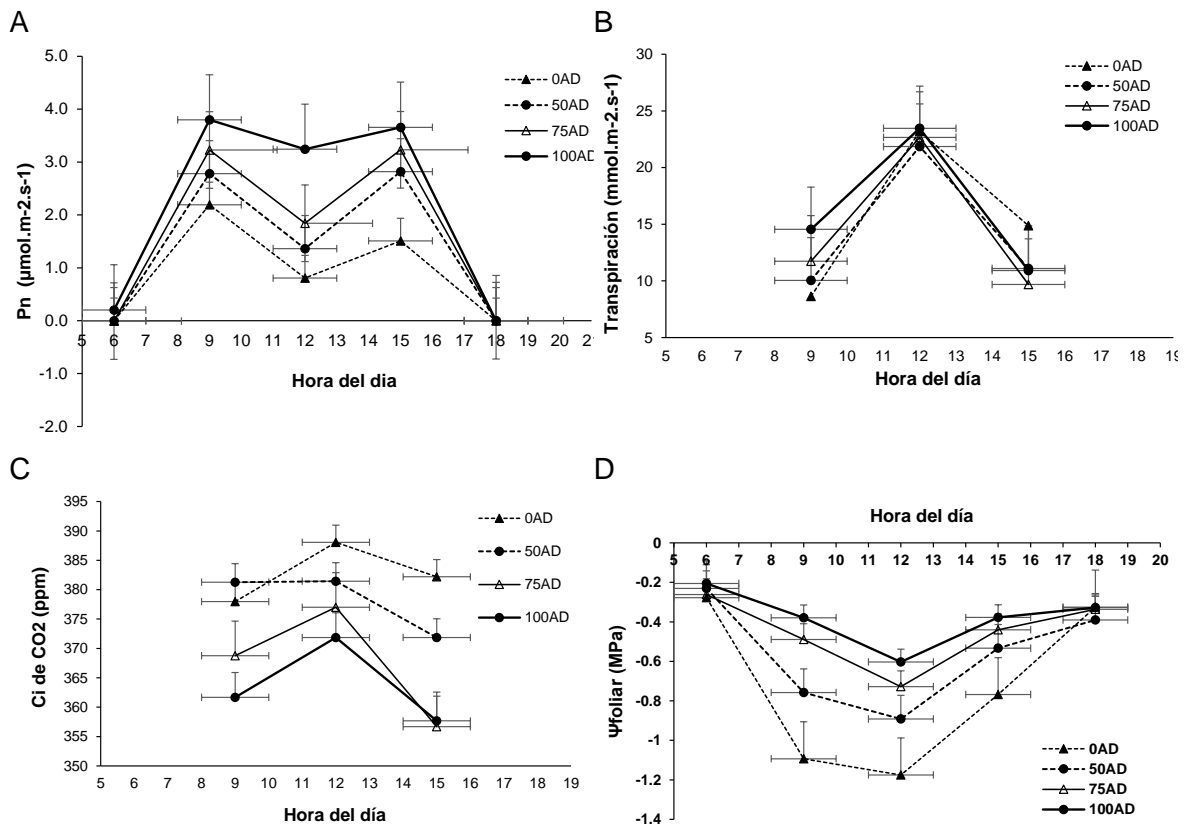


Figura 5-6. Tendencias diurna de la variación de la fotosíntesis neta -Pn- (A); transpiración -T- (B); concentración interna de CO<sub>2</sub> -Ci- (C) y potencial hídrico - $\Psi_f$ - (D) en hojas de cacao (*Theobroma cacao* L) bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo. Datos tomados con luz natural.

Los valores de  $\Psi_f$  al medio día fueron mayores para plantas regadas (-0,6 MPa) con relación a las estresadas (-1,2 MPa), así la disminución en  $\Psi_f$  en estas pudo afectar la Pn. De Almeida y Valle (2010) reportan que la disminución de Pn al disminuir  $\Psi_f$  de -0,8 a -2,0 MPa también reduce de manera importante el movimiento de fotoasimilados. En atmósferas secas con valores de DPV entre 1 a 3,5 kPa la gs empieza a disminuir indicando un posible cierre estomático (Carr y Lockwood, 2011). Los valores de DPV se incrementaron desde 1,3 kPa a las 9 am hasta 2,7 kPa a las 3 pm (Anexo 5-7) lo que debería influir en la disminución de la gs, Pn y por lo tanto T. La razón del aumento de T al medio día puede estar en que el cierre estomático en cacao no es considerado como eficiente debido a la transpiración cuticular (De Almeida y Valle, 2010) que causa una baja eficiencia en el control de la pérdida de agua. De otro lado, Carr y Lockwood (2011) plantean que cacao es una especie que no controla muy bien el cierre de estomas pues se abren con muy bajas intensidades de luz y pueden permanecer totalmente abiertos a pleno sol en plantas bien regadas, esto podría de cierta manera explicar el aumento de T. Los

incrementos de Ci deberán obedecer a otra explicación diferente a la regulación del cierre estomático y el papel de la gs.

En el punto de máxima Pn a las 9 am se encontró adicionalmente que la temperatura de la hoja (Tf) y el contenido interno de CO<sub>2</sub> (Ci) fueron superiores para el tratamiento con mayor estrés hídrico con relación a los más hidratados (Figura 5-7). Tf Para 0AD fue de 34,4°C y disminuyó a medida que el contenido de agua en el suelo fue aumentando. La diferencia con relación a 50AD fue de 1,1°C y con 100AD fue de 1,5°C. La diferencia de temperatura entre 50, 75 y 100AD estuvo alrededor de los 0,4°C. Para Ci el mayor valor fue 381 ppm para 50AD siendo muy similar a 0AD. Los valores más bajos fueron para 75 y 100AD con 369 y 361 ppm respectivamente. La relación Ci/Ca fue bastante alta para todos los tratamientos (0AD=0,90; 50AD=0,89; 75AD=0,87 y 100AD=0,85) lo que indica deficiencia en el suministro de CO<sub>2</sub> atmosférico causado por reducción en la fijación del CO<sub>2</sub> o por cierre estomático prematuro influenciado progresivamente por los contenidos de humedad del suelo, como se vio anteriormente.

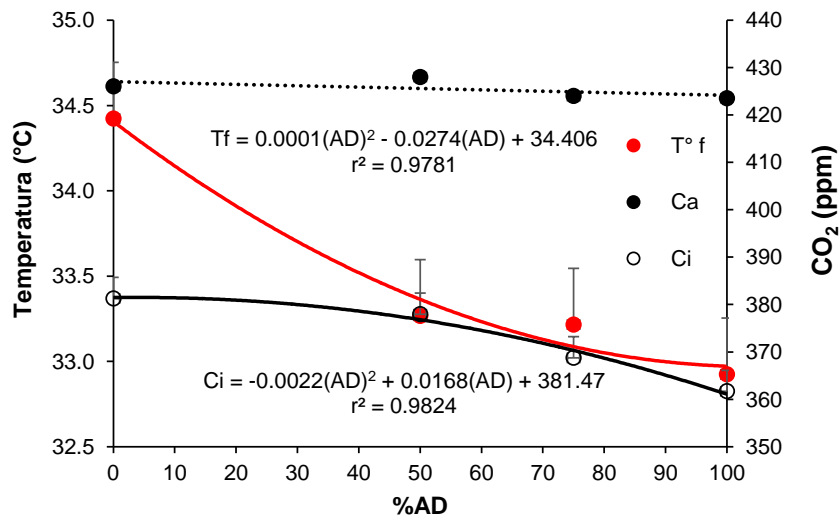


Figura 5-7. Relación entre la concentración de CO<sub>2</sub> atmosférico (Ca), concentración interna de CO<sub>2</sub> (Ci) y temperatura de la hoja (Tf) según los contenidos de agua disponible en el suelo 394 ddt. Datos tomados bajo luz natural.

Sin embargo, adicionalmente a la resistencia dada por el estoma y la regulación en el movimiento del agua por la disminución en  $\psi_f$  por posible ajuste osmótico (AzT y Pro), también es posible inferir la disminución del gradiente de difusión de CO<sub>2</sub> de la fase líquida a nivel del mesófilo. Adicionalmente la disminución de la pérdida de calor por evaporación aumentó la temperatura de la hoja (Tf), incrementando la fotorrespiración. Estudios

recientes que relacionan  $C_i$ ,  $g_s$  y  $T$  bajo situaciones de estrés hídrico, indican que adicionalmente al papel de la  $g_s$  es necesario considerar la conductancia del mesófilo (Keenan et al., 2010b) y la temperatura óptima para la  $P_n$  (Duursma et al., 2014), procesos que explicarían la disminución del  $C_i$  interno a medio día.

#### ▪ Curva de saturación lumínica

Con relación a la radiación, los datos puntuales de densidad de flujo fotónico (DFF) obtenidos entre el amanecer hasta los máximos valores alrededor de medio día estuvieron en el rango de 0 a 720  $\mu\text{mol}_{\text{fotones}}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Se promediaron las lecturas de  $P_n$  para cada tratamiento de humedad del suelo de acuerdo a la siguiente escala de DFF: 0, 10, 20, 30, 50, 100, 150, 200, 300, 400, 500, 600  $\mu\text{mol}_{\text{fotones}}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ . Bajo condiciones de luz natural. Los resultados en la aplicación del modelo hiperbólico de Michaelis Menten se observan en el anexo 5-8. A partir de las regresiones no lineales obtenidas:

$$\begin{array}{ll} P_n (0AD) & = -1.47+(4.28*DFF)/(26.47+DFF) & r^2 = 0.88 \\ P_n (50AD) & = -1.15+(4.63*DFF)/(34.23+DFF) & r^2 = 0.95 \\ P_n (75AD) & = -0.94+(4.99*DFF)/(45.03+DFF) & r^2 = 0.94 \\ P_n (100AD) & = -0.24+(5.26*DFF)/(70.03+DFF) & r^2 = 0.95 \end{array}$$

Se generaron las curvas de saturación por luz, Figura 5-8. La relación entre la asimilación neta de  $\text{CO}_2$  y DFF para los cuatro tratamientos describen una hipérbola rectangular donde se distinguen varias etapas: una primera donde la curva corta el eje de las abscisas dando un valor para DFF en el que no hay asimilación neta de  $\text{CO}_2$ , es decir, las pérdidas de carbono por respiración y la fijación fotosintética se igualan, este punto es llamado punto de compensación lumínica ( $p_{cl}$ ). A partir de allí la prolongación de la curva hasta cortar el eje de las ordenadas genera el dato de la respiración ( $R$ ). Una segunda fase de la curva comprende el momento en que la relación entre  $P_n$  y DFF es creciente y prácticamente lineal que responde a la eficiencia en la utilización de la luz por los cloroplastos o máximo rendimiento cuántico de la fotosíntesis ( $\phi$ ). Estas dos primeras fases dependen directamente de la luz.

Una tercera fase donde la pendiente se hace menor debido que el rendimiento del flujo de fotones (DFF) va disminuyendo hasta un punto (convexidad de la curva) donde no hay aumentos importantes en la fotosíntesis, esta etapa es conocida como punto de saturación lumínica ( $p_{sl}$ ). A este nivel se alcanza la fotosíntesis máxima ( $P_{max}$ ) que comprende tanto  $P_n$  como  $R$ . A partir del punto de convexidad donde aún se considera un efecto importante

de la luz, la limitación en la fijación de CO<sub>2</sub> depende más de la disponibilidad del mismo y de la eficiencia bioquímica.

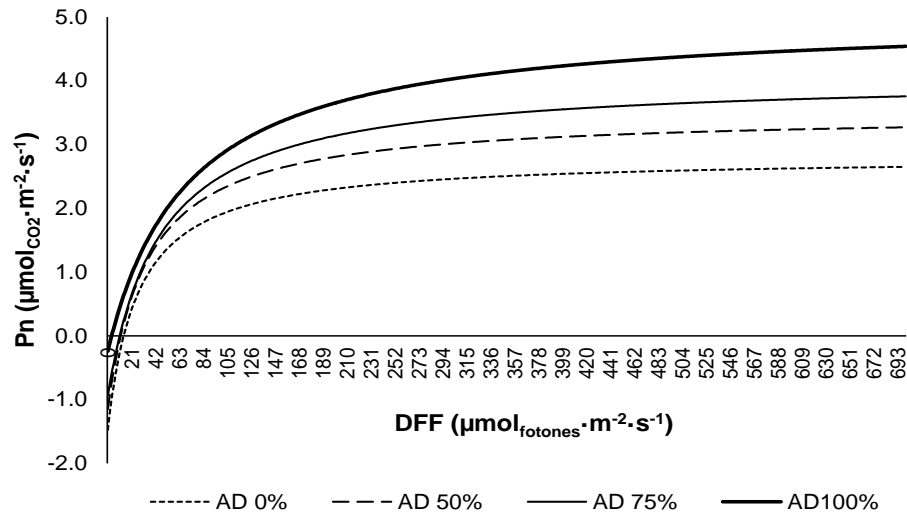


Figura 5-8. Curvas de saturación fotosintética por luz, en cacao (*Theobroma cacao* L.) al aplicar el modelo hiperbólico de Michaelis Menten, para cuatro tratamientos de restitución de agua disponible en el suelo. Lecturas tomadas con fuente de luz natural.

Los valores estimados para los puntos característicos de este tipo de regresión indican que los tratamientos de humedad del suelo afectaron los valores de Pmax, pchl, R y psl (tabla 5-3). Pmax,  $\phi$ , y psl presentaron incremento en sus valores de manera proporcional a medida que aumentaba AD en el suelo. Para R y pchl el comportamiento fue inverso.

La  $\phi$  se comportó de manera proporcional a Pmax y psl a medida que aumentaba la eficiencia cuántica aumentaba el punto de saturación lumínica y la fotosíntesis máxima. Los valores de Pmax son similares y más altos para 75 y 100AD el incremento con relación a 50AD es de 13% y del 19% para con 0AD. El punto de inflexión asociado al psl alcanzó los valores más altos para 100 y 75AD (140 y 90  $\mu\text{mol}_{\text{fotones}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  respectivamente). Las plantas en los tratamientos con menor AD en el suelo alcanzaron sus máximos incrementos en Pmax a muy bajos valores de DFF, 58 y 64  $\mu\text{mol}_{\text{fotones}} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  para 0AD y 50 AD respectivamente. Si bien los datos de pchl y  $\phi$  indican un efecto limitante del estado hídrico del suelo en la eficiencia del uso de la radiación por las plantas de cacao; el factor limitante fue la disponibilidad de CO<sub>2</sub>.

Tabla 5-3. Parámetros obtenidos del modelo Michaelis Menten para estimar la eficiencia fotosintética de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometido a cuatro condiciones de humedad del suelo.

Tratamiento		P <sub>max</sub>	R	pcl	φ	Psi* (2b)	Pn a sl máxima
0AD	-1,3 MPa	4.3	1.47	14.0	0.048	54	2,66
50AD	-0,11 MPa	4.6	1.15	11.3	0.056	68	3,24
75AD	-0,21 MPa	5.0	0.94	10.4	0.059	90	3,76
100AD	-0,03 MPa	5.3	0.24	3.3	0.065	140	4,49

R: respiración ( $\mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). P<sub>max</sub>: Fotosíntesis máxima o capacidad fotosintética ( $\mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) dada por el modelo. Pcl: punto de compensación lumínica dado por el modelo ( $\mu\text{mol}.\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). φ: Rendimiento fotosintético ( $\mu\text{mol}_{\text{CO}_2}/\mu\text{mol}_{\text{fotones}}$ ). \*psi: punto de saturación lumínica dado por el modelo ( $\mu\text{mol}.\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ). \*\*slmax: Se consideró saturación lumínica máxima:  $700 \mu\text{mol}.\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ .

El hecho de presentarse valores altos en R para las condiciones más limitantes en agua disponible 0AD ( $1,47 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) influye en el pcl, pues se requiere mayor DFF ( $14,0 \mu\text{mol}_{\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}}$ ) para compensarla, a diferencia de los tratamientos de mayor humedad en el suelo donde R va disminuyendo progresivamente al igual que sus requerimientos de luz, hasta valores muy bajos de R cuando el suelo no presenta limitantes por agua disponible (100AD)  $0,24 \mu\text{mol}.\text{CO}_2.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  a  $3,3 \mu\text{mol}_{\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}}$ . R fue aparentemente el parámetro más sensible, tanto para las plantas con déficit y como sin déficit hídrico debido a los efectos en Pn.

Los datos reflejan el comportamiento de una planta C<sub>3</sub> que se satura con bajas intensidades de radiación. El 50% de Pn a saturación lumínica máxima (slmax) se alcanza en todos los tratamientos a un rango muy bajo de DFF ( $50$  a  $64 \mu\text{mol}.\text{fotones}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ) característico de plantas C<sub>3</sub> que crecen a la sombra. El efecto positivo de la mayor disponibilidad de agua en el suelo se observa cuando aumentan los valores de DFF para obtener el 80 y 90% de Pn a slmax en los tratamientos con mayor disponibilidad de agua en el suelo, debido a que R es menor, lo que aumentó la fijación de CO<sub>2</sub>. Los valores reportados de radiación saturante en hojas maduras de cacao varían según De Almeida y Valle (2007a) desde 6 a 30% de radiación total y los mayores niveles de Pn se alcanzan entre  $400$  a  $700 \mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  (Balasimha et al., 1991). Incrementos del 50% en Pn se alcanzan rápidamente entre  $50$  a  $400 \mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  de RFA, pero incrementos hasta  $1.500 \mu\text{mol}.\text{m}^{-2}.\text{s}^{-1}$  no tienen ningún efecto sobre Pn (De Almeida y Valle, 2010).

Al saturarse a niveles tan bajos de radiación el contenido hídrico de la hoja tuvo un papel importante en la fotosíntesis, específicamente en la regulación y disipación del exceso de energía calórica en forma de vapor. Al disminuirse el contenido de agua aumenta la temperatura de las hojas en los tratamientos sometidos a estrés hídrico, lo que pudo influir

directamente en el aumento de la fotorrespiración. Adicionalmente, los niveles de ChT reportados entre tratamientos sugieren, que el aumento de temperatura de la hoja, asociado a la disminución gradual de los contenidos de AD del suelo influyó en la disminución de los contenidos de pigmentos fotosintéticos. Al no utilizar toda la energía absorbida por las clorofilas, podría quedar energía en exceso que puede desencadenar reacciones oxidativas en los centros de reacción del aparato fotosintético presentando indirectamente fotoinhibición. Acheampong et al. (2013) reportan evidencias de fotoinhibición reversible y no reversible en cacao durante el primer año de establecimiento, pero esta es dependiente de las condiciones ambientales, especialmente de la relación entre la radiación y el DPV según sea la época húmeda o seca. Las épocas húmedas favorecen altas tasas de Pn bajo sombrero leve y las épocas secas con mayor radiación aumentan la temperatura y el DPV lo que lo puede disminuir Pn en sombríos leves, pero Pn aumenta en los niveles con mayor sombreado, al disminuir temperatura y DPV. La diferencia con relación a este experimento fue que las plantas de cacao no estuvieron sometidas a diferente exposición de radiación solar, y la condición de déficit hídrico fue gradual (0 a 100AD) continua y por largo tiempo. El efecto acumulado afectó la eficiencia cuántica y por lo tanto Pn, fue muy probable que se presentara fotoinhibición hacia el mediodía, inducida por alta temperatura y déficit hídrico, la cual podría considerarse como reversible para en las plantas que crecieron sin déficit hídrico (100AD) y no reversible en las plantas que crecieron con déficit permanente de agua. El efecto no reversible podría estar dado con mayor severidad en los tratamientos 50 y 0AD por el efecto acumulativo en el tiempo del estrés por las condiciones climáticas extremas al medio día, especialmente de temperatura y humedad relativa que al afectar Pn, de manera progresiva y efecto acumulativo va disminuyendo la producción total de biomasa en comparación con 75 y 100AD. Según Long et al. (1994) un efecto acumulativo puede en condiciones normales disminuir hasta en un 10% la biomasa final. Zhu et al. (2010) describen reducciones importantes en la fijación de carbono en plantas C<sub>3</sub> bajo estas condiciones de estrés temporal, superiores al 30%. En este caso la reducción final de MS entre el tratamiento bien hidratado (100AD) y con mayor déficit hídrico (0AD) fue del 35% en promedio para los tres clones.

