

**EVALUACIÓN FISIOLÓGICA DE CLONES DE CACAO DE ALTO
RENDIMIENTO BAJO EL ARREGLO FORESTAL DE ABARCO (*Cariniana
pyriformis*) EN LAS ZONAS DE RIONEGRO Y CARMEN DE CHUCURÍ**

SEBASTIÁN ARENAS JIMÉNEZ

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARAMANGA
2012**

**EVALUACIÓN FISIOLÓGICA DE CLONES DE CACAO DE ALTO
RENDIMIENTO BAJO EL ARREGLO FORESTAL DE ABARCO (*Cariniana
pyriformis*) EN LAS ZONAS DE RIONEGRO Y CARMEN DE CHUCURÍ**

**SEBASTIÁN ARENAS JIMÉNEZ
CANDIDATO AL TÍTULO DE BIÓLOGO**

**JAIRO ROJAS MOLINA
M.Sc. Agroforestería tropical.
Director del Proyecto
GENARO ANDRÉS AGUDELO CASTAÑEDA
Ingeniero agrónomo
Codirector del proyecto**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGÍA
BUCARAMANGA
2012**

Agradecimientos a Dios, a la Universidad Industrial de Santander, a mis padres por su incondicional apoyo a mis mejores amigos: Daniel, Christian, Víctor, Susana, Mafe, Linda, Juliette, Ambrosio, Carolina, Cindy, Sebastián, Pablo y Mauricio; y a mis tres princesas que son el motor de mis fuerza: Juliana, Maira y Tachita.

El hoy es el día de los recuerdos de un pasado que es hoy...

CONTENIDO

| | |
|---|-----------|
| 1. INTRODUCCION | 12 |
| 2. MARCO TEÓRICO | 14 |
| 3. MATERIAL Y METODOLOGÍA | 18 |
| 3.1 ESTABLECIMIENTO DE CULTIVOS | 18 |
| 3.1.1 El diseño de experimento | 19 |
| 3.1.2 La propagación del material vegetal | 20 |
| 3.2 MEDICIONES | 21 |
| 3.2.1 Relaciones hídricas | 21 |
| 3.2.2 Intercambio de gases | 22 |
| 3.2.3 Análisis estadístico | 23 |
| 4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN | 24 |
| 4.1 Variables climáticas y microclimáticas. | 24 |
| 4.2. Relaciones hídricas | 25 |
| 4.2. Intercambio de gases | 29 |
| 5. CONCLUSIONES | 41 |
| 6. RECOMENDACIONES | 43 |
| 7. BIBLIOGRAFIA | 44 |

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Valores de temperatura del microclima presente para cada uno de los tratamientos. El * supone diferencias significativas entre localidades y modalidades de sombrío ($P < 0,05$). **25**

LISTA DE FIGURAS

| | |
|--|-----------|
| Fig. 1: Ubicación geográfica de las localidades. | 19 |
| Fig.2: parcela experimental en a) Rionegro y b) Carmen de Chucurí. | 20 |
| Fig. 3: Parcela experimental en el municipio de Rionegro, Santander. | 21 |
| Fig. 4: Diseño experimental de nueve genotipos de cacao en un SAF con abarco. | 21 |
| Fig. 5: Huerta experimental de cacao en SAF con <i>Cariniana pyriformis</i> . | 22 |
| Fig. 6: Plano de la huerta experimental de cada uno de los genotipos de cacao en SAF. | 22 |
| Fig. 7: Gráficos de barras para el cacao en surco doble (gris) y en sencillo (negro). a) Y b) Contenido de agua foliar CAF, c) y d) Área foliar específica AFE. | 28 |
| Fig. 8: Gráficos de barras para el cacao en surco doble (gris) y en sencillo (negro). a) y b) Fotosíntesis A , c) y d) Conductancia estomática gs, e) y f) Transpiración E, g) y h) eficiencia en el uso del agua EUA. | 35 |