▪ **Contenido de clorofilas**

Los resultados de los contenidos de clorofila a (Cha) y clorofilas totales (ChT) presentaron diferencias ( $P < 0,01$ ) para el factor AD. Los clones evaluados no presentaron diferencias estadísticas para los contenidos de clorofilas en sus tejidos, sin embargo cuando fueron sometidos a condiciones de estrés hídrico (0 y 50AD) los contenidos de Cha y ChT disminuyeron ( $P < 0,01$ ) con relación a los tratamientos con mayores contenidos de agua disponible en suelo 75 y 100AD (Tabla 5-4).

Los contenidos de Cha y ChT fueron menores en los tratamientos con menor disponibilidad hídrica 0 y 50AD ( $P < 0,01$ ) y aumentaron en los tratamientos con mayor disponibilidad hídrica (75 y 100AD). Figura 5-9A. Los contenidos de clorofilas no variaron dentro de cada tratamiento durante todo el día disminuyendo en todos los casos al atardecer (Figura 5-9 B-D). Los contenidos de Chb permanecieron constantes en todos los tratamientos no presentaron diferencias ( $P < 0,01$ ) entre clones ni tratamientos de restitución de agua.

Las concentraciones de clorofila a, b y total disminuyeron sus valores en los tratamientos con mayor déficit hídrico (0 y 50 AD); los tratamientos con 75 y 100AD fueron estadísticamente iguales (tabla 5-4 figura 5-9A).

Tabla 5-4. Contenidos de clorofilas (Cha, Chb y ChT) en plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidas a cuatro condiciones de humedad del suelo. Datos tomados 395 ddt.

	Tratamientos	n	Cha (mg.l <sup>-1</sup> )	Chb (mg.l <sup>-1</sup> )	ChT (mg.l <sup>-1</sup> )
AD	100	12	2.438±0.169 a	0.515±0.041 a	2.917±0.233 a
	75	12	2.454±0.193 a	0.530±0.038 a	2.996±0.230 a
	50	12	2.112±0.142 ab	0.408±0.036 a	2.388±0.147 ab
	0	12	1.595±0.157 b	0.349±0.030 a	1.880±0.194 b
	<b>F-test</b>		<b>**</b>	<b>**</b>	<b>**</b>
CLON	CCN51	16	2.308±0.192 a	0.503±0.043 a	2.881±0.243 a
	ICS60	16	1.988±0.135 a	0.402±0.025 a	2.283±0.124 a
	ICS95	16	2.155±0.183 a	0.447±0.040 a	2.472±0.234 a
	<b>F-test</b>		<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>

. a, b, c Medias con diferente letra en la columna presentan diferencias estadísticas de acuerdo a la prueba de Tukey \*\* ( $P < 0.01$ ), \* ( $P < 0.05$ ), n.s. no significancia.

El comportamiento diurno (Figura 5-9 C-D) no presentó diferencias entre los datos de la mañana y la tarde, tan solo una leve disminución al final del día en el atardecer, pero si reflejó claramente la reducción de clorofila entre los tratamientos con mayor estrés (0 y 50AD) respecto a los no estresados (75 y 100AD). Resultados similares fueron obtenidos

por (Ahmed et al., 2008) en experimentos de estrés hídrico realizados con siete variedades distintas de *Vicia faba*, y por Guerfel et al. (2009) en *Olea europea*. Anjum et al. (2011) encontraron un comportamiento semejante en diferentes cultivos, aclarando que el efecto es dependiente de la duración y severidad de la sequía.

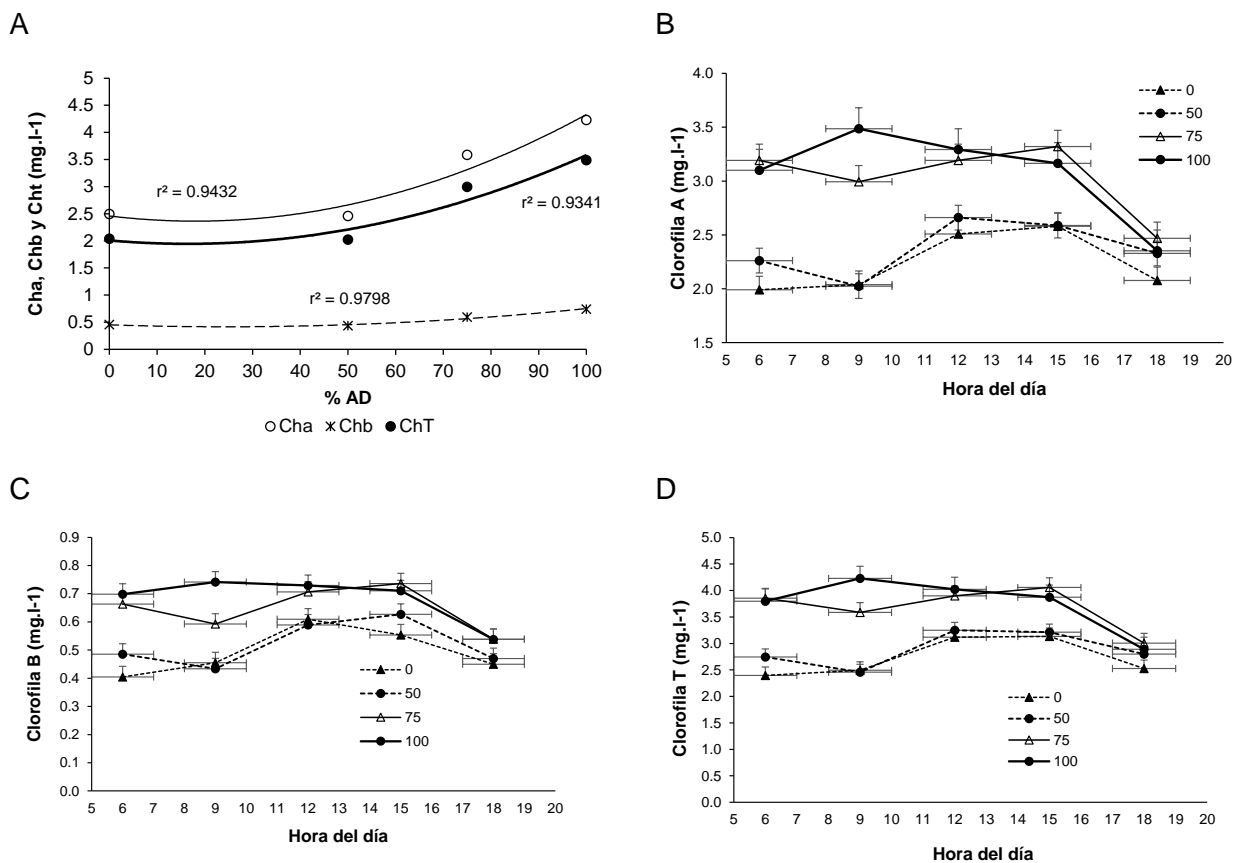


Figura 5-9. (A) Contenidos de clorofila a, b y total (B) (C) y (D) Comportamiento diurno en los contenidos de Cha Chb y ChT en clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a cuatro regímenes distintos de disponibilidad hídrica en el suelo.395 ddt. Cha =  $0.000AD^2 - 0.0106AD + 2.4588$ ; ChT =  $0.0002AD^2 - 0.0077AD + 2.008$ ; Chb =  $6E-05AD^2 - 0.0029AD + 0.4514$ .

La disminución en los contenidos de clorofilas pudo ser un mecanismo no estomático que junto a otros mecanismos estomáticos, causaron la reducción en la fotosíntesis y en la producción primaria de asimilados de la planta. La desintegración de los cloroplastos para los niveles de humedad más bajos (0AD) pudo ser otra respuesta que podría explicar esta reducción, al no poder disipar el exceso de energía captada se generan especies reactivas de oxígeno que pueden afectar la integralidad de la membranas del cloroplasto (Liu et al., 2011a).

### 5.3.3 Respuestas bioquímicas (azúcares, prolina y potasio)

Los resultados de las variables bioquímicas Prolina (Pro), azúcares totales (AzT) y potasio (K) presentaron diferencias ( $P < 0,01$ ) para el factor AD. Para clones tan solo presentaron diferencias ( $P < 0,01$ ) para %K. No se presentaron diferencias estadísticas para la interacción entre clones y AD. Las variables Pro, AzT y K todos los materiales evaluados presentaron una tendencia entre lineal y cuadrática decreciente entre OAD y 100AD (Figura 5-10AB). Para Pro los valores más altos se presentaron para 0 y 50AD disminuyendo en el 56% para 75 y 100AD. Los contenidos de AzT fueron más altos (36,5%) en todos los clones para 0AD con relación a 100AD, los tratamientos 50 y 75AD presentaron valores estadísticamente similares.

Para el K con 0AD el clon ICS95 tuvo contenidos superiores en 62% con relación a ICS60 y CCN51 los cuales se comportaron estadísticamente igual ( $p < 0,01$ ). Esta amplia diferencia se vio reflejada a nivel del factor AD (tabla 5-5).

Tabla 5-5. Contenidos de Prolina (Pro), azúcares totales (AzT) y potasio (K) en plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidas a cuatro condiciones de humedad del suelo.

	Tratamientos	n	Prolina ( $\mu\text{g}\cdot\text{mg}^{-1}$ )	Azúcares ( $\text{mg}\cdot\text{g}^{-1}$ )	K (%)
AD	100	12	0.026±0.002 <b>b</b>	15.90±1.07 <b>b</b>	0.069±0.017 <b>c</b>
	75	12	0.034±0.002 <b>b</b>	19.89±1.06 <b>ab</b>	0.088±0.017 <b>c</b>
	50	12	0.044±0.003 <b>ab</b>	23.44±2.03 <b>ab</b>	0.189±0.043 <b>b</b>
	0	12	0.064±0.007 <b>a</b>	25.04±2.18 <b>a</b>	0.276±0.061 <b>a</b>
	<b>F-test</b>		<b>**</b>	<b>**</b>	<b>**</b>
CLON	CCN51	16	0.044±0.007 <b>a</b>	21.54±1.73 <b>a</b>	0.117±0.015 <b>b</b>
	ICS60	16	0.042±0.006 <b>a</b>	21.47±2.24 <b>a</b>	0.135±0.021 <b>b</b>
	ICS95	16	0.040±0.003 <b>a</b>	20.19±1.16 <b>a</b>	0.311±0.070 <b>a</b>
	<b>F-test</b>		<b>n.s.</b>	<b>n.s.</b>	<b>**</b>

Datos tomados 395 ddt. a, b, c Medias con diferente letra en la columna presentan diferencias estadísticas de acuerdo a la prueba de Tukey \*\* ( $P < 0.01$ ), \* ( $P < 0.05$ ), n.s. no significancia.

El tratamiento con menor agua disponible (0AD) presentó mayores cantidades de K en sus tejidos, con relación a 50AD la diferencia fue del 31,5% y del 75% con 75 y 100AD. En la figura 5-4B se puede observar que los clones ICS60 y CCN51 tuvieron los mismos contenidos de K en los tratamientos con mayor contenido de agua en el suelo.

Los altos niveles de Pro, AzT y K permitieron asumir la disminución del potencial osmótico en los tratamientos con mayor estrés hídrico y su papel protector, con la finalidad de mantener la turgencia de los tejidos y la función celular (Clifford et al., 1998; Gomes et al., 2010; Silva et al., 2010). Esta sería una respuesta a la intensidad del déficit hídrico del

suelo como ocurre con los tratamientos de 0 y 50% AD. Estos solutos son osmoprotectores ricos en grupos hidroxilo (-OH) por lo que al acumularse en el citoplasma ayudan a proteger a las proteínas celulares, enzimas y membranas celulares contra la deshidratación. Lo interesante de estos resultados es el probable papel que pueden tener a nivel del mesófilo, especialmente en la regulación del  $\Psi_f$ . La respuesta de acuerdo al comportamiento diurno (figura 5-10C-D) reflejó la alta sensibilidad a la intensidad del estrés hídrico, lo que puede ser considerado como posible mecanismo de aclimatación.

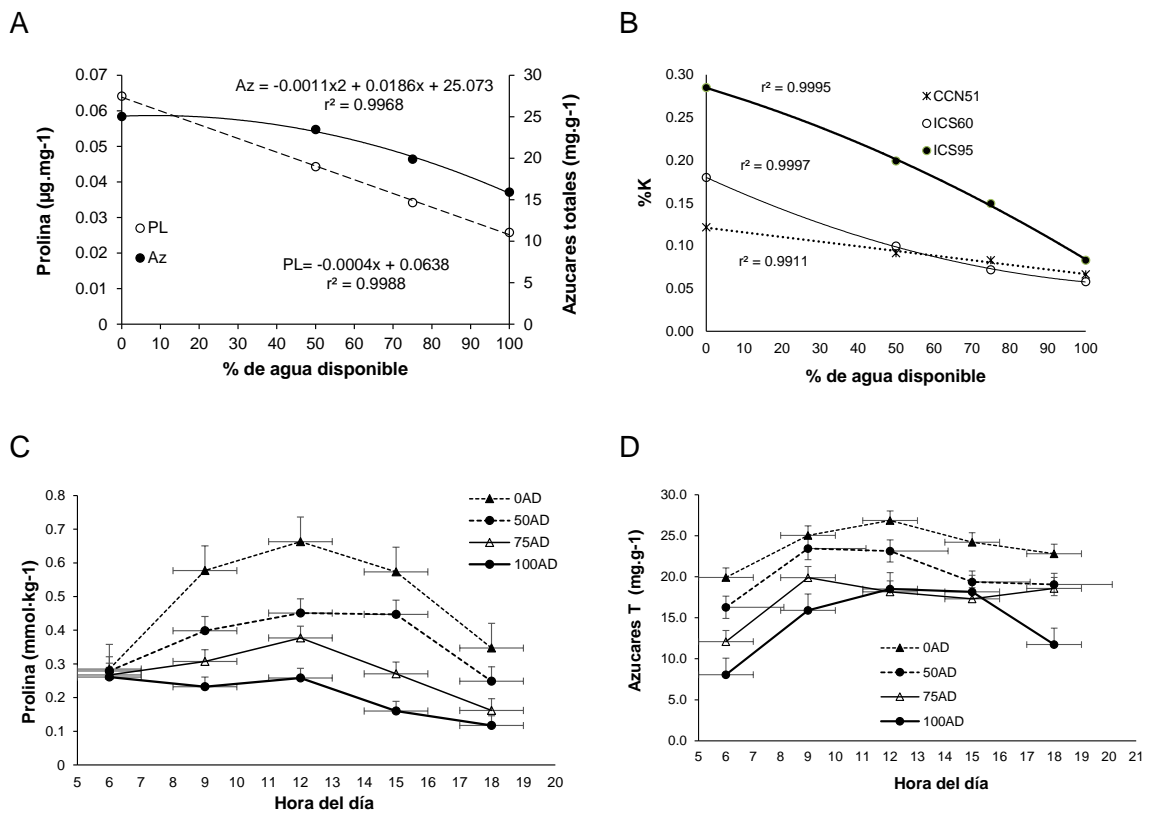


Figura 5-10. Contenidos de Prolina y azúcares totales (A); potasio (B); prolina diurno (C) y azúcares totales diurno (D) en tres clones de *Theobroma cacao* L. sometidos a cuatro regímenes distintos de disponibilidad hídrica en el suelo.

%K: ICS95:  $y = -7E-06x^2 - 0.0013x + 0.2846$ ; ICS60:  $y = 8E-06x^2 - 0.002x + 0.18$ ; CCN51:  $y = -0.0005x + 0.121$ .

El ajuste osmótico es un mecanismo bioquímico que ayuda a las plantas a aclimatarse a condiciones secas y salinas (Ramanjulu y Sudhakar, 2000). El efecto benéfico que tienen los azúcares, los aminoácidos libres y los iones inorgánicos en el ajuste osmótico para mantener la absorción de agua son bastante documentados (Ashraf et al., 2011; Sanders y Arndt, 2012). El cacao se considera como una planta altamente demandante de nitrógeno

y potasio, donde el potasio puede estar implicado en mecanismos ajuste osmótico rápido para algunos cultivares (De Almeida et al., 2002; Rada et al., 2005b). La extracción de nutrientes en cacao está asociada a los ritmos de crecimiento en términos de emisión de flujos foliares y ellos depende de la alternancia de épocas de lluvia y sequía, con la llegada de las lluvias se reactiva la brotación y los nuevos brotes necesitaran de nutrientes para crecer. La llegada de los nutrientes hacia los nuevos brotes depende a su vez del contenido hídrico en el sistema suelo-planta. Por lo tanto al no tener las condiciones hídricas necesarias para tomar nutrientes del suelo, son traslocados rápidamente desde las hojas maduras; sin embargo aunque Araque et al. (2012) identificaron ajuste osmótico en hojas de cacao criollo, no encontraron diferencias en la concentración de N-P-K.

El potasio está relacionado directamente con el cierre estomático, por lo que es de esperarse que las demandas en K en los tratamientos con menor disponibilidad de agua estén relacionados con el cierre estomático, en las relaciones hídricas y fotosíntesis, pues al cerrarse los estomas disminuye la disponibilidad de CO<sub>2</sub>. Según Calmark (2005) al inhibirse la reducción de CO<sub>2</sub> se intensifica la formación de especies reactivas de oxígeno (ERO) lo que provocaría un daño directo a nivel del cloroplasto y haría a las hojas más sensibles a la luz. Por lo tanto mantener altos niveles de K es necesario para mantener abiertos estomas, mantener la fotosíntesis y proteger el cloroplasto de daños oxidativos.

### 5.3.4 Variables de crecimiento y distribución de masa seca

- **Crecimiento**

Al final del experimento se encontraron diferencias altamente significativas ( $P < 0,01$ ) para los tratamientos de agua disponible (AD) con relación a la altura de la planta (AP), diámetro del tallo (DT) y área foliar (AF). No se encontraron diferencias estadísticas entre los clones evaluados ni para la interacción entre los dos factores (clones x AD). El tratamiento al 100AD presentó los valores mayores en AP, DT y AF ( $P < 0,01$ ). Para el caso del 75AD, DT y AF fueron mayores ( $P < 0,01$ ) que los tratamientos al 50 y 0AD (Tabla 5-6).

Durante los primeros 90 ddt AP, DT presentaron un comportamiento similar (Figura 5-11AB), para AP la tendencia en el crecimiento fue lineal durante el periodo de evaluación para los tratamientos de 100 y 75AD sin embargo la pendiente de 100AD fue mucho mayor

lo que permitió al final del periodo de evaluación, que este tratamiento presentara 25,5% de mayor altura con relación al 75AD. Para 0 y 50AD la tendencia fue cuadrática (Tabla 5-7) de tal manera que la altura disminuyo a partir de los 120ddt y a partir de los 150 ddt se acentuó la diferencia con relación a 75 y 100AD este periodo coincide con la primera poda de formación; como resultado final AP presentó una reducción del 36,3% con relación al mayor valor obtenido con 100AD (Figura 5-11A).

Tabla 5-6. Parámetros de crecimiento de tres clones de cacao sometidos a cuatro condiciones de agua disponible en el suelo. AP: altura de la planta; DT: diámetro del tallo; AF área foliar.