LISTA DE ANEXOS

| | |
|---|-----------|
| Anexo 1. Genotipos de cacao utilizados en la investigación. | 56 |
| Anexo 2: ANOVA para los parámetros de relaciones hídricas e intercambio gaseoso para Rionegro. | 57 |
| Anexo 3: ANOVA para los parámetros de relaciones hídricas e intercambio gaseoso para Carmen de Chucurí. | 57 |
| Anexo 4. ANOVA de la radiación incidente presente en las Localidades y en los Surcos. El * supone diferencias significativas entre localidades y modalidades de sombrero ($P < 0,05$). | 57 |
| Anexo 5. Tabla de los promedios en radiación y temperatura presente en los surcos por localidad. | 58 |
| Anexo 6. Tabla de los promedios en radiación y temperatura presente en las localidades fuera del experimento. | 58 |
| Anexo 7. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco doble en Rionegro. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 59 |
| Anexo 8. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Rionegro. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 59 |
| Anexo 9. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco doble en Carmen de Chucurí. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 60 |
| Anexo 10. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Carmen de Chucurí. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 60 |
| Anexo 11. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrero en surco doble en Rionegro. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 61 |
| Anexo 12. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Rionegro. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. | 61 |

Anexo 13. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrío en surco doble en Carmen de Chucurí. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. **62**

Anexo 14. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrío en surco sencillo en Carmen de Chucurí. Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$. **62**

RESUMEN

Título: Evaluación fisiológica de clones de cacao de alto rendimiento bajo el arreglo forestal de Abarco (*Cariniana pyriformis*) en las zonas de Rionegro y Camen de Chucurí *

Autor: Sebastián Arenas Jiménez **

Palabras Claves: Sombreado, Sistema agroforestal, Relaciones hídricas, Fotosíntesis.

Descripción

El sombreado en sistemas agroforestales es importante para el crecimiento de las plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.), porque provee protección contra la radiación solar, favoreciendo el contenido hídrico y la actividad metabólica. La cantidad de variedades de cacao representa gran potencial alimenticio, pero difieren entre ellas por morfología, genética y origen geográfico. Se evaluó, el efecto fisiológico en variedades de alto rendimiento de cacao bajo arreglo forestal de abarco (*Cariniana pyriformis*), en surco sencillo y doble, en las estaciones experimentales “La Suiza” (Rionegro, Santander) y “Zona campo 27” (Carmen de Chucurí, Santander) por medio de las variables de estatus hídrico (contenido de agua foliar (CAF) y área foliar específica (AFE)) y de fotosíntesis. Finalmente, se estimó la eficiencia en el uso del agua (WUE). Los mayores valores de CRA y AFE fueron en el Carmen de Chucurí para SCC19, SCC82 y SCC83 en SAF con surco sencillo (60,86, 62,66 y 61,34 los CAF y 168,48 cm²g⁻¹, 162,62 cm²g⁻¹ y 185,71 cm²g⁻¹ los AFE) y los menores en SCC53 y CCS77 especialmente con surco doble en Rionegro (50,26 y 51,57 los CAF y 121,64 cm²g⁻¹ y 112,98 cm²g⁻¹ los AFE). Los mayores valores en Carmen de Chucurí de **A** (4,52 μmol m⁻²s⁻¹, 5,33 μmol m⁻²s⁻¹ y 5,36 μmol m⁻²s⁻¹) fueron medidos en SCC19, CCS80 y SCC82 y los menores (2,65 μmol m⁻²s⁻¹ y 2,76 μmol m⁻²s⁻¹) en SCC13 y CCS77, mientras que en Rionegro SCC19 y SCC53 disminuyeron su A (entre 2,22 μmol m⁻²s⁻¹ y 4,31 μmol m⁻²s⁻¹). Los materiales presentaron variabilidad en sus características fisiológicas, por esto se observó una mejor respuesta al SAF en surco sencillo en ambos sitios aunque Carmen de Chucurí presente mayor temperatura y precipitación.

* Trabajo de Grado

** Facultad de Ciencias. Escuela de Biología. Director: Jairo Rojas.

ABSTRACT

Titulo: Physiological evaluation of cocoa clones high performance under the forest of Abarco (*Cariniana pyriformis*) in areas of Rionegro and Camen de Chucuri *

Author: Sebastián Arenas Jiménez **

Key Words: Shading, Agroforestry system, Water relations, Photosynthesis.

Description:

The shading in agroforestry systems is important for the growth of cocoa plants (*Theobroma cacao* L.), because provides protection against solar radiation, promoting water content and metabolic activity. The number of varieties of cocoa represent a huge food potential, but differ from each other by morphology, genetics and geographic origin. Is evaluated the physiological effect of high yielding varieties of cocoa under low forest cover (*Cariniana pyriformis*) in single and double row, at the experimental stations. "La Suiza" (Rionegro, Santander) y "Zona campo 27" (Carmen de Chucurí, Santander) through the variables the water status (leaf water content (CAF) and the specific leaf water area (AFE)) and the photosynthesis. Finally, It's estimated the efficiency of water use (WUE). The high value at CRA and AFE were in Carmen de Chucurí at SCC19, SCC82 and SCC83 in SAF with single groove (60,86, 62,66 y 61,34 the CAF and 168,48 cm^2g^{-1} , 162,62 cm^2g^{-1} y 185,71 cm^2g^{-1} the AFE) and the low value at SCC53 y CCS77 especially with double groove in Rionegro (50,26 y 51,57 the CAF and 121,64 cm^2g^{-1} y 112,98 cm^2g^{-1} the AFE). The high values at Carmen de Chucurí of A (4,52 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, 5,33 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 5,36 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) were in a half of SCC19, CCS80 y SCC82 and the lower (2,65 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 2,76 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) in SCC13 y CCS77, while in Rionegro SCC19 y SCC53 rised at A (between 2,22 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y 4,31 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). The materials presented variability in their physiological characteristics, so a better response was observed at SAF in single row on both sites but Carmen de Chucurí shows high temperature and less precipitation.

* Work Degree

** Faculty of Sciences. School of Biology. Director: Jairo Rojas

1. INTRODUCCIÓN

La luz es un factor ambiental altamente heterogéneo en los ecosistemas, el que influye en el crecimiento, supervivencia e interacciones competitivas de las comunidades (Valladares, 2003). La radiación lumínica es un factor limitante en la fotosíntesis (Farquhar y Von Caemmerer 1980; Schultz, 1996), el cual en exceso puede llevar a la desecación, y para hacer frente a esto se requiere tener protección a las condiciones ambientales (Valladares y Niinemets, 2008).

Theobroma cacao L. es una especie de origen tropical la cual presenta baja actividad fotosintética y sensibilidad a los factores ambientales particularmente el déficit hídrico y el exceso de luz (Joly y Hahn, 1989). La variación genética en caracteres morfológicos y fisiológicos del cacao le permite a las plantas mostrar una respuesta diferencial en determinados ambientes (Givnish, 1988; Daymond *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2008). Normalmente se cultiva en áreas de alta precipitación anual (Zudeima *et al.*, 2005), con sombra de sistemas agroforestales (SAFs) por ser una planta intolerante a la sequía y al exceso de irradiancia (Bos *et al.*, 2007; Poppenborg y Hölscher, 2009). Un SAF es de importancia porque evita la desecación de las plantas controlando el microclima (Smiley y Kroschel, 2009) y mejorando la utilización del recurso (Reynolds *et al.*, 2007).

El cacao normalmente presenta una tasa fotosintética baja y sensibilidad a los factores abióticos (Balasimha, 1991), por ello no se pueda adaptar totalmente a alta irradiancia, y en plantas sin sombra se puede mostrar estrés (Serrano y Biehl, 1999; Flexas *et al.*, 2002; Tezara *et al.*, 2005). El crecimiento del cacao es bueno en sombra moderada debido a que muestra tolerancia a esta, la cual es influida por un desarrollo de aparato fotosintético tipo sombra (Bukhov *et al.*, 1995; Von Wettberg y Schmitt, 2005), ontogenia de la planta, y factores bióticos y abióticos (Miyaji *et al.*, 1997; Valladares y Niinemets, 2008; Almeida y Valle, 2008).

Se reporta tasa fotosintética (**A**) del cacao a 25% de la irradiancia total al rededor de $5,8 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y cerca del 100% de la máxima luz solar decrece la tasa de asimilación de CO_2 (Miyaji *et al.*, 1997; Poorter, 2000; Pérez *et al.*, 2007). Estudios muestran que la densidad de flujo fotónico PPFd para la fotosíntesis en cacao sembrado en Bahía Almirante (Brasil) ocurre entre $350\text{-}400 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ el cual es cerca del 20% del total de intensidad lumínica (Baligar *et al.*, 2008). Baligar *et al.* (2005) reporto que en cacao un aumento en PPFd desde 65 a $190 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ incrementa el crecimiento de órganos y la fotosíntesis.

Diversas investigaciones involucran los efectos del exceso de irradiancia en la fotosíntesis del cacao. Aunque gran parte de los cambios observados en la fotosíntesis de este, también se pueden deber a otros aspectos como precipitación, temperatura y déficit de presión de vapor. Por lo tanto entender como especies cultivadas responden al medio ambiente para minimizar los efectos desfavorables de las condiciones climáticas y el manejo de los mismos, posee una gran importancia para maximizar su productividad (Da Matta, 2008).