TRATAMIENTOS		AP (cm)	DT (cm)	AF (cm <sup>2</sup> )
AD	100	172,7 ± 8,4 a	3,8 ± 0,2 a	7,5 ± 0,2 a
	75	128,7 ± 2,8 b	3,2 ± 0,0 b	4,2 ± 0,3 b
	50	110,0 ± 2,8 b	2,8 ± 0,1 c	2,8 ± 0,2 c
	0	109,3 ± 2,1 b	2,7 ± 0,0 c	2,6 ± 0,3 c
F-test		**	**	**
CLON	CCN51	126,8 ± 7,5 a	3,2 ± 0,1 a	4,4 ± 0,5 a
	ICS60	132,4 ± 8,0 a	3,2 ± 0,2 a	4,3 ± 0,7 a
	ICS95	131,3 ± 10,5 a	2,9 ± 0,2 a	4,1 ± 0,7 a
F-test		n.s.	n.s.	n.s.

Datos tomados a 392 ddt: a,b,c medias ± S.E. con diferente letra dentro de cada columna difieren estadísticamente, prueba de Tukey ( $p < 0.01$ ). AD n= 12; CLON n=16. \*P < 0.05. \*\* P < 0.01. n.s. = no significativo.

DT presentó tendencia cuadrática de crecimiento para los cuatro niveles de AD. Sin embargo, el componente lineal del modelo presentó un coeficiente mayor para 75 y 100AD lo que se tradujo en un mayor diámetro entre los 90 y 300ddt resultando en incrementos en DT mayores al 26,3% al final del periodo de evaluación con relación a 0 y 50AD (Tabla 5-7 y Figura 5-11B).

AF presentó diferentes modelos en la tendencia de los datos para cada tratamiento de humedad en el suelo (Tabla 5-7) para 100AD el modelo cubico presentó tres etapas en el desarrollo del dosel, una de activo crecimiento del área foliar hasta 150ddt época en que se realizó la poda, en una segunda etapa continuó el aumento hasta los 300ddt pero con una tasa menor, momento a partir del cual se presentó un nuevo flujo de crecimiento de AF hasta los 394ddt donde se alcanzó los mayores valores. Para 75AD el comportamiento fue de aumento continuo en AF pero a una menor tasa, resultando en una disminución final de 44% con relación al tratamiento con 100AD. La tendencia en el comportamiento de AF para 0 y 50AD fue cuadrática; durante los primeros 150ddt se presentó los mayores valores

en estos dos tratamientos, a partir de la poda de formación AF no tuvo incrementos, al contrario, disminuyó hasta finales del periodo de evaluación (394ddt) resultando en valores inferiores del 65 y 63% con relación al máximo valor alcanzado por el tratamiento del 100AD (Figura 5-11C).

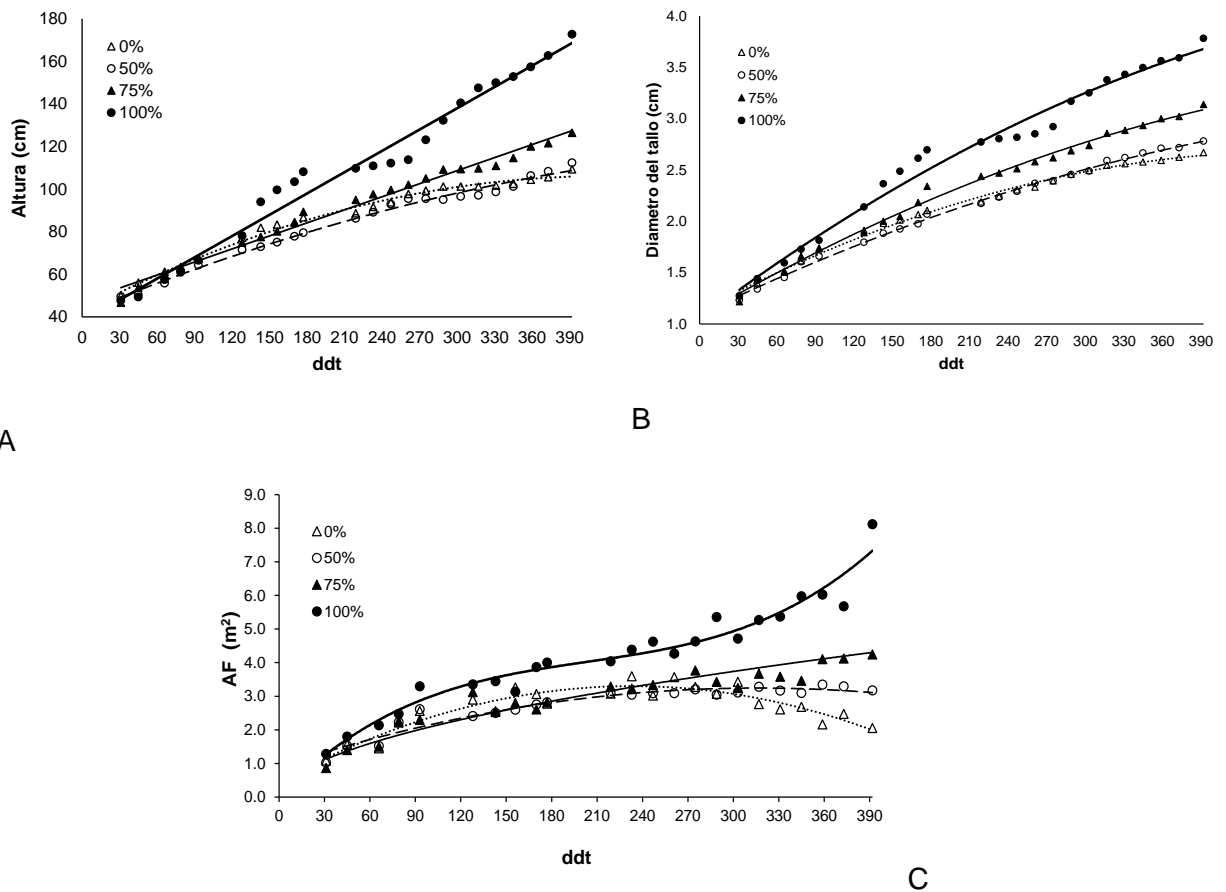


Figura 5-11. Tendencia en el comportamiento de: A) Altura de la planta (AP), B) diámetro del tallo (DT) y C) área foliar (AF). La línea indica la tendencia y ajuste del modelo a los datos puntuales.

El crecimiento es uno de los principales procesos fisiológicos sensibles a la sequía (Anjum et al., 2011; Hessini et al., 2009; Istanbuluoglu et al., 2009; Orchard y Saltos., 1987; Shao et al., 2008), los tratamientos más limitantes en humedad (0 y 50AD) redujeron el tamaño individual, la longevidad y finalmente el número de hojas. Esto puede ser atribuible en primer lugar a la reducción de la presión de turgencia (Anjum et al., 2011). Es conocido que la expansión de células sólo puede ocurrir cuando la presión de turgencia es mayor que el límite dado por la pared celular, por lo que el estrés hídrico suprime en gran medida la expansión y el crecimiento celular. La reducción en el tamaño de tallos y ramas también

se han reportado como limitante en la fase inicial de establecimiento en plántulas de *Albizzia*, *Erythrina*, *Eucalyptus microtheca*, *cítrus* y papa (Shao et al., 2008) en el anexo 5-9 se pueden observar cada una de las variables de crecimiento evaluadas por clon durante el transcurso del experimento en respuesta a las condiciones hídricas del suelo.

Tabla 5-7. Ecuaciones de regresión para los valores de Altura de la planta (AP), diámetros del tallo (DT) y área foliar (AF) de clones de cacao bajo cuatro condiciones de agua disponible en el suelo.

Variable	Tratamiento	Modelo	r <sup>2</sup>
AP (cm)	100AD	AP=37.897+0.3336ddt	0.9776
	75AD	AP=47.341+0.2043ddt	0.9855
	50AD	AP=41.834+0.2433ddt-2E-4ddt <sup>2</sup>	0.9898
	0AD	AP=42.668+0.3028ddt-4E-4ddt <sup>2</sup>	0.9903
DT (cm)	100AD	DT=1.0504+0.0094ddt-7E-6ddt <sup>2</sup>	0.9821
	75AD	DT=1.0776+0.0073ddt - 6E-6ddt <sup>2</sup>	0.9932
	50AD	DT=1.0946+0.006ddt-4E-6ddt <sup>2</sup>	0.9966
	0AD	DT=1.1245+0.0067ddt-7E-6ddt <sup>2</sup>	0.9941
AF (cm <sup>2</sup> )	100AD	AF=0.03+0.0456ddt -0.0002ddt <sup>2</sup> +3E-07ddt <sup>3</sup>	0.9487
	75AD	AF=0.1828ddt <sup>0.5291</sup>	0.9036
	50AD	AF=0.9092+0.0148ddt-2E-05ddt <sup>2</sup>	0.9233
	0AD	AF=0.4563+0.0244ddt-5E-05ddt <sup>2</sup>	0.8662

La reducción del área foliar fue el efecto más importante en el estudio y particularmente en el desarrollo del dosel después de los 150ddt una vez se realizó la poda. Para el tratamiento del 100AD se presentaron nuevos flujos de crecimiento los cuales fueron disminuyendo para 75AD y que fueron mucho menores en 50 y 0AD. Esto hace pensar que las respuestas el estrés hídrico puede influir de manera diferencial en hojas maduras y rebrotes nuevos. En hojas ya formadas y en proceso de crecimiento la regulación de su tamaño estaría en función de la menor pérdida de agua para mantener sus contenidos hídricos altos vía estomática (cierre) y no estomática (ajuste osmótico o resistencias a nivel del mesófilo) y favorecer su expansión. La regulación del desarrollo en los brotes nuevos se fundamentaría en el número de células y la plasticidad de las paredes para crecer a bajos niveles de turgencia. Al respecto Skiryecz e Inzé, (2010) enfatizan que en los rebrotes el tamaño final de la hoja depende del número de células madre activas en el ápice y de las tasas en la división y expansión celular. Sus trabajos adelantados en Arabidopsis y girasol (*Helianthus annuus*) indican que déficit hídrico en el suelo inducen endurecimiento

de las paredes celulares y bajo turgor, para lo cual la planta debe disminuir el potencial osmótico.

Como consecuencia del efecto de los tratamientos más estresantes (50 y 0AD) en el tiempo, la reducción en AF tuvo implicaciones en el desarrollo completo de la planta, puesto que al disminuir el área foliar se afectaba la fotosíntesis total (Rucker et al., 1995). De hecho, Fini et al. (2013) reportaron durante periodos de sequía en *Jatropha curcas* la disminución en el tamaño de la planta, el área foliar y número de hojas mediante mecanismos que incluyen abscisión selectiva de las hojas y una marcada disminución en las tasas de fotosíntesis neta y la eficiencia del uso del agua, los autores concluyen que esta estrategia permite que las plantas mantengan un sobre potencial hídrico durante el estrés y de esta manera recuperar de inmediato la tasa de asimilación neta cuando se reanude la disponibilidad de agua en las raíces. Sin embargo, esto sería válido solo para condiciones de estrés suave o periodos de estrés moderado.

- **Distribución de masa seca**

A diferencia de las medidas directas de crecimiento en campo, la variación de la masa seca determina ganancia o pérdida de material acumulado producto del metabolismo primario de la planta, ya sea en la formación de un órgano en particular o de la planta completa. En general, después de 395 ddt, se observó disminución de la biomasa con la disminución del contenido de humedad en el suelo. Se presentaron diferencias estadísticas entre los tres clones evaluados, mas no para la interacción con los niveles agua disponible en el suelo (Tabla 5-8).

A medida que el contenido de agua aumentó en el suelo, se incrementó a su vez el PSH (figura 5-12A). PSH presentó diferencias ( $P<0,01$ ) para 100 y 75AD con relación al 0 y 50AD que se reflejaron en un incremento del 61% en el peso seco. El clon ICS60 presentó los mayores valores ( $P<0,01$ ) con relación a ICS95 y CCN51 que presentaron reducción del 24,6%. El mayor incremento se alcanzó entre 0 y 75AD y se estabilizó entre 75 y 100AD (Figura 5-12A). El peso seco de la raíz (PSR) presentó diferencias estadísticas ( $P<0,01$ ) para el tratamiento del 100AD con relación a los demás contenidos de humedad, los cuales fueron estadísticamente iguales.

Tabla 5-8. Distribución de la masa seca en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a cuatro condiciones de humedad disponible en el suelo. PSH: peso seco hojas; PSR: peso seco raíz; PSTa: pesos seco tallos; PSTo: pesos eco total; R/A: Relación Raíz:parte aérea.

TRATAMIENTOS	PSH (g)	PSR (g)	PSTa (g)	PSTo (g)	R/A	
AD	100	222.4±18.1a	55.1±3.1a	160.4±8.0a	437.9±26.5a	0.15±0.01ab
	75	190.7±17.1ab	38.9±2.7b	149.1±11.6a	378.7±25.4ab	0.12±0.01b
	50	153.5±14.0bc	37.8±1.5b	132.0±8.3a	323.3±19.4bc	0.14±0.01b
	0	103.8±13.9c	42.3±1.6b	138.7±7.7a	284.8±21.7c	0.18±0.01a
F - test	**	**	n.s	**	*	
CLON	ICS60	204.1±19.8a	47.3±3.3a	162.6±6.5a	414.1±26.8a	0.13±0.01b
	CCN51	144.0±14.4b	43.4±2.2ab	122.7±7.6b	310.1±18.4b	0.17±0.01a
	ICS95	154.6±17.2b	39.9±2.4b	149.8±6.0a	344.3±23.2b	0.14±0.01b
F - test	**	*	**	**	*	

Datos tomados 395 ddt: a,b,c medias ± SE con diferente letra dentro de cada columna difieren estadísticamente, prueba de Tukey (  $p < 0.01$ ). AD n= 16; CLON n=12. \*P < 0.05. \*\* P < 0.01. n.s. = no significativo.

El clon ICS60 presentó los mayores valores ( $P < 0,05$ ) con contenidos de humedad del 100AD. Para los bajos contenidos de humedad (0 a 75AD) no presentaron aumentos en PSR, al contrario los valores más bajos de humedad presentaron un ligero incremento (no significativo estadísticamente), que después es superado ( $P < 0,01$ ) por el clon ICS60 al 100AD (Figura 5-12B). El PSTa no presentó diferencias estadísticas entre los contenidos de humedad del suelo, pero el clon CCN51 presentó los valores más bajos (24,5%) con relación a los mayores valores alcanzados por ICS60 e ICS95 ( $P < 0,01$ ). Los valores más altos se encontraron en estos dos clones entre 50 y 100AD, mientras que el clon CCN51 no presentó diferencias entre 0 y 100AD (Figura 5-12 C).

Los valores más altos para el peso seco total de la planta (PSTo) se presentaron para los niveles de mayor cantidad de agua en el suelo 75 a 100AD ( $P < 0,01$ ) independiente del clon, sin embargo el clon ICS60 presentó mayor acumulación de PSTo ( $P < 0,01$ ) con un comportamiento lineal desde 0 a 100AD con relación a los otros dos clones evaluados (Figura 5-12D). La relación peso seco raíz/peso seco parte aérea (R/A) presentaron relación inversa con los anteriores datos de partición de masa seca. Aunque si bien los valores de acumulación de masa seca por órgano y PSTo están correlacionados directamente con el AD y el clon CCN51 presentó menores valores con relación a ICS60 e ICS95, los valores más altos en R/A fueron para los contenidos más bajos de humedad en el suelo 0 a 75AD ( $P < 0,05$ ) y para el clon CCN51 ( $P < 0,05$ ) (Figura 5-12E).

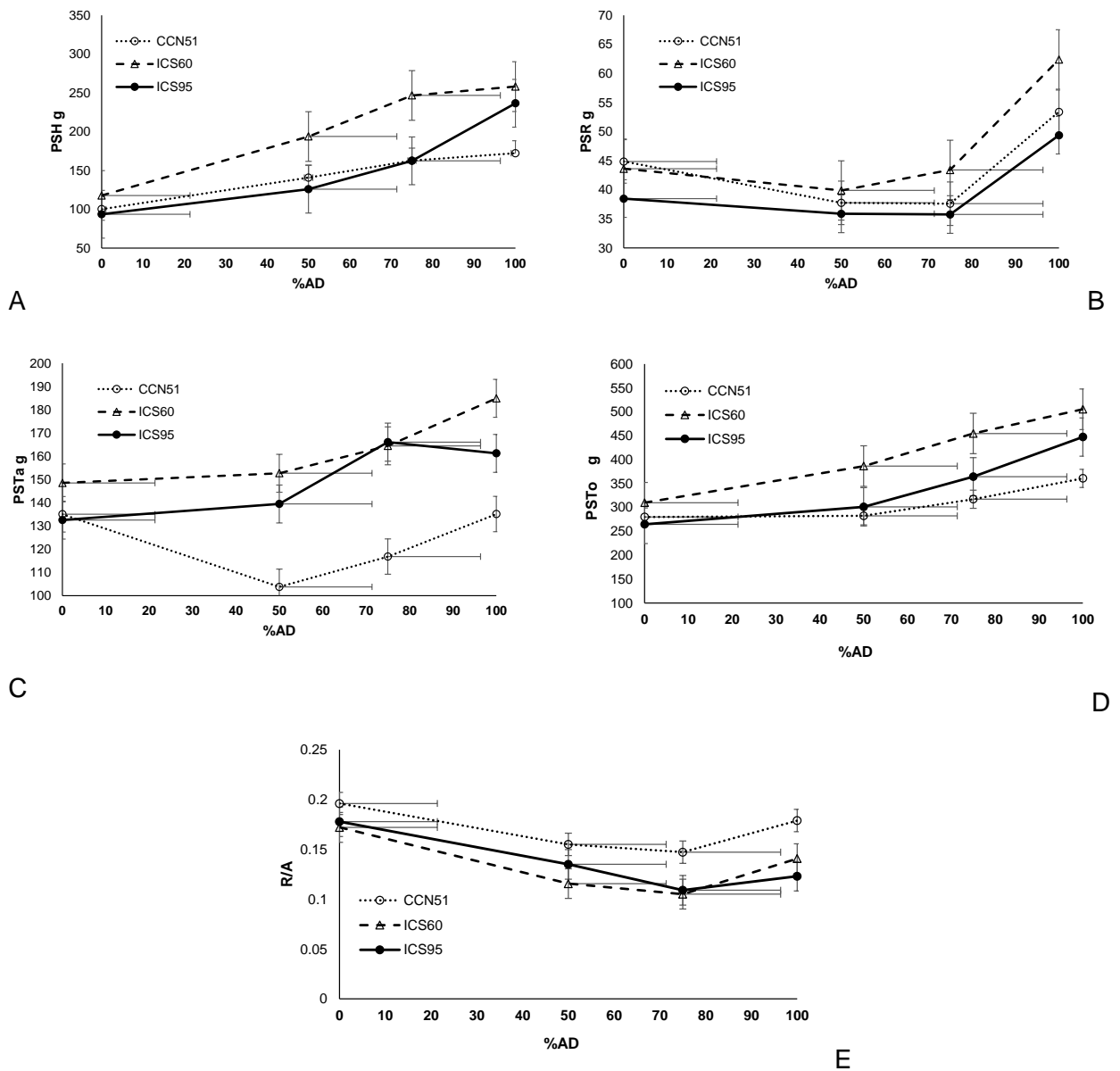


Figura 5-12. Asignación de masa seca por órgano A) peso seco de las hojas (PSH), B) peso seco del tallo (PSTa), C) Peso seco de la raíz (PSR), D) Peso seco total (PSTo) y E) Relación entre PSR/PSH para tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de agua disponible en el suelo.

La reducción aquí observada del peso fresco y seco ante la escasez de agua en el suelo es una respuesta morfológica reportada en la literatura (Anjum et al., 2011; Xu et al., 2010). La disminución en el PSTo es el resultado de la disminución en el crecimiento, en la fotosíntesis, la duración de las hojas y en la disponibilidad de nutrientes y agua, causada por los bajos niveles de agua disponible. La sequía progresiva en los tratamientos de 100 a 0AD resultó finalmente en reducción de biomasa y en la asignación de masa seca por

órgano. Cuando se hacía más severa la restricción hídrica (0AD) se afectó de manera importante el crecimiento de la raíz, pero para facilitar la toma de agua y disminuir su pérdida, se incrementa la relación raíz/parte aérea. Estos resultados concuerdan con lo expuesto por (Liu et al., 2011b; Shao et al., 2008).