Durante los últimos años, la demanda de cacao de origen americano se ha incrementado por su gran importancia en la industria alimenticia (Anim, 2003; Almeida y Valle, 2008). Mundialmente la oferta es cada vez mayor (Smiley y Kroschel, 2009). Colombia tiene la necesidad de tecnificar las explotaciones cacaoteras para optimizar la producción e incrementar las exportaciones, seleccionando genotipos de alto rendimiento. Debido a la poca información genotípica de la respuesta al factor lumínico (Bae *et al.*, 2008), es importante generar alternativas agroforestales mejoradas en diferentes niveles de sombra.

El objetivo de este trabajo fue hacer la evaluación fisiológica de clones de cacao de alto rendimiento bajo dos modalidades de arreglo forestal de Abarco (*Cariniana pyriformis*) en la zonas de Rionegro y El Carmen de Chucurí.

2. MARCO TEÓRICO

El cacao (*Theobroma cacao* L.), es una especie tropical leñosa perenne característica de las plantas angiospermas dicotiledóneas, perteneciente al orden Malvales y a la familia Malvaceae (Beer *et al.*, 1998; Alverson, 1999; Zudeima *et al.*, 2005). Se cultivan con fines alimenticios e industriales tres variedades principales: *Criollo*, *Forastero* y *Trinitario*, que se diferencian en morfología, genética y origen geográfico (Ciferri y Ciferri, 1975; Uribe *et al.*, 1998; De la Cruz *et al.*, 1995; Montamayor *et al.*, 2002; Almeida y Valle, 2008; Da Matta, 2008).

El cacao en general es un árbol poco tolerante a la alta radiación pero no es específicamente un árbol de sombra (Souza y Díaz, 2004). En cultivo, normalmente requiere su siembra en sistemas agroforestales (SAFs), por ser poco tolerante a condiciones climáticas adversas, especialmente cálidas y secas (Gómez *et al.*, 1990; Whitkus *et al.*, 1995; Alvim, 1997; Anim, 2003; Almeida y Valle, 2008; Da Silva *et al.*, 2009).

Los diferentes cultivos de cacao y otros productos como café a los que se les ha aplicado esta técnica de sombreado han demostrado mayor rendimiento y mejor calidad de las explotaciones, especialmente en Suramérica y el Noreste de África (Gómez *et al.*, 1990; Mas y Dietsch, 2003; Perfecto *et al.*, 2004; Utpala y Saji, 2005). En comparación con los monocultivos, esta practica incrementa la producción total por área y la biomasa por largos periodos de tiempo (Fukai y Trenbath, 2003; Joesting *et al.* 2009; Siles *et al.*, 2009). Este efecto es atribuido a los recursos capturados por las plantas (Midmore, 2003; Anim y Osei, 2009).

Es importante establecer las interrelaciones entre los factores bióticos y abióticos (Jaimes *et al.*, 2008; Pinzón *et al.*, 2009). Debido a que la siembra de cultivos mixtos permite la obtención de amplios beneficios como protección del suelo contra la erosión (Pereyra *et al.*, 2007; Karnosky *et al.*, 2008; Singh *et al.*,

2009), incremento en la biodiversidad (Perfecto, 1996; Helenius, 2003; Thevathasan *et al.*, 2004; Vaughan *et al.*, 2007; Cassano *et al.*, 2011; Philpott y Bichier, 2011), mayor secuestro de carbono (Beer, *et al.*, 1998; Soto *et al.*, 2000), control natural de plagas y enfermedades (Staver *et al.*, 2001; Paquette *et al.*, 2007; Ren, *et al.*, 2007), control del microclima (Belsky y Siebert, 2003; Smiley y Kroschel, 2009), aumento en la actividad microbiana (Maffei y Mucciarelli, 2003), disminución en la necesidad de la utilización de fertilizantes sintéticos, influencia sobre propiedades organolépticas (Steiman *et al.*, 2011) y buena utilización en los recursos luz, agua y nutrientes (Miller y Pallardy, 2001; Govinden y Arnason, 2003; Marshall y Willey 2003; Reynolds *et al.*, 2007), Por esto pueden superar con creces a los cultivos puros (Morris y Garrity, 2003; Prakasa Rao *et al.*, 2003).