El mayor desarrollo radicular en comparación con el área foliar al final del periodo de estudio, puede ser considerado una estrategia de adaptación a las condiciones de sequía (Prokić y Stikić, 2011; Xu et al., 2010). Los mecanismos bioquímicos para evitar la pérdida de agua en sus tejidos están relacionados con la disminución del potencial osmótico celular, los incrementos en los contenidos de azúcares totales, prolina y potasio aquí encontrados a medida que disminuía el contenido de agua disponible, o cuando aumentaba la radiación al medio día, permite deducir, que las plantas de cacao utilizan este mecanismo para tolerar las condiciones extremas de déficit de presión atmosférica y los bajos contenidos de humedad en el suelo. De acuerdo a lo expuesto por Noctor et al. (2002) altos niveles de Prolina permiten mantener el desarrollo y la integridad de la raíz con el fin de mantener la toma de agua y la presión osmótica necesaria para ello durante los periodos de sequía.

Los datos de crecimiento concuerdan con los encontrados por Orchard y Saltos, (1988) al evaluar en la etapa de establecimiento de plantaciones de cacao y el beneficio de coberturas vegetales muertas, frente a tratamientos de restitución de agua durante la época seca, como una estrategia para mantener la humedad del suelo en la zona central del Ecuador. Adicionalmente manifiestan que en esta zona las humedades relativas altas permiten el adecuado funcionamiento de estomas, lo que permite el establecimiento y crecimiento de las plántulas de cacao cuando se tiene suficiente humedad en el suelo.

## 5.4 Conclusiones

No se encontraron diferencias en las variables de respuesta en el comportamiento final de los clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) ICS60, ICS95 y CCN51, a diversas condiciones hídricas del suelo durante las fases juveniles de crecimiento (establecimiento).

La planta de cacao es sensible al contenido de humedad disponible en el suelo y la respuesta morfológica es la reducción del tamaño de la planta en altura, diámetro del tallo, área foliar y número de hojas. La reducción es proporcional a la magnitud de la deficiencia de humedad.

La temperatura ambiental y la humedad relativa son los factores externos que afectan en mayor intensidad el metabolismo de la planta bajo condiciones de deficiencia hídrica del suelo; una atmósfera seca y caliente aumenta la temperatura de la hoja, disminuye el déficit de presión de vapor y aumenta la resistencia estomática, si la humedad en el suelo no es adecuada la planta no transpira lo suficiente para refrigerar la hoja incrementando la fotorrespiración natural de esta planta. Los efectos son más intensos después de las 9 am.

Las plantas de cacao no presentan una buena regulación estomática de la transpiración razón por la cual requiere de altos contenidos de agua disponible en el suelo para mantener el crecimiento y flujo de nutrientes.

En suelos con bajos contenidos de humedad disponible, la planta recurre a mecanismos no estomáticos, acumula sustancias osmóticamente activas para evitar perder agua lo que probablemente afectaría la resistencia del mesófilo al CO<sub>2</sub> y ocasionaría gastos de energía adicional para compensar la pérdida de agua.

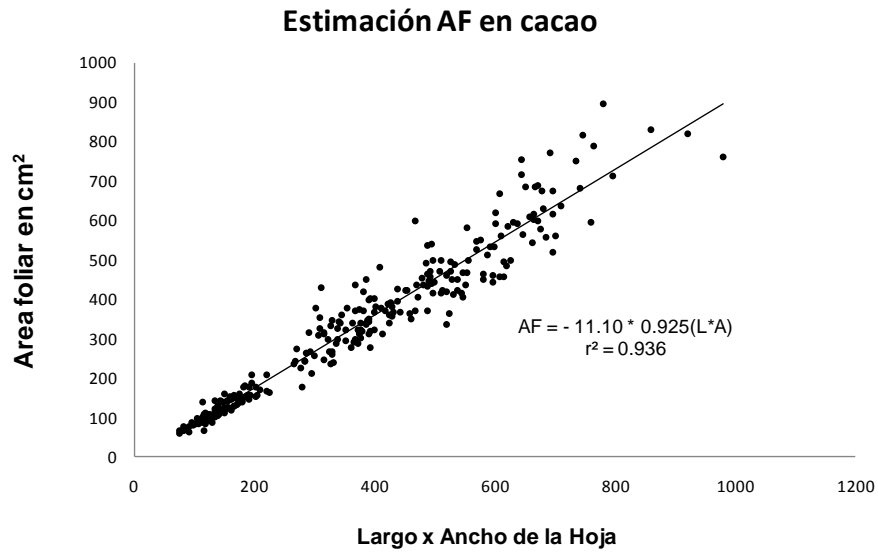
Contenidos por debajo del 75% de agua disponible comprometen el buen desempeño fisiológico de la planta, por lo que es recomendable proteger el suelo de la pérdida de agua por evaporación y mantener en lo posible a capacidad de campo los suelos en la etapa de establecimiento.

# Anexos

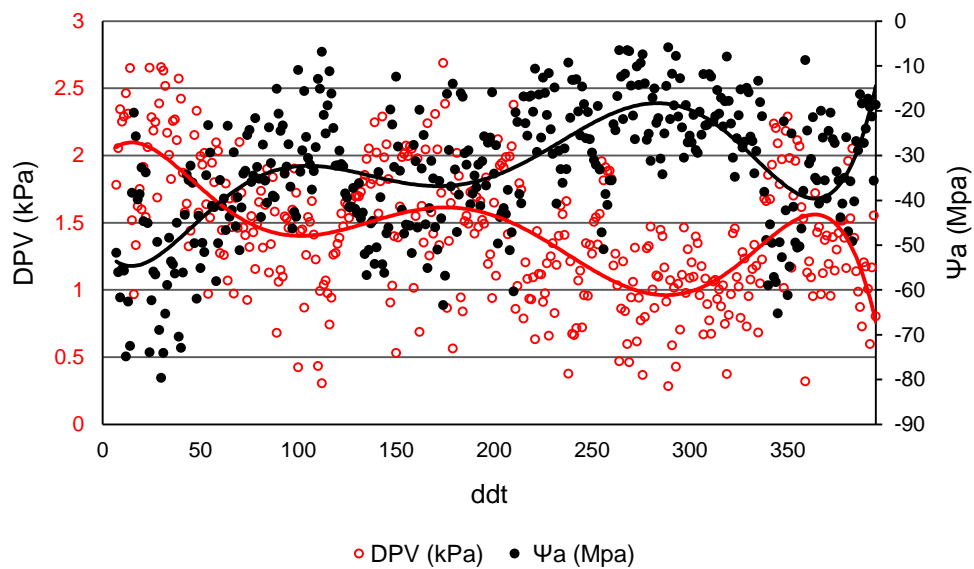
**Anexo 5-1.** Ilustración de la distribución en campo y manejo de los tratamientos. Corpoica C.I. Nataima, 2009-2010B.



**Anexo 5-2.** Modelo para la estimación del área foliar no destructivo de las plántulas de cacao durante el transcurso del ensayo. Corpoica C.I. Nataima, 2009-2010B.



**Anexo 5-3.** Distribución de los valores promedio diarios de DPV y  $\Psi_a$  durante los 395 días que duro el experimento.

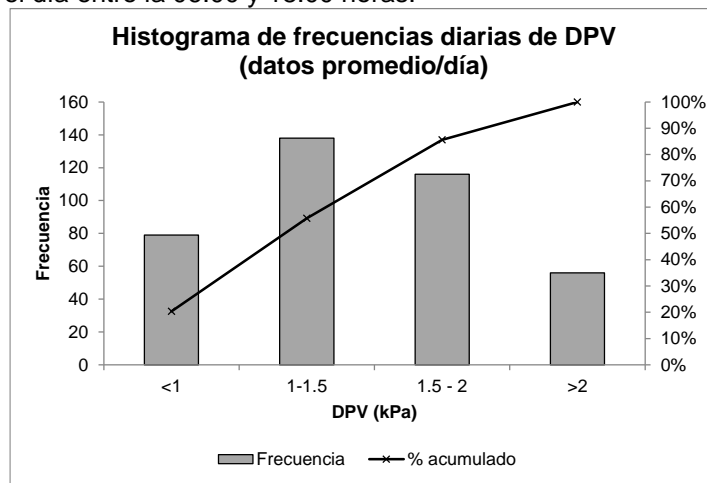


Los valores más altos en el DPV y más bajos en el  $\Psi_a$  están asociados a momentos con menor precipitación altas temperaturas y baja humedad relativa.

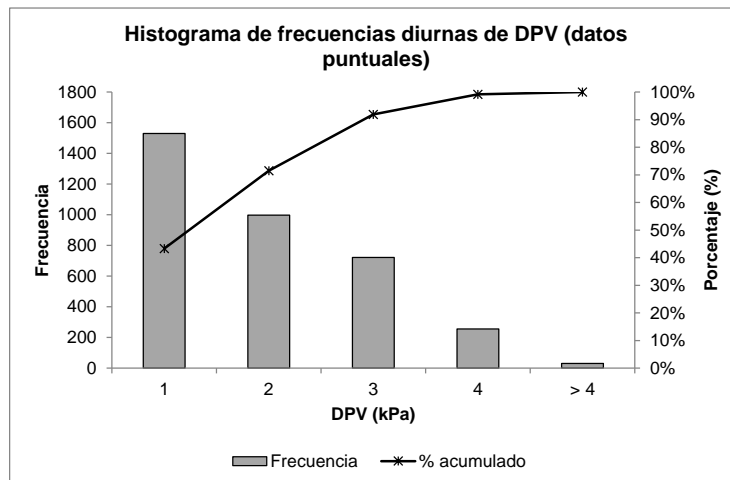
Anexo 5-4. Comportamiento promedio de la temperatura y la humedad relativa bajo polisombra del 60% durante el día, durante el trascurso del ensayo.

Hora	Promedio de °C	Promedio de %HR
1	24.64	88.91
2	24.19	90.67
3	23.79	92.33
4	23.50	93.34
5	23.23	94.30
6	23.00	95.01
7	23.79	94.16
8	25.74	87.79
9	27.87	80.22
10	29.90	73.48
11	31.50	67.67
12	32.67	63.39
13	33.66	60.19
14	34.03	58.33
15	33.99	57.74
16	33.31	59.57
17	31.33	66.74
18	28.12	78.66
19	26.36	83.08
20	26.07	83.29
21	25.88	83.57
22	25.64	84.32
23	25.30	86.20
24	25.00	87.52

Anexo 5-5. Distribución de los valores de DPV durante el experimento: A) corresponde a la frecuencia de valores diarios (promedio). B) corresponde a las frecuencias de valores puntuales cada hora durante el día entre la 06:00 y 18:00 horas.

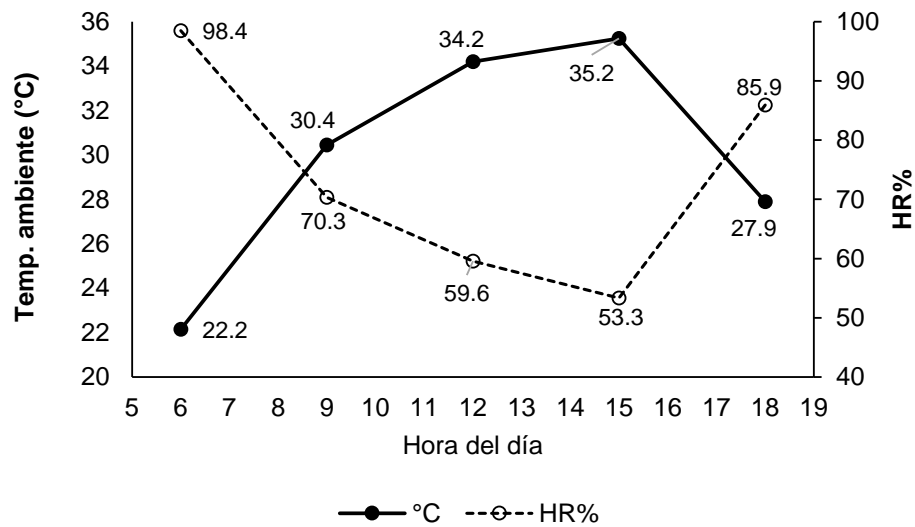


DPV	Frecuencia	%	% acumulado
<1	79	20%	20%
1-1.5	138	35%	56%
1.5 - 2	116	30%	86%
>2	56	14%	100%

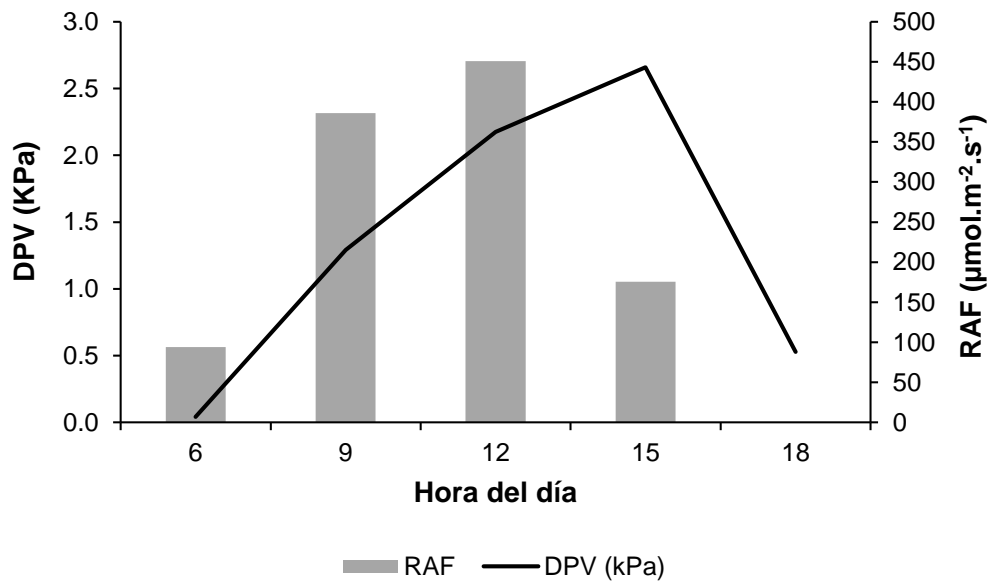


DPV	Frecuencia	%	% acumulado
1	1530	43.3%	43.3%
2	998	28.2%	71.5%
3	722	20.4%	91.9%
4	255	7.2%	99.1%
> 4	31	0.9%	100.0%

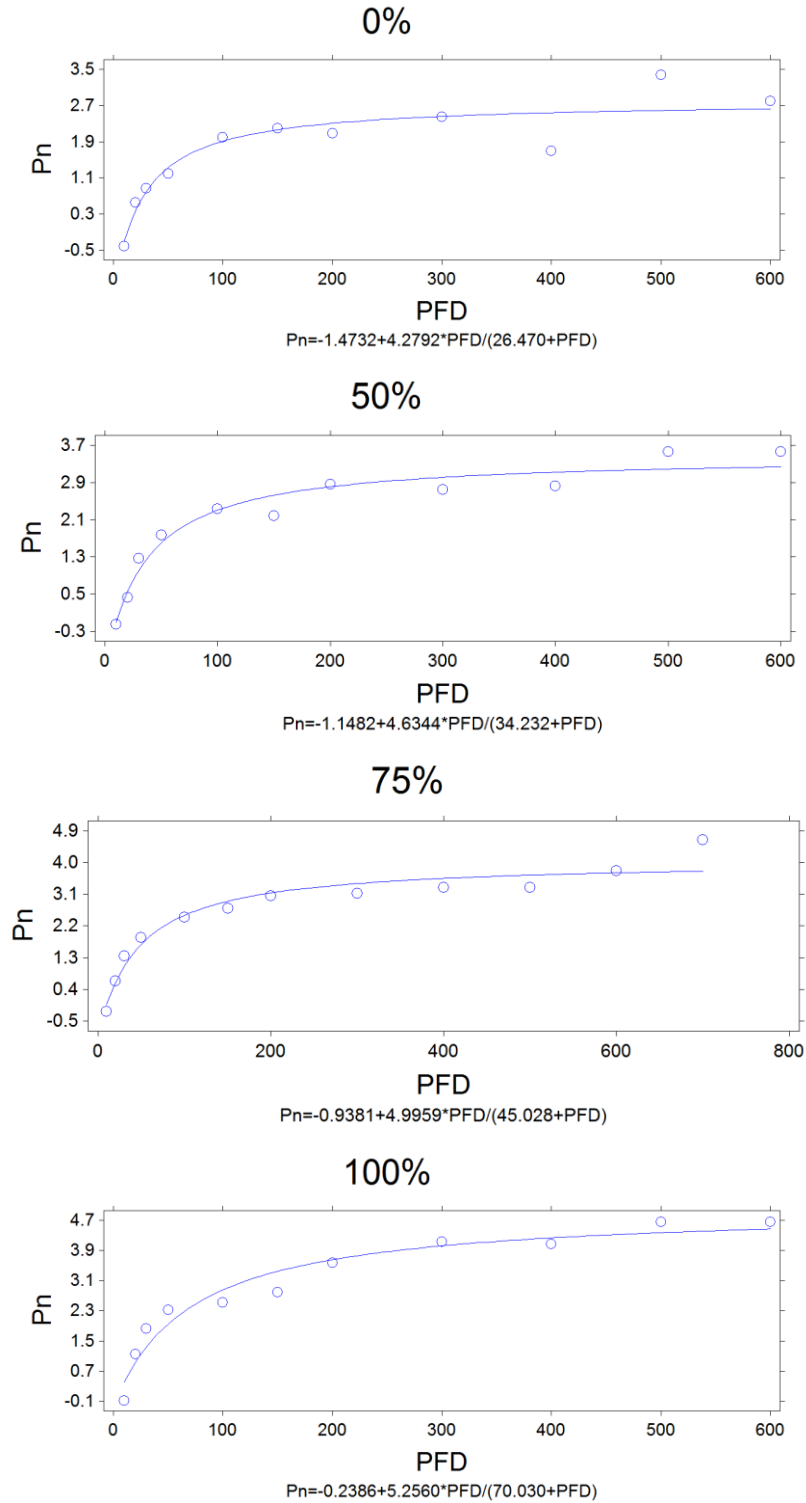
Anexo 5-6. Variables microclimáticas diurnas para la lectura de fotosíntesis al final del experimento: Temperatura ambiente y Humedad relativa ambiental, RFA y DPV, Lectura hecha a los 394ddt.



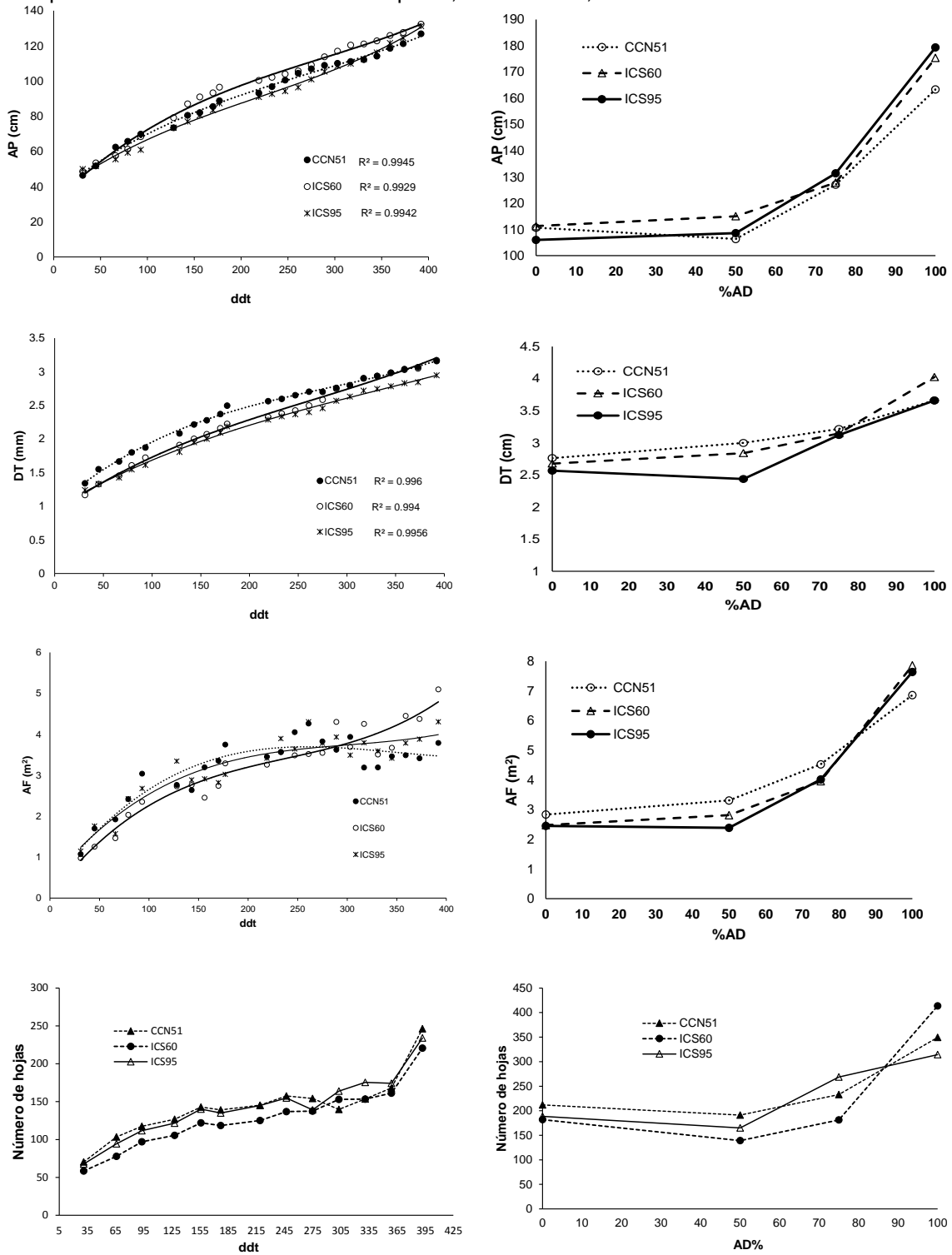
Anexo 5-7. Variables microclimáticas diurnas para la lectura de fotosíntesis al final del experimento: radiación (RFA) y déficit de presión de vapor (DPV), Lectura hecha a los 394ddt.



Anexo 5-8. Curva de saturación fotosintética por luz: datos ajustados de acuerdo al modelo hiperbólico de Michaelis Menten para los cuatro niveles de agua disponible en el suelo.



Anexo 5-9. Ilustración de las variables de crecimiento altura de la planta, diámetro del tallo y área foliar para los tres clones evaluados. Corpoica, C.I. Nataima, 2010B.



Izquierda datos durante el periodo de evaluación. Derecha datos por tratamiento de AD al final del experimento día 394.



## 6. Discusión General

La estrategia de desarrollo de la cacaocultura en Colombia y el interés por parte de las instituciones se ha centrado principalmente en el componente genético, buscando un clon altamente productivo y con “resistencia” a problemas fitosanitarios. Paralelamente se viene fomentando estrategias de evasión a enfermedades como reducir el grado de sombreado y el diseño de nuevos sistemas de siembra agroforestal con mayores distancias en los árboles de sombra permanente. La disminución de sombra implica mayor actividad fisiológica debido al incremento de la temperatura y mayor evapotranspiración que aceleran los procesos vegetativos, de floración y fructificación, por lo que bajo este nuevo ambiente habrá necesariamente mayor demanda por agua y nutrientes (Muller y Valle, 2012). Ello es apenas lógico para una planta tipo  $C_3$  como el cacao.

En este sentido se destacan las experiencias de Ghana, Costa de Marfil y Ecuador en la disminución de los sombríos junto a prácticas de riego y nutrición, al igual que los interesantes trabajos para estudiar el comportamiento del cacao en condiciones semiáridas en Brasil (De Almeida y Valle, 2010). El uso adecuado y oportuno del riego junto a niveles más generosos de radiación, ha permitido disminuir la presencia de las principales enfermedades y elevar el rendimiento potencial hasta 3,5 tn/ha/año de cacao seco en comparación del rendimiento en sistemas tradicionales de 400 kg/ha/año.

Con la amenaza del cambio climático que da lugar al comportamiento errático de la precipitación en el trópico, y ante la aparente “sensibilidad” del cacao al déficit hídrico y mayor radiación, aún no se le ha dado la relevancia del caso para profundizar en el conocimiento de las relaciones hídricas en cacao en ambientes secos con riego. El buen desempeño del cacao en un ambiente contrastante con los sitios tradicionales de siembra, motivó a conocer la interacción de los factores ambientales y fisiológicos en el crecimiento y desarrollo de la planta en esas condiciones.

Esta investigación tuvo su origen en la zonificación de áreas potenciales para el cultivo de cacao en Colombia (García et al., 2007) y su propósito fundamental fue conocer las

respuestas fisiológicas y morfológicas del cacao (*Theobroma cacao* L.) para su potencial implementación en sistemas tecnificados e intensivos en áreas con presencia de estrés hídrico temporal durante alguna época del año y con riego suplementario. Se seleccionó la etapa de establecimiento, por ser considerada como la más crítica al establecer una plantación de cacao.

Integrando los resultados obtenidos en los experimentos desarrollados en esta investigación (Ítems 4 y 5) y el estado del conocimiento sobre la fisiología de las plantas ante estrés hídrico, se sugiere el siguiente modelo fisiológico descrito en la figura 6-1 para explicar los múltiples efectos fisiológicos y bioquímicos que se presentaron simultáneamente en la planta bajo las condiciones experimentales descritas en los numerales 4.2.1 y 5.2.1.

La interacción entre el ambiente climático y el agua disponible en el suelo, determina la intensidad de la respuesta fisiológica de la planta. Por lo que la magnitud o severidad en la respuesta en los procesos que se describen en dicho modelo, es gradual y proporcional a los contenidos del agua disponible en el suelo y a las condiciones ambientales en el transcurso del día. Se concluye que el efecto de las variaciones diurnas de las condiciones extremas de clima a través del tiempo de evaluación, tuvo un efecto acumulativo en la respuesta final. El efecto principal se reflejó en el crecimiento y desarrollo de las plantas, la reducción en área foliar, número de hojas, desarrollo radicular y diámetro del tallo. Variables de crecimiento que dependen de la eficiencia en los procesos de generación, distribución y uso de fotoasimilados.

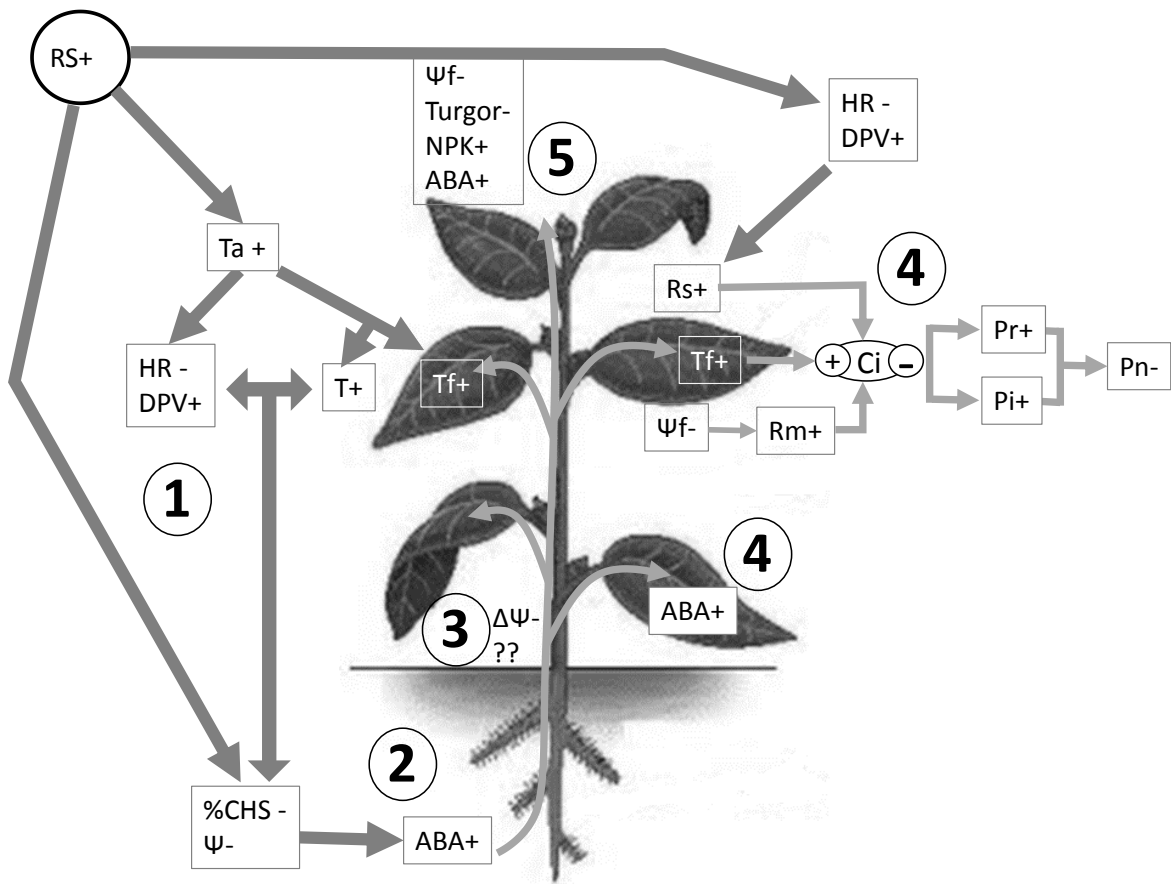


Figura 6-1. Representación esquemática de la relación entre los factores ambientales y los efectos fisiológicos bajo condiciones deficientes de agua disponible en el suelo, en plántulas de cacao (*Theobroma cacao* L.) y durante el primer año de establecimiento.

RS: radiación solar; Ta: temperatura ambiente, HR: humedad relativa; DPV: déficit de presión de vapor; T: transpiración; %CHS: Contenido volumétrico de agua en el suelo;  $\Psi$ : Potencial hídrico del suelo; ABA: Acido abscísico;  $\Delta\Psi$ : Cambios en potencial hídrico; Tf: temperatura de la hoja;  $\Psi_f$ : Potencial hídrico de la hoja; Rs: resistencia estomática; Rm: Resistencia del mesófilo; Ci: concentración interna de CO<sub>2</sub>; Pnr: Fotorrespiración; Pi: Fotoinhibición; Pn: Fotosíntesis neta; NPK: demanda de nutrientes. Símbolo "+": aumenta; "-": disminuye.

**(1) El clima ejerce un efecto directo en la transpiración y la temperatura de la hoja, la magnitud del efecto depende de la disponibilidad de agua en el suelo.**

Los factores ambientales radiación solar (RS), humedad del aire (HR) y temperatura ambiental (Ta), fueron monitoreados durante el día y a través de todo el periodo de evaluación en cada uno de los dos experimentos (Ítems 4.3.1; 4.3.2 y 5.3.1). Durante el transcurso del día desde el amanecer la radiación solar (RS+) y la temperatura (Ta+) aumentan hasta el mediodía, momento en el que se alcanza los máximos valores, posteriormente disminuyen hacia finales de la tarde. La temperatura ambiental promedio

al amanecer (6 am) fue de 23°C, la máxima temperatura fue de 34°C (3:00 a 4:00 pm) y al atardecer (6 pm) fue de 28 a 29 °C. Después del mediodía, estos valores generan una enorme energía en forma de calor en la hoja que debe ser disipada por pérdida de calor sensible, emisión radiación y pérdida de calor latente por evaporación. La humedad relativa (HR-) tiene un resultado inverso (figura 4-1). El déficit de presión de vapor (DPV) tiene un comportamiento similar a la radiación y temperatura (figuras 4-5 y 5-3). Los valores promedio de DPV+ oscilaron entre 0,1 a 2,7 kPa durante el día y los valores más altos (1,9 a 2,4 kPa) entre la 12 am y 14 pm. Las condiciones ambientales reflejaron una respuesta diferencial entre los tratamientos de agua disponible con relación al aumento de Tf (Figura 5-7B). Entre las 9 y 10 am para los tratamientos del 100% de agua disponible la Tf fue de 32,9 °C y de 34,4°C en el de mayor déficit hídrico (0%AD). El efecto sobre la traspiración disminuyó cerca del 40% entre las plantas no sometidas estresadas y las sometidas a déficit hídrico permanente (Figuras 4-14B y 5-4B). Las plantas bien hidratadas disiparon el exceso de temperatura, en buena parte debido a la pérdida de calor por evaporación (calor latente).

**(2) Las diferencias en los contenidos de agua en el suelo generan gradientes de potencial hídrico en la planta, se asume la síntesis de nuevo ABA.**

El análisis de la pérdida de agua por evapotranspiración y el efecto del clima se analizaron en el punto 4.3.2. Al transcurrir el día, una atmósfera cada vez más seca y caliente ejerce una gran tensión sobre planta y el suelo (figura 4-6 y 4-8) la respuesta en la pérdida de agua dependerá del agua disponible en el suelo (figura 4-9). Los tratamientos aplicados (100AD, 75AD, 50AD y 0AD) simularon diferentes condiciones de agua disponible en los primeros 20 cm del suelo. Cada uno de ellos tiene su equivalencia en términos de potencial hídrico, -0,03; - 0,11; -0,21 y -1,33 MPa respectivamente, la planta disminuyó el potencial hídrico de las hojas en una magnitud que le permitiera evitar la pérdida de agua (figura 4-10). Aunque no se midieron los contenidos de ácido abscísico (ABA), el conocimiento existente permite inferir incrementos en síntesis de ABA en las raíces a medida que el suelo pierde agua (Dodd et al., 2010). La mayor movilidad de ABA es en el floema pero también puede hacerlo en el xilema, por lo que, las raíces que están en contacto directo con el suelo seco sintetizan ABA, el cual según Davies y Zhang (1991) es traslocado hacia las hojas vía xilema y este transporte se produce antes de que se produzcan cambios en el potencial hídrico en las hojas. Sin embargo, adicional a la evidencia en la literatura de la

síntesis de nuevo ABA en las raíces, el ABA también se sintetiza continuamente a una velocidad baja en las células del mesófilo y tiende a acumularse en los cloroplastos ocasionando el cierre estomático (ver punto siguiente).

**(3) La regulación del cierre de estomas puede ser explicada por los gradientes de potencial hídrico ( $\Delta\Psi$ ) asumiendo la redistribución del ABA existente en las hojas.**

Recientemente se ha propuesto que la disminución del  $\Psi$  en el suelo es una señal hidráulica, que se transmite como gradientes de  $\Psi$  entendibles como respuestas variadas en la tensión del agua, turgencia o potencial osmótico; estos  $\Delta\Psi$  son identificados por sensores mecano-sensibles de corta y larga distancia especialmente sensibles a diferencias de potenciales osmóticos, que identifican las fuerzas de estiramiento de la membrana para convertir una señal física en el mensajero químico ABA (Christmann et al., 2013; Zhang et al., 2006). Los gradientes de potencial hídrico ( $\Delta\Psi$ ) desde el suelo y a través de la planta hasta el mesófilo de las hojas, son reconocidos a través de los cambios de tensión en la membrana (perdida de turgencia), por lo que según Hartung et al. (1998) parte del ABA almacenado en los cloroplastos se libera hacia el apoplasto y las células del mesófilo, la corriente de transpiración lo lleva hasta las células guarda. El asumir este mecanismo de redistribución de ABA se podría explicar los cierres tempranos de estomas cuando hay déficit hídrico (0 y 50 AD) y cierres estomáticos alrededor del mediodía cuando se alcanzan las máximas tasa de T (para 100 y 75AD). Según Web y Mansfield (1992) para mantener o prolongar la función del ABA en las células del estoma, se sintetiza más ABA el cual se acumula en el apoplasto de la hoja.

Los diferenciales de potencial hídrico ( $\Delta\Psi$ ) podrían ser explicados por la síntesis de sustancias osmóticamente activas (azúcares y prolina) y mayor asimilación de potasio (K) para mantener el estado hídrico de los tejidos (Ítem 5.3.3), lo que implica disminución del potencial hídrico foliar ( $\Psi_f$ ), del potencial de presión ( $\Psi_p$ ) y la turgencia celular. Según Skiryecz e Inzé (2010) el efecto en el crecimiento y la expansión foliar es diferente para hojas maduras y para hojas jóvenes.

**(4) En hojas ya formadas se afecta la expansión y la regulación estomática que influye en la síntesis y translocación de fotoasimilados.**

La disminución en el  $\Psi$  del suelo ocasiona la disminución del  $\Psi$  de las hojas y bajo situación de déficit hídrico disminuye a su vez la turgencia en las células de los tejidos y reduce el potencial de expansión de las hojas ya formadas. Se asume en este modelo, que la regulación de este proceso se da por cierre de estomas bajo estrés, mediado por la movilización del ABA hacia las células acompañantes del estoma. La atmósfera ejerce un efecto directo adicional en la apertura y cierre estomático, el DPV entre la atmósfera y la hoja, aumenta la pérdida de agua a medida que transcurre el día (ítem 5.3.2). El incremento en los valores de DPV desde 1,3 kPa a las 9 am hasta 2,7 kPa a las 3 pm (Anexo 5-7) implican cierre estomático y aumento en la resistencia estomática la cual fue claramente afectada por los contenidos de agua en el suelo (Figura 5-5A). Como consecuencia del efecto combinado del menor  $\Psi_f$ , mayor DPV+ y mayor  $R_s+$  se aumenta la resistencia al flujo de agua y de  $CO_2$  ocasionando posteriormente alteraciones en los procesos bioquímicos y fotoquímicos. La disminución del flujo transpiratorio acorde a los tratamientos, disminuye la pérdida de calor por evaporación y aumenta la temperatura de la hoja ( $T_f+$ ). Los incrementos en  $ABA+$  y  $K^+$  contribuyen al cierre parcial de estomas (Xoconostle-Cazares et al., 2011), disminuye la conductancia  $g_s-$  (Anjum et al., 2011) y aumenta la resistencia estomática ( $R_s+$ ). Al disminuir  $\Psi_f$  y el flujo de la fase móvil en el mesófilo, aumenta la resistencia del mesófilo ( $R_m+$ ) al movimiento de  $CO_2$  (Flexas et al., 2012; Keenan et al., 2010a, 2010b). El probable efecto simultáneo de  $R_s+$ ,  $T_f+$  y  $R_m+$  disminuye la eficiencia en la reducción del  $CO_2$  atmosférico y alteran la concentración de  $CO_2$  intercelular ( $C_i$ ) (figuras 5-6 y 5-7). La variación de  $C_i$  puede ser la consecuencia en la disminución en  $CO_2$  atmosférico (regulación estomática) o por el incremento del  $CO_2$  por respiración o fotorrespiración. Ello es atribuible al aumento de temperatura sobre el óptimo para la fotosíntesis que se presenta hacia el mediodía (Duursma et al., 2014). El aumento de temperatura disminuye la actividad de carboxilación de la Rubisco y ante el exceso de energía que no puede ser utilizada para reducir  $CO_2$ , disminuye a su vez la eficiencia fotoquímica lo que causaría fotoinhibición ( $P_i+$ ) dinámica (75 y 100AD) y crónica (0 y 50 AD) (figura 5-8).

Esta cascada de eventos disminuye la tasa de fotosíntesis neta ( $P_n$ ), para más detalles ver ítem 5.3.2. Los contenidos de agua en el suelo no presentaron un efecto directo en la bioquímica y fotoquímica de la fotosíntesis, fue un efecto indirecto a través de la alteración del balance de  $C_i$  por regulación estomática ( $R_s+$ ) y no estomática ( $R_m+$ ,  $P_r+$  y  $P_i+$ ). La disminución de los contenidos de clorofilas (Ítem 5.3.2 contenidos de clorofila, figura 5-9)

los tratamientos con mayor déficit hídrico (50 y 0%AD) incrementaría  $P_i+$ . Como resultado final las tasas de  $P_n$  disminuyen a medida que el agua disponible en el suelo también disminuye (figura 5.8) presentando el fenómeno de depresión de fotosíntesis al medio día (figura 5-6).

**(5) La reducción del crecimiento en las hojas en formación y en la proliferación de nuevos flujos de crecimiento dependería de la intensidad del estrés, la duración del mismo y de la translocación de asimilados y nutrientes hacia las nuevas estructuras.**

La reducción del tamaño, el área foliar y el número de hojas de las plántulas en vivero y la etapa de establecimiento se detallan en los ítem 4.3.5 y 5.3.4; figuras 4-17, 4-18 y 5-11. La reducción en emisión de nuevos flujos y el desarrollo de la hoja en cacao ha sido documentada (Abo-Hamed et al., 1984; Baker y Hardwick, 1973; Baker y Hardwick, 1975 ; Baker et al., 1975 ; Baligar et al., 2005; De Almeida y Valle, 2010; Hardwick et al., 1981a; Hardwick et al., 1981b; Prihastanti, 2011; Ribeiro et al., 2008). Dentro de las teorías que explican la emisión de los flujos foliares y la más aceptada es la del hidroperiodismo. El cacao al igual que cualquier frutal perenne leñoso crece en flujos vegetativos alternados con periodos de reposo, estos flujos son la respuesta al contenido de agua en el suelo (en ausencia de riego) dada por la alternancia de periodos secos y lluviosos. En los periodos de sequía se disminuye la  $T$  el crecimiento cesa, se produce caída de hojas que rompe dormancia de la yema, con el inicio de las lluvias aumenta  $T$  y la emisión de los brotes nuevos. La disminución del crecimiento es una respuesta rápida, que en sus primeras etapas no se considera dependiente de la disminución en procesos metabólicos, sino de una respuesta directa al disminuirse los potenciales de presión a medida que los contenidos de agua disminuyen, al igual que lo hace el  $\Psi$  en los diversos tejidos de la planta. Al disminuir los contenidos hídricos en la célula hay mayor concentración de solutos (posible ajuste osmótico), disminuye el volumen celular y principalmente el potencial de presión que genera la turgencia necesaria para que la célula crezca. La disminución en altura y expansión de la lámina foliar pueden obedecer a esas respuestas de tipo físico (figuras 4-18 y anexo 5-6). El papel regulador del balance de las hormonas promotoras e inhibitoras de crecimiento y la disponibilidad de carbohidratos está definido en frutales como mango y cítricos en zonas cálidas, pero para cacao, Muller y Valle (2012) manifiestan que se requieren de más estudios. Baligar et al. (2005) y Daymond et al. (2011) manifiestan la estrecha relación entre  $P_n$  y la nutrición, resaltan la importancia de N-P-K especialmente

de nitrógeno y potasio en la formación de las hojas. La emisión de nuevos flujos no fue estudiada en esta investigación y se asumió que la reducción de turgencia en los tejidos bajo condiciones de déficit hídrico. La expansión de las hojas en crecimiento y en el número de hojas de los nuevos brotes podría tener otras explicaciones adicionales, de acuerdo a la literatura, en el primer caso la interacción entre ABA y etileno inducen la degradación de ácido giberélico (AG) lo que afectaría la translocación de asimilados a las hojas nuevas y en la producción posterior de enzimas que estabilizarían la degradación de AG como mecanismo de aclimatación. Al disminuir  $P_n$  en las hojas maduras se afectaría la translocación de asimilados hacia los brotes nuevos (nuevos vertederos), por lo que se debería incrementar la extracción de N-P-K o en su defecto la reasignación desde las hojas maduras debido a la exigencia de los nuevos tejidos.

La estrategia de investigación ejecutada, permitió alcanzar los objetivos propuestos. El mecanismo conceptual de cómo funciona fisiológicamente la planta de cacao bajo las circunstancias experimentales, contribuye al entendimiento de la respuesta fisiológica del cacao en la etapa de establecimiento, considerada como la más frágil, con especial énfasis en el efecto del clima bajo condiciones de valle cálido seco del alto magdalena.

Con relación a los contenidos de agua disponible para las plantas en ésta etapa, niveles inferiores al 25% de déficit permitido en el manejo del riego (DPM), es decir contenidos de agua disponible inferiores al 75% o potenciales hídricos del suelo menores de  $-0,11$  Mpa afectarían de manera importante el crecimiento y desarrollo del cultivo de cacao en la etapa de establecimiento. De ser posible tratar de mantener la humedad del suelo a nivel de capacidad de campo ( $-0,03$  MPa).

## 7. Conclusiones y recomendaciones

Los datos preliminares aun así provengan del comportamiento de hojas individuales, permiten inferir la viabilidad del establecimiento de plantaciones de cacao con riego suplementario y con sombrío, dirigido en esta primera etapa a la regulación térmica del sistema productivo. La viabilidad de modelos con tecnología más intensiva en cacao a la actualmente practicada, bajo un enfoque comercial o empresarial, exige mayor administración de los recursos como cualquier actividad agrícola de este tipo. Para la implementación de modelos productivos más intensivos en zonas secas se requeriría profundizar en estrategias de manejo dirigidas a favorecer la regulación térmica y el proceso fotosintético.

El presunto efecto nocivo atribuido a la radiación de disminuir la duración de las hojas de cacao, no se debe a daños físicos causados por la radiación, la causa principal es la mayor reactivación fisiológica que se refleja en la emisión con mayor frecuencia de nuevos flujos vegetativos, lo que afecta la vida útil total de las hojas ya formadas porque las hojas nuevas en crecimiento (vertederos) aumenta la translocación de fotoasimilados desde las hojas maduras hacia esos nuevos vertederos (Muller y Valle, 2012) con un efecto directo sobre la demanda de agua y nutrientes. La regulación del sombrío buscando la interacción entre necesidades hídricas (Acheampong et al., 2013) nutrientes y regulación térmica, el manejo de sistemas de poda dirigidas a una arquitectura que aumente la eficiencia fotosintética a través del dosel con la finalidad de optimizar Pn en los estratos medios e inferiores, pueden ampliar el horizonte de la investigación en sistemas de producción tecnificada de cacao en zonas secas bajo riego. Por lo que se recomienda abordar hacia el futuro temas relacionados con:

- 1) Selección de suelos con características físicas que garanticen la mayor posibilidad de retención de humedad, sin que se presenten efectos de anoxia por mal drenaje.

- 2) Evaluar un mayor número de genotipos por origen incluyendo los criollos, con el fin de identificar materiales con mayor capacidad fisiológica para adaptarse a estos ambientes secos y cálidos.
- 3) Nuevas técnicas de propagación comparando desarrollo ortotrópico y plagiotrópico para una mejor distribución e interceptación de la luz por el dosel.
- 5) En el vivero se puede mejorar la calidad fisiológica de las plantas mediante la alternancia de diversos tipos de estrés controlado, de manera temporal, para generar las resistencias bioquímicas necesarias para adaptarse con mayor éxito en campo.
- 6) evaluar nuevas formas de manejo de la copa que permita niveles de autosombreamiento y regulación térmica para una mayor eficiencia fotosintética a nivel de la parte interna y baja todo el dosel, con el fin de aumentar la productividad fotosintética como comunidad de plantas.
- 7) El riego debe dirigirse al manejo de la fenología del cultivo, con el fin de evitar floraciones erráticas, producción permanente que faciliten la colonización de enfermedades fungosas y concentrar cosecha en momentos de baja humedad relativa.

Los resultados de este trabajo y los obtenidos por (Acheampong et al., 2013) indican que para áreas con alternancia de periodos secos y lluviosos, independiente de la estación y los efectos de la hora del día, se puede replantear los conceptos sobre la sombra óptima para el crecimiento de cacao; pues se demuestra que, con suficiente agua en el suelo y la nutrición adecuada, las plántulas de cacao puede cultivarse bajo menos sombrero del que ha sido recomendado (por lo general alrededor del 50% de sombra), con resultados que triplican la eficiencia en la fotosíntesis y disminuyen el riesgo del sistema a la presencia de enfermedades.

## Bibliografía

- Abo-Hamed, S., Collin, H. A., y Hardwick, K. (1984). Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao* L.). VIII. Export and distribution of <sup>14</sup>C a auxin and kinin from the young and mature leaves. *New Phytol.* 97, 219-225.
- Acevedo, V. W., Leyton, C. H., y Campos, R. A. (1988). "Efecto de la fertilización y el riego por goteo en cacaoteros jóvenes en la región de Chaparral."
- Acheampong, K., Hadley, P., y Daymond, A. J. (2013). Photosynthetic activity and early growth of four cacao genotypes as influenced by different shade regimes under west african dry and wet season conditions. *Experimental Agriculture* 49, 31-42.
- Ahmed, A. K., Tawfik, K., y Zinab, A. (2008). Tolerance of Seven Faba Bean Varieties to Drought and Salt Stresses. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences* 4, 175-186.
- Alarcón Restrepo, J. J., Arévalo Peñaranda, E., Díaz Jiménez, A. L., Galindo Álvarez, J. R., y Rosero, A. A. (2012). "Manejo fitosanitario del cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.) Medidas para la temporada invernal," ICA, Ministerio de agricultura y desarrollo rural, Bogotá.
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., y Smith, M. (2006). "Evapotranspiración del cultivo: Guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos," Food & Agriculture Org.
- Almeida, A., Brito, R., Aguilar, M., y Valle, R. (2002). Water relations aspects of *Theobroma cacao* L. clones. *Agrotrópica* 14, 10.
- Almeida H., A., y Machado R., C. R. (1987). Influencia de elementos meteorológicos no lançamento foliar do cacauero. *Theobroma* 17, 11.
- Alvim, P. D. T. (1958). El problema del sombreado del cacao bajo el punto de vista fisiológico. *Agronomía (Perú)* 25, 34-42.
- Alvim, P. D. T. (1979). Recent studies on environmental physiology of cacao. pp. 85-89 En "Actes 7 Conference internationale sur la recherche cacaoyere", Doaula, Cameroun.
- Alvim, P. D. T. (1981). Recent studies on environmental physiology of cacao. pp. 85-88 En "Proceedings of the 7 th International Cacao Research Conference", Lagos, Kenya.
- Alvim, P. D. T. (1987). Relações entre fatores climáticos e produção do cacauero. pp. 159-167 En "Proceedings 10 International coca research conference", Santo Domingo-Dominican Republic.
- Alvim, R., y Alvim, P. T. (1977). Hydroperiodicity in cocoa tree. pp. 204-209.
- Amorim, S. M. C., y Valle, R. R. (1992). Radicular temperature effects in water movement resistance in cacao tree (*Theobroma cacao* L.). *Acta Botanica Brasilica* 6, 55-64.
- Anjum, S. A., Farooq, M., Xie, X.-Y., Liu, X.-J., y Ijaz, M. F. (2012). Antioxidant defense system and proline accumulation enables hot pepper to perform better under drought. *Scientia horticulturae* 140, 66-73.

- Anjum, S. A., Xie, X.-Y., Wang, L., Saleem, M. F., Man, C., y Lei, W. (2011). Morphological, physiological and biochemical responses of plants to drought stress. *African Journal of Agricultural Research* 6, pp. 2026-2032.
- Apel, K., y Hirt, H. (2004). Reactive Oxygen species: Metabolism, Oxidative Stress, and Signal Transduction. *Rev.Plant. Biol* 55, 373-399.
- Aranzazu Hernandez, F., Martinez Guerrero, N., Palencia Calderon, G., Coronado, R., y Rincon Guarin, D. (2009). "Mejoramiento genetico para incrementar la producción y productividad del sistema de cacao en Colombia," Fabio Aranzazu Hernandez, Nubia Martinez Guerrero/Ed. Ministerio de Agricultura, Corpoica, Fedecacao.
- Araque, O., Jaimez, R. E., Tezara, W., Coronel, I., Urich, R., y Espinoza, W. (2012). Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile criollo cacao cultivars (*Theobroma cacao*) during dry and wet seasons. *Experimental Agriculture* 48, 513-522.
- Arellano García, M. A., Valera Martínez, D. L., Urrestarazu Gavilán, M., García Garza, S., Sánchez Salas, A., y Soria-Ruiz, J. (2006). Estudio del microclima en dos subtipos de invernaderos Almería. *Agricultura técnica en México* 32, 225-234.
- Arguello C., O. (2000a). Características morfoagronómicas de clones de cacao. pp. 55-64 En (Corpoica, ed.) "Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao". Impresores Colombianos, Bucaramanga-Colombia.
- Arguello C., O. (2000b). Manejo integrado de la monilia en cacao (*Theobroma cacao* L.) en Santander. pp.74-84 En (Corpoica, ed.) "Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao". Impresores-Colombianos, Bucaramanga-Colombia.
- Arora, A., Sairam, R. K., y Srivastava, G. C. (2002). Oxidative stress and antioxidative system in plants. *Current Science* 82.
- Ashraf, M., Akram, N. A., Al-Qurainy, F., y Foolad, M. R. (2011). Drought Tolerance: Roles of Organic Osmolytes, Growth Regulators, and Mineral Nutrients. . En (E. Inc., ed.) "Advances in Agronomy, Volume 111".
- Azcón-Bieto, J., y Talon, M. (2008). "Fundamentos de fisiología vegetal," segunda/Ed. Mc Graw Hill/Interamericana de España.
- Bae, H., Kim, S.-H., Kim, M. S., Sicher, R. C., Lary, D., Strem, M. D., Natarajan, S., y Bailey, B. A. (2008). The drought response of *Theobroma cacao* (cacao) and the regulation of genes involved in polyamine biosynthesis by drought and other stresses. *Plant Physiology and Biochemistry* 46, 174-88.
- Bae, H., Sicher, R. C., Kim, M. S., Kim, S. H., Strem, M. D., Melnick, R. L., y Bailey, B. A. (2009). The beneficial endophyte *Trichoderma hamatum* isolate DIS 219b promotes growth and delays the onset of the drought response in *Theobroma cacao*. *Journal of Experimental Botany* 60, 3279-3295.
- Baker, N. R., y Hardwick, K. (1973). Biochemical and physiological aspects of leaf development in coca (*Theobroma cacao*). I. Development of chlorophyll and photosynthetic activity. *New Phytol.* 72, 1315-1324.
- Baker, N. R., y Hardwick, K. (1975 ). Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). III. Changes in soluble sugar content and sucrose synthesizing capacity. *New Phytol.* 75, 519-524.
- Baker, N. R., Hardwick, K., y Jones, P. (1975 ). Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). II. Development of chloroplast ultrastructure and carotenoids. *New Phytol.* 75 513-518.

- Balasimha, D. (1987). Water relations growth and other indicators of plant water stress in cocoa under drought., pp. 215-217 En "Proceedings 10 International coca research conference.", Santo Domingo-Dominican Republic.
- Balasimha, D. (1999). Stress physiology of cocoa. . J. Plantation Crops 27:, 1-8.
- Balasimha, D., Anil Kumar, V., Viraktamath, B. C., y Ananda, K. S. (1999). Leaf water potential and stomatal resistance in cocoa hybrids and parents. . Plantations, Recherche, Developpement 6, 116-118.
- Balasimha, D., y Daniel, E. V. (1988). A screening method for drought tolerance in cocoa. Current Science 57, 395.
- Balasimha, D., Daniel, E. V., y Bhat, P. G. (1991). Influence of environmental factors on photosynthesis in cocoa trees. Agricultural and Forest Meteorology 55, 15-21.
- Balasimha, D., Rajagopal, V., Daniel, E. V., Nair, R. V., y Bhagavan, S. (1988). Comparative drought tolerance of cacao accessions. Tropical Agriculture (Trinidad) 65, 271-274.
- Baligar, V. C., Bunce, J. A., Machado, R. C. R., y Elson, M. K. (2008). Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. Photosynthetica 46, 216-221.
- Baligar, V. C., Buncel, J. A., Bailey, B. A., Machado, R. C., y Pornella, A. W. V. (2005). Carbon dioxide and photosynthetic photon flux density effects on growth and mineral uptake of cacao Journal o f Food, Agriculture & Environment, 3, 142-147.
- Bates, L., Waldren, R., y Teare, I. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. Plant and soil 39, 205-207.
- Belsky, J. M., y Siebert, S. F. (2003). Cultivating cacao Implications of sun-grown cacao on local food security and environmental sustainability. Agriculture and Human Values 20, 277-285.
- Benavides, M. A. (2002). "Ecofisiología y bioquímica del estrés en plantas. Departamento de Horticultura.," Departamento de Horticultura. Universidad autónoma agraria Antonio Navarro, Buenavista, Saltillo. Mexico.
- Bos, M. M., Steffan-Dewenter, I., y Tschamtko, T. (2007). Shade tree management affects fruit abortion, insect pests and pathogens of cacao. Agriculture, Ecosystems and Environment 120, 201-205.
- Brugnoli, E., y Lauteri, M. (1991). Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic Capacity, and carbon isotope discrimination of salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) And salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. Plant physiol. 95, 628-635.
- Cakmak, I. (2005). The role of potassium in alleviating detrimental effects of abiotic stresses in plants. Journal of Plant Nutrition and Soil Science 168, 521-530.
- Camejo, D., Rodríguez, P., Angeles Morales, M., Miguel Dell'amico, J., Torrecillas, A., y Alarcón, J. J. (2005). High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. Journal of plant physiology 162, 281-289.
- Carmo Rehem, B., Furtado De Almeida, A.-A., Schramm Mielke, M., y Pinto Gomes, F. (2009). Efeitos do alagamento do substrato no crescimento e na composição química de genótipos clonais de *Theobroma cacao* L. Rev. Bras. Frutic. 31, 805-815.
- Carr, M. K. V., y Lockwood, G. (2011). The water relations and irrigation requirements of cocoa (*Theobroma cacao* L.): A review. Experimental Agriculture 47, 653-676.

- Castellanos Domínguez, Ó. F., Torres Piñeros, L. M., Fonseca Rodríguez, S. L., Montañez, V. M., y Sánchez, A. (2007). Agenda Prospectiva de Investigación y Desarrollo Tecnológico para la Cadena Productiva de Cacao-Chocolate en Colombia. pp. 145, Bogotá.
- Cavalcanti, F. R., Matos S.L, J. P., Ferreira-Silva, R. A., y Gomes S., J. A. (2007a). Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. *Journal of Plant Physiology* 164., 591-600.
- Cavalcanti, F. R., Santos, L. J. P. M., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A., y Silveira, J. a. G. (2007b). Roots and leaves display contrasting oxidative response during salt stress and recovery in cowpea. *Journal of plant physiology* 164, 591-600.
- Chepote, R. E., De Santana, S. O., De Araujo, Q. R., Sodr e, G. A., Reis, E. L., Pacheco, R. G., Marrocos, P. C. L., Ser odio, M. H. D. C. F., Menezes, A. A., y Valle, R. R. (2012). Aptid o agr cola e fertilidade de solos para a cultura do cacauzeiro. pp. 67 - 114 En (R. R. Valle, ed.) "Ci ncia, Tecnologia e Manejo do Cacauzeiro", Bras lia, DF.
- Christmann, A., Grill, E., y Huang, J. (2013). Hydraulic signals in long-distance signaling. *Current Opinion in Plant Biology* 16, 293-300.
- Clifford, S. C., Arndt, S. K., Corlett, J. E., Joshi, S., Sankhla, N., Popp, M., y Jones, H. G. (1998). The role of solute accumulation, osmotic adjustment and changes in cell wall elasticity in drought tolerance in *Ziziphus mauritiana* (Lamk.). *Journal of Experimental Botany* 49, 967-977.
- Colombia, I.-M. D. M. A. (1998). El Bosque seco Tropical (Bs--T) en Colombia. pp. 24 p. Instituto Alexander von Humboldt, Bogot .
- Da Gama Rodrigues, A. C., y Valle, R. R. (1996 ). Influencia da aduba o potassica nas trocas gasosas e rela es h dricas de pl ntulas de ca o em tr s solos do sul da Bahia. pp. 645-654 En "Proceedings 12 International coca research conference", Bahia, Brasil.
- Davies, W. J., Wilkinson, S., y Loveys, B. (2002). Stomatal control by chemical signalling and the exploitation of this mechanism to increase water use efficiency in agriculture. *New Phytologist* 153, 449-460.
- Davies, W. J., y Zhang, J. (1991). Root Signals and the Regulation of Growth and Development of Plants in Drying Soil. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 42, 55-76.
- Daymond, A., y Hadley, P. (2004). The effects of temperature and light integral on early vegetative growth and chlorophyll fluorescence of four contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Annals of applied biology* 145, 257-262.
- Daymond, A., Tricker, P., y Hadley, P. (2011). Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum* 55, 99-104.
- De Almeida, A.-a. F., Brito, R. C. T., Aguilari, M. a. G., y Valle, R. R. (2001). Some water relations aspects of *Theobroma cacao* clones. pp. 349-363 En "13th International Cocoa Research Conference, " Kota Kinabalu, Malaysia, October.
- De Almeida, A.-a. F., y Valle, R. R. (2007a). Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19, 425-448.
- De Almeida, A.-a. F., y Valle, R. R. (2010). Cacao: ecophysiology of growth and production. En "Ecophysiology of Tropical Tree Crops" (F. U. O. V. Fabio Damatta (Dept. Of Plant Biology, Brazil), ed.), pp. 37-70 Vicosa, Brazil.

- De Almeida, A. a. F., Brito, R. C. T., Aguilar, M. a. G., y Valle, R. R. (2002). Water relations' aspects of *Theobroma cacao* L. clones. *Agrotrópica* 14, 35 - 44.
- De Almeida, A. a. F., y Valle, R. R. (2007b). Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19, 425-448.
- De Almeida, H. A., y Machado, R. C. R. (2013). Características psicrométricas do ar no interior de plantações de cacau cultivados à sombra e ao sol. *Agrotrópica* 25, 73 - 80.
- De Jesus Gonçalves, N. (1991). Respostas fisiológicas e morfológicas de plântulas de cacau submetidas a dois regimes hídricos e três formas de nitrogénio, Universidade Federal da Bahia, Salvador-Bahia.
- De Pascale, S., y Stanghellini, C. (2011). High temperature control in mediterranean greenhouse production: The constraints and the options. pp. 103-116 En "Proceedings of the International Symposium on High Technology for Greenhouse Systems: GreenSys2009," Vol. 893, Quebec, Canada, 14 - 19 June, 2009.
- De Souza, J., Garcia, R. J., Muller, W. M., y Midlej, P. R. M. (1981b). Influencia das condicoes climaticas, peso e volumen de sementes no desenvolvimento de plantas de cacau em condicoes de viveiro e posteriormente no campo. pp. 69-72 En "Proceedings 8 International cocoa research conference".
- Del Campo, E. C., y Andia, F. C. (1997). "Cultivo y beneficio del cacao CCN51," El Conejo Quito, Ecuador.
- Delgado, F., y Barreto, L. (1987). Aproximacion matematica para la elaboracion de curvas de retencion de humedad en suelos representativos de los llanos occidentales.p. 42 En 9 Congreso Venezolano de la Ciencia del Suelo. Programa general y resúmenes". Sociedad Venezolana de la Ciencia del Suelo. Maracaibo (Venezuela).
- Deng, X., Joly, R. J., y Hahn, D. T. (1989). Effects of plant water deficit on the daily carbon balance of leaves of cacao seedlings. *Physiologia plantarum* 77, 407-412.
- Deng, X., Joly, R. J., y Hahn, D. T. (1990). The influence of plant water deficit on photosynthesis and translocation of <sup>14</sup>C-labeled assimilates in cacao seedlings. *Physiologia plantarum* 78, 623-627.
- Dias, L. a. S. (2001). "Melhoramento genético do cacaueiro. Vicosa.," MG, FUNAPE, UFG.
- Dobriyal, P., Qureshi, A., Badola, R., y Hussain, S. A. (2012). A review of the methods available for estimating soil moisture and its implications for water resource management. *Journal of Hydrology* 458–459, 110-117.
- Dodd, I. C., Egea, G., Watts, C. W., y Whalley, W. R. (2010). Root water potential integrates discrete soil physical properties to influence ABA signalling during partial rootzone drying. *Journal of Experimental Botany* 61, 3543-3551.
- Doorenbos, J., y Pruitt, W. (1984). "Las necesidades de agua de los cultivos," FAO, Roma lalia.
- Dubois, M., Gilles, K. A., Hamilton, J. K., Rebers, P., y Smith, F. (1956). Colorimetric method for determination of sugars and related substances. *Analytical chemistry* 28, 350-356.
- Duursma, R. A., Barton, C. V. M., Lin, Y.-S., Medlyn, B. E., Eamus, D., Tissue, D. T., Ellsworth, D. S., y Mcmurtrie, R. E. (2014). The peaked response of transpiration rate to vapour pressure deficit in field conditions can be explained by the temperature optimum of photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology* 189–190, 2-10.

- Edward, N. G. (1981). Potential cocoa photosynthetic productivity. pp. 235-244 En "8a International Cocoa Research Conference", Cartagena, Colombia.
- Enciso, J., Porter, D., y Peries, X. (2007). Irrigation Monitoring with Soil Water Sensors. Available electronically from <http://hdl.handle.net/1969/1/87458>.
- Enriquez, G. A. (2010). "Cacao orgánico. Guía para productores Ecuatorianos.," 2/Ed. Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias. INIAP, Quito, Ecuador
- Espinal G., C. F., Martínez C., H. J., Beltrán L., L. S., y Ortiz H., L. (2005.). La cadena del cacao en Colombia. Una mirada global de su estructura y dinámica. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Observatorio agrocadenas de Colombia.
- Fedecacao-Pronatta (2004). "Módulos Técnicos - Cacao," Bogotá.
- Fini, A., Bellasio, C., Pollastri, S., Tattini, M., y Ferrini, F. (2013). Water relations, growth, and leaf gas exchange as affected by water stress in *Jatropha curcas*. *Journal of Arid Environments* 89, 21-29.
- Flexas, J., Barbour, M. M., Brendel, O., Cabrera, H. M., Carriquí, M., Diaz-Espejo, A., Douthe, C., Dreyer, E., Ferrio, J. P., Gago, J., Galle, A., Galmés, J., Kodama, N., Medrano, H., Niinemets, Ü., Peguero-Pina, J. J., Pou, A., Ribas-Carbo, M., Tomas, M., Tosens, T., y Warren, C. R. (2012). Mesophyll diffusion conductance to CO<sub>2</sub>: An unappreciated central player in photosynthesis. *Plant Science*.
- Foyer, C. H., y Noctor, G. (2003). Redox sensing and signaling associated with reactive oxygen in chloroplasts, peroxisomes and mitochondria. *Physiol Plant.* 119, 355-364.
- Freire, M. D. S. L. (1993). Efeitos da irrigação complementar no rendimento do cacauzeiro (*Theobroma cacao*), USP (Tese de mestrado). ESALQ, Piracicaba, São Paulo – Brasil.
- García, L. J. (2011). "Estudio de la fenología del cultivo de mango (*Mangifera indica* L.) en el alto y bajo Magdalena: bases conceptuales para su manipulación," Produmedios, El Espinal.
- García, L. J., Ortiz, O. L. A., y Narvaez, L. (2006). Caracterización y tipificación socioeconómica y tecnológica del sistema de producción de cacao en Colombia. Fase Santander, Norte de Santander, Huila y Tolima. Modulo Interactivo de consulta. CORPOICA-MINAGRICULTURA, Mosquera, Cundinamarca.
- García, L. J., Romero, C. M., y Ortiz, O. L. A. (2007). "Evaluación edafoclimática de las tierras del trópico bajo Colombiano para el cultivo de cacao," Produmedios, Bogotá.
- Givnish, T. J., Montgomery, R. A., y Goldstein, G. (2004). Adaptive radiation of photosynthetic physiology in the Hawaiian lobeliads: light regimes, static light responses, and whole-plant compensation points. *American Journal of Botany* 91, 228-246.
- Gomes, F. P., Oliva, M. A., Mielke, M. S., Almeida, A.-a. F., y Aquino, L. A. (2010). Osmotic adjustment, proline accumulation and cell membrane stability in leaves of *Cocos nucifera* submitted to drought stress. *Scientia horticultrae* 126, 379-384.
- Guerfel, M., Baccouri, O., Boujnah, D., Chaïbi, W., y Zarrouk, M. (2009). Impacts of water stress on gas exchange, water relations, chlorophyll content and leaf structure in the two main Tunisian olive (*Olea europaea* L.) cultivars. *Scientia horticultrae* 119, 257-263.
- Guevara, V. S. (2003). Estimación de la radiación solar. (C. P. D. I. S. Y. C. D. Ambiente, ed.), pp. 12p. UNATSABAR - CEPIS/OPS, Lima (Perú).

- Gupta, S. C., y Larson, W. E. (1979). Estimating soil water retention characteristics from particle size distribution, organic matter percent, and bulk density. *Water Resour. Res.* 15, 1633-1635.
- Gutiérrez, M. V., Jiménez, K., Soto, D., Alpizar, M., y Chinchilla, C. (2002). El microclima en una casa de sombra: Palmas y *Zamia* como indicadores de aclimatación a la luz. *Rev. Agr. Trop* 32, 47-60.
- Habib-Ur-Rehman, A., y Muhammad, A. (2005). Photosynthesis under Drought Stress. pp. 17 En (M. Pessaraki, ed.) "Handbook of photosynthesis". CRC Press.
- Hamid, B. G., Yamauchi, Y., Shimada, E., Sasaki, R., Kawano, N., Tanaka, K., y Tanaka, K. (2004). Enhanced tolerance to salt stress and water deficit by overexpressing superoxide dismutase in tobacco (*Nicotiana tabacum*) chloroplasts. *Plant Science* 166, 919-928.
- Hardwick, K., Abo-Hamed, S., y Collin, H. A. (1981a). Hormonal control of shoot apex activity in *Theobroma cacao* L. . pp. 253-257 En "Proceedings 8 International cocoa research conference", Cartagena, Colombia.
- Hardwick, K., Orchard, J. E., y Collin, H. A. (1979). Control of chloroplast formation and photosynthetic performance in developing cocoa (var. Amelonado and amazon) leaves. pp. 143-149. En "Actes 7 Conférence internationale sur la recherche cacaoyère", Doaula, Cameroun.
- Hardwick, K., Sleight, P. A., y Collin, H. A. (1981b). Interaction between root and shoot growth in cacao seedlings. pp. 209-214. En "Proceedings 8 International cocoa research conference", Cartagena, Colombia.
- Hartung, W., Wilkinson, S., y Davies, W. J. (1998). Factors that regulate abscisic acid concentrations at the primary site of action at the guard cell. *Journal of Experimental Botany* 49, 361-367.
- Hernández, A. P., Cock, J. H., y El-Sharkawy, M. A. (1989). The responses of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared with sunflower. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal* 1, 155-161.
- Hessini, K., Martínez, J. P., Gandour, M., Albouchi, A., Soltani, A., y Abdelly, C. (2009). Effect of water stress on growth, osmotic adjustment, cell wall elasticity and water-use efficiency in *Spartina alterniflora*. *Environmental and Experimental Botany* 67, 312-319.
- Huan, L. K., Yee, H. C., y Wood, I. (1984). Irrigation of cocoa on coastal soils in peninsular Malasya. *International conference on cocoa and coconuts* 1.
- Hunt, R. (1982). "Plant growth curves. The functional approach to plant growth analysis," Edward Arnold Ltd.
- Hunt, R. (1990). "Basic growth analysis," Unwin Hyman Ltd.
- Ica (2002). Acuerdo No. 003 Por el cual se define el material genético de cacao. ICA-Consejo Nacional Cacaotero, Bogotá.
- Isaac, M. E., Ulzen-Appiah, F., Timmer, V. R., y Quashie-Sam, S. J. (2007). Early growth and nutritional response to resource competition in cocoa-shade intercropped systems. *Plant Soil* 298, 243-254.
- Istanbulluoglu, A., Gocmen, E., Gezer, E., Pasa, C., y Konukcu, F. (2009). Effects of water stress at different development stages on yield and water productivity of winter and summer safflower (*Carthamus tinctorius* L.). *Agricultural Water Management* 96, 1429-1434.

- Jacobsen, S., y Mujica, A. (1999). Fisiología de la resistencia a sequia en quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.). pp. 90 En "I Curso Internacional sobre Fisiología de la Quinua (*Chenopodium quinoa* Willd.)". Centro Internacional de la Papa (CIP). Lima (Perú).
- Jaimez, R. E., Da Silva, R., Allende, J., Rada, F., Figueiral, R., y Aubeterre, A. D. (2005). Variaciones microclimáticas en invernadero: efecto sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases en pimentón (*Capsicum annum*). *Agrociencia* 39, 41-50.
- Jaimez, R. E., Martínez, P. J., y Da Silva, R. (2007). Microclima en Invernaderos: sus efectos sobre intercambio de gases en cultivos, casos de Venezuela pp. 15 p. Universidad de Los Andes., Merida (Venezuela).
- Jaimez, R. E., Tezara, W., Coronel, I., y Urich, R. (2008). Ecofisiología del cacao (*Theobroma cacao*): su manejo en el sistema agroforestal. Sugerencias para su mejoramiento en Venezuela. *Revista Forestal Venezolana* 52, 253-258.
- James, J. M. (2001). "Nuevo enfoque tecnológico para la modernización de la cacaocultura," Litografía La Bastilla Ltda, Bucaramanga, Colombia.
- Jdey, A., Slama, I., Rouached, A., y Abdelly, C. (2014). Growth, Na<sup>+</sup>, K<sup>+</sup>, osmolyte accumulation and lipid membrane peroxidation of two provenances of Cakile maritima during water deficit stress and subsequent recovery. *Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants* 209, 54-62.
- Joly, R. J. (1987). Physiological adaptations for maintaining photosynthesis under water stress in cacao. pp. 199-203 En "Proceeding:10th international Cocoa Research Conference.", Santo Domingo, Dominican Republic.
- Joly, R. J., y Hahn, D. T. (1989). Net CO<sub>2</sub> assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. *Photosynthesis Research* 21, 151-159.
- Keenan, T., Sabate, S., y Gracia, C. (2010a). The importance of mesophyll conductance in regulating forest ecosystem productivity during drought periods. *Global Change Biology* 16, 1019-1034.
- Keenan, T., Sabate, S., y Gracia, C. (2010b). Soil water stress and coupled photosynthesis–conductance models: Bridging the gap between conflicting reports on the relative roles of stomatal, mesophyll conductance and biochemical limitations to photosynthesis. *Agricultural and Forest Meteorology* 150, 443-453.
- Kern, J. S. (1995). Evaluation of Soil Water Retention Models Based on Basic Soil Physical Properties. *Soil Sci. Soc. Am. J.* 59, 1134-1141.
- Khan, M. N., Patterson, G. R., y Matlick, B. K. (1987). Effect of supplemental water supplied through drip irrigation on cocoa yield at hummingbird Hershey, Ltd., Belize, C.A. pp. 185-191 En "Proceedings 10 International cocoa research conference".
- Kumar, A., Singh, D. P., y P., S. (1994). Influence of water stress on photosynthesis, transpiration, water use efficiency and yield of *Brassica juncea* L. *Field Crop Res* 37, 95-101.
- Lakso, A. N. (1979). Seasonal changes in stomatal response to leaf water potential in apple. *J. Amer. Soc. Hort. Sci* 104, 58-60.
- Leite, J. B. V. (2006). Cacaueiro: Propagação por estacas caulinares e plantio no semi-árido do estado da Bahia. PhD, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, São Paulo – Brasil.
- Leite, J. B. V. (2010). Cacao no Semiárido. En "Reunião com Empresários", Rio de Janeiro.
- Leite, J. B. V., Fonseca, E. V., Feiler, O., Sodre, G. A., Valle, R. R., Marrocos, P. C. L., y Nascimento, M. N. (2010). Cultivo do cacaueiro nas regiões semi-áridas no Brasil: verdades e mitos.

- Leite, J. B. V., Varrejo F., E., Feite, O., Andrade, S. G., Nunes Nascimento, M., Lima M., P. C., y Valle, R. R. (2009). Production of cocoa in semi-arid regions in Brazil. pp. 174 En "Summaries 16 International cocoa research conference. (Working document).", Bali - Indonesia.
- Leite, R. M. D. O., Alvim, R., y Alvim, P. D. T. (1979). Effects of wind and solar radiation on the mechanical rupture of the cacao pulvinus. pp. 129. En "Actes 7 Conférence internationale sur la recherche cacaoyère.", Douala, Cameroun.
- Levitt, J. (1980). "Responses of plants to environmental stresses. Volume II. Water, radiation, salt, and other stresses," Academic Press.
- Liu, C., Liu, Y., Guo, K., Fan, D., Li, G., Zheng, Y., Yu, L., y Yang, R. (2011a). Effect of drought on pigments, osmotic adjustment and antioxidant enzymes in six woody plant species in karst habitats of southwestern China. *Environmental and Experimental Botany* 71, 174-183.
- Liu, H., Wang, X., Wang, D., Zou, Z., y Liang, Z. (2011b). Effect of drought stress on growth and accumulation of active constituents in *Salvia miltiorrhiza* Bunge. *Industrial Crops and Products* 33, 84-88.
- Long, S. P., Humphries, S., y Falkowski, P. G. (1994). Photoinhibition of Photosynthesis in Nature. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 45, 633-662.
- Lopes De Oliveira, M., y Newman Luz, E. D. M. (2005). "Identificação e Manejo das Principais Doenças do Cacaueiro no Brasil," Ilhéus, BA.
- Lopez M., G., Behboudian, H., Girona, J., y Marsal, J. (2012). Drought in Deciduous Fruit Trees: Implications for Yield and Fruit Quality. pp. 441-459 En (R. Aroca, ed.) "Plant Responses to Drought Stress From Morphological to Molecular Features". Springer Heidelberg New York Dordrecht London.
- Lorenzo, P., Sánchez-Guerrero, M., Medrano, E., García, M., Caparrós, I., y Giménez, M. (2003). El sombreado móvil exterior: efecto sobre el clima del invernadero, la producción y la eficiencia en el uso del agua y la radiación. Mejora de la eficiencia en el uso del agua en cultivos protegidos. Almería: FIAPA, 207-230.
- Ludlow, M. M., y Muchow, R. C. (1990). A critical evaluation of Traits for improving crop yield in water limited environments. . *Adv. Agron* 43, 107-153.
- Machado, R. C. R., Alvim, P. D. T., y Milde, L. C. E. (1979). Reações fisiológicas do cacaueiro a deficiência de água no solo. En "7 International cocoa research conference", Douala Cameroun.
- Martín De Santa Olalla Mañas, F., y Juan Valero, J. a. D. (1993). "Agronomía del riego," Mundi-Prensa, Madrid.
- Martin, E. C. (2010). Métodos para Medir la Humedad del Suelo para la Programación del Riego ¿Cuándo?. 8 p. University of Arizona. College of agricultural and life sciences. Arizona Cooperative Extension., Arizona.
- Medina, L. Y. B., Arellano, R. E. J., y Briceño, W. E. E. (2010). Influencia de la condición climática de diferentes localidades en el microclima del invernadero: región andina y central de Venezuela. *Interciencia: Revista de ciencia y tecnología de América* 35, 380-387.
- Mejía F., L. A. (2000). Aspectos ecofisiológicos relacionados con el cultivo de cacao. pp. 26-32 En (Corpoica, ed.) "Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao". Impresores Colombianos, Bucaramanga-Colombia.

- Melgarejo, L. M., Hernández, S., Barrera, J., Solarte, M. E., Suárez, D., Pérez, L. V., Rojas, Y. A., Cruz Aguilar, M., Moreno Álvarez, L. G., y Crespo, S. (2010). "Experimentos en fisiología vegetal," Charlie's impresores Ltda., Bogotá.
- Melgarejo Muñoz, L. M., y Moreno Chacon, L. (2009a). "Determinación del contenido de prolina mediante el método de Bates en clones de *Gmelina arborea* adaptados a la zona norte de Colombia." Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Melgarejo Muñoz, L. M., y Moreno Chacon, L. (2009b). "Determinación del contenido de azúcares solubles totales mediante el método de Dubois en clones de *Gmelina arborea* adaptados a la zona norte de Colombia." Universidad Nacional de Colombia, Bogotá.
- Mendoza C., H. (1999). Estructura y riqueza florística del bosque seco tropical en la región Caribe y el valle del río Magdalena, Colombia. *Caldasia* 21, 70-94.
- Merkei, U., Muller, M. W., Serrano Minar, P., y Biehl, B. (1993). Light intensity influence on the characteristics of the photosynthetic apparatus from coca tree (*Theobroma cacao* L.) during leaf development. pp. 645-653 En "Proceedings 11 International coca research conference.", Yamoussoukro, Republique de Cote D'ivoire.
- Molfino, J. (2009). Estimación del agua disponible en los grupos CONEAT. 15 p. Ministerio de Ganadería Agricultura y Pesca (Dirección General de Recursos Naturales Renovables). Montevideo.
- Moran, R. (1982). Formulae for determination of chlorophyllous pigments extracted with N, N-dimethylformamide. *Plant Physiology* 69, 1376-1381.
- Moser, G., Leuschner, C., Hertel, D., Hölscher, D., Köhler, M., Leitner, D., Michalzik, B., Prihastanti, E., Tjitrosemito, S., y Schwendenmann, L. (2010). Response of cocoa trees (*Theobroma cacao*) to a 13-month desiccation period in Sulawesi, Indonesia. *Agroforestry Systems* 79, 171-187.
- Motamayor, J. C., Lachenaud, P., E Mota, J. W. S., Loor, R., Kuhn, D. N., Brown, J. S., y Schnell, R. J. (2008). Geographic and genetic population differentiation of the Amazonian chocolate tree (*Theobroma cacao* L.). *PLoS One* 3, e3311.
- Muller, M., y Biehl, B. (1993). Mudanças na capacidade fotossintética de folhas de cacaueteiro (*Theobroma cacao* L.) influenciadas pela intensidade de luz durante o período de vida., pp. 597-605 En "Proceedings 11 International coca research conference. ", Yamoussoukro, Republique de Cote D'ivoire.
- Muller, M. W., Serrano, P., y Biehl, B. (1996). Fluorescência da clorofila a e fotossíntese de folhas de cacaueteiro (*Theobroma cacao* L.) influenciadas pela intensidade luminosa durante a ontogênese. pp. 669-677 En "Proceedings 12 International coca research conference", Salvador, Bahia Brasil.
- Muller, M. W., y Valle, R. R. (2012). Ecofisiologia do cultivo do cacaueteiro pp. 31 - 66 En (R. R. Valle, ed.) "Ciência, Tecnologia e Manejo do Cacaueteiro", Brasília, DF (Brasil).
- Mundree, S., Baker, B., y Mowla, S. (2002 ). Physiological and molecular insights into drought tolerance. *African Journal of Biotechnology* 1, 28-38.
- Murphy, P. G., y Lugo, A. E. (1986). Ecology of tropical dry forest. *Annual review of ecology and systematics* 17, 67-88.
- Nilsen, E. T., y Orcutt, D. M. (1996). Physiology of plants under stress. Abiotic factors. *Physiology of plants under stress. Abiotic factors.*
- Nio, S. A., Cawthray, G. R., Wade, L. J., y Colmer, T. D. (2011). Pattern of solutes accumulated during leaf osmotic adjustment as related to duration of water deficit for wheat at the reproductive stage. *Plant Physiology and Biochemistry* 49, 1126-1137.

- Noctor, G., Gomez, L., Vanacker, H., y Foyer, C. H. (2002). Interactions between biosynthesis, compartmentation and transport in the control of glutathione homeostasis and signalling. *Journal of Experimental Botany* 53, 1283-1304.
- Nolte, H. D., Hanson, A. D., y Gage, D. A. (1997). Proline accumulation and methylation to proline betaine in Citrus: Implications for genetic engineering of stress resistance.
- Núñez, B. A. (1991). La fisiología del frijol bajo condiciones de sequía. *Rev. Fitotecnia Mexicana* 14, 269-275.
- Orchard, J., y Saltos, M. (1988). The growth and water status of cacao during its first year of establishment under different methods of soil water management. pp. 193-198.
- Orchard, J. E. (1984). The effect of the dry season on the water status of T. cacao in Ecuador. pp. 103-109 En "Proceedings 9 International coca research conference", Lome Togo.
- Orchard, J. E., y Saltos M., R. (1987). The growth and water status of cacao during its first year of establishment under different methods of soil water management. pp. 193-198 En "Proceedings 10 International coca research conference", Santo Domingo, Dominican Republic.
- Ospina S, J. A. (1990). Efecto de la fertilización con riego por goteo en el rendimiento de cacao en plena producción. Growth analysis, formulae. Their use and abuse. *Crop* 7, 171-175.
- Parra, Q. R. A., Rodriguez, O. J. L., y Gonzalez, H. V. A. (1999). Transpiración, potencial hídrico y prolina en zarzamora bajo déficit hídrico. *Terra* 17, 125-130.
- Passos, M., Edson, E., Machado, R., y Regina, C. (1981). Efeito do fosforo sobre o estado hídrico em plântulas de cacau. pp. 151-155. En "Proceedings 8 International cocoa research conference".
- Peralta Buelvas, E. R., y Barrios Osorio, E. D. J. (2006). Determinación de ecuaciones de capacidad de campo y punto de marchitez permanente en suelos del municipio de Corozal-Sucre. Pregrado, Universidad de Sucre, Sincelejo.
- Pereyra, G., Villalobos, V., Rondón, O., Chacón, I., Jaimez, R., y Tezara, W. (2007). Intercambio gaseoso en diferentes cultivares de germoplasma de cacao (*Theobroma cacao* L.). pp. 668-671 En "XVII Con. Ven. Bot."
- Pineda, C., y Vilorio, J. (2011). Funciones de Pedotransferencia para estimar la retención de humedad en suelos de la cuenca del lago de Valencia. *Venesuelos* 5, 39-45.
- Premachandra, G., y Joly, R. (1991). Leaf water relations, net CO<sub>2</sub> assimilation stomatal conductance and osmotic concentration as affected by water deficit in cacao seedlings. pp. 1-8.
- Prenger, J. J., y Ling, P. P. (2001). Greenhouse Condensation Control Understanding and Using Vapor Pressure Deficit (VPD). En "Food, Agricultural and Biological Engineering", 6p. Ohio State University Extension Fact Sheet, Ohio.
- Prihastanti, E. (2011). Changes in leaves and stem diameter of cocoa tree (*Theobroma cacao* L.) in drought stress. ISNAR C2FS PROCEEDING.
- Prokić, L., y Stikić, R. (2011). Effects of different drought treatments on root and shoot development of the tomato wild type and flacca mutant. *Arch. Biol. Sci., Belgrade* 63 1167-1171.
- Rada, F., Jaimez, R. E., García Núñez, C., Azócar, A., y Ramírez, M. E. (2005a). Relaciones hídricas e intercambio de gases en *Theobroma cacao* var. Guasare bajo períodos de déficit hídrico. *Rev. Fac. Agron.* 22, 112-120.

- Rada, F., Jaimez, R. E., García Núñez, C., Azócar, A., y Ramírez, M. E. (2005b). Water relations and gas exchange in *Theobroma cacao* var. Guasare under periods of water deficit. *Fac. Agron* 22, 112-120.
- Radford, P. J. (1967). Growth Analysis Formulae - Their Use and Abuse. *Crop Sci.* 7, 171-175.
- Raja H, R. M., y Hardwick, K. (1987b). The effect of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of coca leaves. pp. 211-214 En "Proceedings 10 International coca research conference".
- Raja H., R. M., y Hardwick, K. (1987a). The effects of prolonged exposure to different light intensities on the photosynthesis of coca leaves. pp. 205-209 En "Proceedings 10 International coca research conference", Santo Domingo, Dominican Republic.
- Raja Harun, R., y Hardwick, K. (1988). The effect of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. pp. 205-209.
- Ramanjulu, S., y Sudhakar, C. (2000). Proline metabolism during dehydration in two mulberry genotypes with contrasting drought tolerance. *Journal of plant physiology* 157, 81-85.
- Rehem, B. C. (2006). Reposas fisiológicas de clones de *Theobroma cacao* L. ao alagamento do substrato. Maestria, Universidade Estadual de Santa Cruz, Ilheus, Bahia. Brasil.
- Reigosa, M. J., Pedrol, N., y Sánchez, A. (2004). "La Ecofisiología vegetal una ciencia de síntesis."
- Reyes, C. R. (2012). Respuesta fisiológica de la palma aceitera (*Elaeis guineensis* Jacq.) a la disponibilidad de agua en el suelo. PhD, Universidad de Costa Rica, Ciudad Universitaria Rodrigo Facio, Costa Rica.
- Ribeiro, M., Silva, J. O., Aitken, W., Machado, R., y Baligar, V. (2008). Nitrogen Use Efficiency in Cacao Genotypes. *Journal of Plant Nutrition* 31, 239-249.
- Richards, L. A. (1949). Methods of Mounting Porous Plates Used in Soil Moisture Measurements. *Agron. J.* 41, 489-490.
- Rigato C, J., Patrocinio B., E., Galeas A, M. A., Siqueira, P. R., Spaggiari S, C. A., Borghi F., F., y Guimaraes P., D. (2009). Physiological characteristics and growth of grafts of *Theobroma cacao* L. bred under different doses of water retaining polymers and submitted to a cycle of moisture deficit., pp. 190 En "Summaries 16 International coca research conference. (Working document)".
- Ritchie, J. T. (1972). Model for predicting evaporation from a row crop with incomplete cover. *Water Resour. Res.* 8, 1204-1213.
- Roelfsema, M. R. G., y Hedrich, R. (2002). Studying guard cell in the intact plant: modulation of stomatal movement by apoplastic factors. *New phytologist* 153, 425-431.
- Rojas V., J. (2000). Características del sector cacaoero Colombiano y los aspectos del mercado mundial del grano. pp. 13-19 En (Corpoica, ed.) "Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao". Impresores Colombianos, Bucaramanga-Colombia.
- Rondon C., J. G. (2000). Mejoramiento Genético del Cacao (*Theobroma cacao* L.). pp. 37-49 En (Corpoica, ed.) "Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao". Impresores Colombianos, Bucaramanga-Colombia.

- Rubiano P, Á., Campos R, A., y Ramírez R, J. O. (1988). Efecto de la fertigación y riego por goteo en los rendimientos del Cacao (*Theobroma cacao* L.), Universidad Nacional de Colombia.
- Rubin, D. (2010). Será o fim do chocolate?. Alta demanda e falhas na produção de cacau podem fazer com que o doce mais popular do mundo se torne uma raridade em 20 anos. ISTOE Independiente 2141.
- Rucker, K. S., Kvien, C. K., Holbrook, C. C., y Hook, J. E. (1995). Identification of Peanut Genotypes with Improved Drought Avoidance Traits<sup>1</sup>. *Peanut Science* 22, 14-18.
- Salisbury, F. B., y Ross, C. W. (2000). Fisiología de las plantas. Edit. Thomson. 3 tomos.
- Sanders, G. J., y Arndt, S. K. (2012). Osmotic Adjustment Under Drought Conditions. pp. 199-229 En (R. Aroca, ed.) "Plant Responses to Drought Stress. From Morphological to Molecular Features". Springer-Verlag Berlin Heidelberg 2012.
- Sena G., A. R., Kozlowski, T. T., y Reich, P. B. (1987b). Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. Catongo seedlings to air humidity. *New Phytol.* 107, 591-602.
- Serrano, P., y Biehl, B. (1993). Light stress on coca (*Theobroma cacao* L.) fluorimetric measurements under different light conditions in the field. pp. 583-588, Yamoussoukro, Republique de Cote D'ivoire.
- Shao, H.-B., Chu, L.-Y., Jaleel, C. A., y Zhao, C.-X. (2008). Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331, 215-225.
- Shinohara, T., y Leskovar, D. I. (2014). Effects of ABA, antitranspirants, heat and drought stress on plant growth, physiology and water status of artichoke transplants. *Scientia Horticulturae* 165, 225-234.
- Sicher, R. C., Timlin, D., y Bailey, B. (2012). Responses of growth and primary metabolism of water-stressed barley roots to rehydration. *Journal of plant physiology* 169, 686-695.
- Silva, A., Ponce De León, J., García, F., y Durán, A. (1988). "Aspectos Metodológicos en la determinación de la capacidad de retener agua en los suelos del Uruguay, ." Facultad de Agronomía, Montevideo, Uruguay.
- Silva, E. N., Ferreira-Silva, S. L., Viégas, R. A., y Silveira, J. a. G. (2010). The role of organic and inorganic solutes in the osmotic adjustment of drought-stressed *Jatropha curcas* plants. *Environmental and Experimental Botany* 69, 279-285.
- Siqueira, P. R., Muller, M. W., y Pinho, A. F. S. (1987). Efeito da irrigação na produtividade do cacauero. *Anais do XVI congresso Brasileiro de Engenharia Agrícola*, 1987, 116-127.
- Siqueira, P. R., Sena G., A., Dias, L. A., y Souza, C. a. S. (1996). Efeito da irrigação na produtividade do cacauero (*Theobroma cacao* L.) em Linhares Brasil. pp. 867-877 En "Proceedings 12 International coca research conference", Salvador, Bahía Brasil.
- Skirycz, A., y Inzé, D. (2010). More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* 21, 197-203.
- Soto, F., y Morales, D. (1996). Relación de la temperatura del aire, la humedad relativa y la radiación global con el crecimiento de plántulas de café. *Cultivos Tropicales* 17, 41-44.
- Tafur H., J. C., y Liévano T., M. (2006). "Cadena productiva del cacao: análisis del eslabón primario," Universidad Santo Tomas, Bogotá, D.C.
- Taiz, L., y Zeiger, E. (2002). "Plant Physiology," Tercera edición/Ed. Sinauer Associates, Inc., Publishers.

- Tanny, J. (2013). Microclimate and evapotranspiration of crops covered by agricultural screens: A review. *Biosystems Engineering* 114, 26-43.
- Tezara, W., Coronel, I., Urich, R., Marín, O., Jaimez, R., y Chacón, I. (2009). Plasticidad ecofisiológica de árboles de cacao (*Theobroma cacao* L.) en diferentes ambientes de Venezuela. En "III CLAE y IX CEB", São Lourenço - MG.
- Tezara, W., Mitchell, V., Driscoll, S., y Lawlor, D. (2002). Effects of water deficit and its interaction with CO<sub>2</sub> supply on the biochemistry and physiology of photosynthesis in sunflower. *Journal of Experimental Botany* 53, 1781-1791.
- Torrán, A.E. (2007). Impacto de las plantaciones de *Eucalyptus grandis* sobre el contenido de humedad del suelo. Análisis de un caso en el noreste de la provincia de Entre ríos. Maestría, Universidad Tecnológica Nacional, Concepción del Uruguay.
- Tricker, P. J., Daymond, A. J., Wilkinson, M. J., y Hadley, P. (2009). Water use efficiency as target for cocoa breeding. 176 p. En "Summaries 16 International cocoa research conference (Working document)". Bali - Indonesia.
- Turner, N. C. (1981). Techniques and experimental approaches for the measurement of plant water status. *Plant and soil* 58, 339-366.
- Turner, N. C., y Begg, J. E. (1981). Plant-water relations and adaptation to stress. *Plant and soil* 58, 97-131.
- Uribe, A., Méndez, H., y Mantilla, J. (2000). Efecto de niveles de nitrógeno, fósforo y potasio en la producción de cacao en Colombia. *IMPOFOS. Informaciones Agronómicas* 41, 4-7.
- Wang, F.-Z., Wang, Q.-B., Kwon, S.-Y., Kwak, S.-S., y Su, W.-A. (2005). Enhanced drought tolerance of transgenic rice plants expressing a pea manganese superoxide dismutase. *Journal of Plant Physiology* 162, 465-472.
- Wang, Z., Quebedeaux, B., y Stutte, G. W. (1995). Osmotic adjustment: Effect of water stress on carbohydrates in leaves, stems and roots of apple. *Aust. J. Plant Physiol* 22.
- Wang, Z., y Stutte, G. W. (1992). The role of carbohydrates in active osmotic adjustment in apple under water stress. *J. Amer. Soc. Hort. Sci* 117, 816-823.
- Webb, A. A., y Mansfield, T. A. (1992). How do stomata work? . *J. Biol. Educ.* 26, 19-26.
- Whitkus, R., De La Cruz, M., Mota-Bravo, L., y Gómez-Pompa, A. (1998). Genetic diversity and relationships of cacao (*Theobroma cacao* L.) in southern Mexico. *TAG Theoretical and Applied Genetics* 96, 621-627.
- Xoconostle-Cazares, B., Ramirez-Ortega, F. A., Flores-Elenes, L., y Ruiz-Medrano, R. (2011). Drought tolerance in crop plants. *American Journal of plant physiology* 5, 241-256.
- Xu, D.-Q., y Shen, Y.-K. (2005). External and Internal Factors Responsible for Midday Depression of Photosynthesis. pp. 451-459 En (M. Pessaraki, ed.) "Handbook of Photosynthesis". CRC Press Taylor & Francis Group, Boca Raton, FL. USA.
- Xu, Z., Zhou, G., y Shimizu, H. (2010). Plant responses to drought and rewatering. *Plant Signaling & Behavior* 5, 649-654.
- Yamaguchi, K., Kasuga, M., Liu, Q., Nakashima, K., Sakuma, Y., Abe, H., Shinwari, Z., Seki, M., y Shinozaki, K. (2002). Biological mechanisms of drought stress response. *JIRCAS Working Report*, 1-8.
- Yaw, A. (1979). The influence of environment on growth and production of the cacao tree: soils and nutrition. pp. 167-176 En "Actes 7 Conférence internationale sur la recherche cacaoyère.", Douala, Cameroun.

- 
- Zhang, J., Jia, W., Yang, J., y Ismail, A. M. (2006). Role of ABA in integrating plant responses to drought and salt stresses. *Field Crops Research* 97, 111-119.
- Zhu, X.-G., Long, S. P., y Ort, D. R. (2010). Improving photosynthetic efficiency for greater yield. *Annual review of plant biology* 61, 235-261.
- Zhu, Z., Wei, G., Li, J., Qian, Q., y Yu, J. (2004). Silicon alleviates salt stress and increases antioxidant enzymes activity in leaves of salt-stressed cucumber (*Cucumis sativus* L.). *Plant Science* 167, 527-533.
- Zuidema, P. A., Leffelaar, P. A., Gerritsma, W., Mommer, L., y Anten, N. P. R. (2005). A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): model presentation, validation and application. *Agricultural Systems* 84, 195-225.