Entre las especies co-cultivadas con el cacao hay leñosas como caucho (*Hevea brasiliensis*), clavo (*Syzygium aromaticum*), coco (*Cocos nucifera*), bucares (*Erythrina poeppigiana*), *Cordia alliodora* (Poppenborg y Hölscher, 2009; Aranzazu *et al.*, 2009), pimiento negro (*Piper nigrum*) y Cupuazú (*Theobroma grandiflorum*) (Alvim y Nair, 1986). También, plantas no leñosas como Cassava (*Manihot esculenta*) (Da Matta, 2008), vainilla (*Vanilla fragrans*) y banano (*Musa paradisiaca*) (Gómez *et al.*, 1990; Almeida y Valle, 2008; Pinzón *et al.*, 2009). El abarco (*Cariniana pyriformis*), parece cumplir las condiciones para ser asociado dentro de un SAF con cacao, pues alcanza en promedio 25mt de altura y se desarrolla bien en condiciones medio ambientales neo tropicales de alta precipitación como bosque húmedos ó muy húmedos con ligera escasez de luz sobre suelos arcillosos (Sánchez *et al.*, 1999; Huang *et al.*, 2008). En neo trópico los SAF son una buena opción porque asimilan cambios climáticos, y ayudan a resistir periodos de sequía evitando daños fotoinhibitorios (Da Matta, 2008; Kohler *et al.*, 2010), además que según el libro rojo figura como una especie en peligro crítico (PR) como consecuencia de la reducción de sus poblaciones naturales, debido a la sobreexplotación por su alto valor económico; por ello, es importante buscar una alternativa para preservar la especie (Cadenas y Salinas, 2006)

Aunque existan diferencias entre genotipos del cacao éste presenta fotosíntesis entre 4 - 6 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ la que se sugiere como baja, debido posiblemente a la reducida conductancia estomática (80-150 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y alta sensibilidad al déficit hídrico y la irradiancia (Tezara *et al.*, 2007; Bae *et al.*, 2008; Da Matta, 2008; Naumann *et al.*, 2010). Además factores como el déficit hídrico y la respiración de las hojas debido a la alta radiación y la temperatura del aire pueden ser causas de limitación en la fotosíntesis (Da Matta, 2008), e incluso de caída intensiva de hojas en plantas de cacao (Almeida y Valle, 2008).

El cierre estomático es un proceso fisiológico normal como resultado de un déficit o un exceso, de agua, luz o nutrientes (Evans y Von Caemmerer, 1996; Medrano *et al.*, 2002; Parry *et al.*, 2002; Ribeiro *et al.*, 2008). La luz es uno de los factores que puede generar estrés en las plantas y se constituye como un factor limitante del crecimiento y la eficiencia de la tasa fotosintética (Miyaji *et al.*, 1997; Naumann *et al.*, 2010).

Se ha sugerido la tolerancia a la sombra en el cacao siendo muy sensibles al exceso de radiación, por ello los SAFs son de importancia en este, porque cuando las plantas crecen en excesos de luz disminuye la fotosíntesis y ocurren daños metabólicos o disminución en la eficiencia de asimilación, debido a que se presenta el cierre estomático a causa del estrés (Ng, 1982; Rao y Agarwal, 1984; Alvim y Nair, 1986; Alvim, 1997; Huxley, 2001; Tezara *et al.*, 2003; Lobão *et al.*, 2007; Jaimes *et al.*, 2008). En consecuencia, la reducción en la fotosíntesis disminuye la biomasa, debido a la influencia que tiene la tasa de asimilación de CO_2 en esta (Deng *et al.*, 1990 Woodrow y Mott, 1993; Tognetti *et al.*, 1998; Fernández *et al.*, 2006; Keel *et al.*, 2007; Rodríguez, 2008).

El estrés hídrico también es común, pues el agua es el componente más abundante en los tejidos de las plantas (Sellin y Kupper, 2005; Tambussi, 2006) y en condiciones de estrés disminuye la conductancia estomática y el metabolismo, afectando la anatomía, la morfología y la fisiología (Balasimha y Rajagopal, 1988; Razi *et al.*, 1992; Flexas y Medrano, 2002; Rada *et al.*, 2005; Tezara *et al.*, 2007).

La respuesta fisiológica del cacao en cultivo sombreado no es del todo conocida y la existencia de diferentes variedades cultivables (*forastero*, *trinitario* y *criollo*) hace presumir variabilidad fenotípica (Alvim y Kozlowski, 1997). Al mismo tiempo los cultivos sombreados también pueden presentar estrés por el proceso de competición interespecífica, por limitación de algún recurso (Tognetti *et al.*, 1998; Kantén *et al.*, 2005; Natchigera *et al.*, 2008).

En Colombia, la mayoría de las plantaciones de cacao tienen más de 30 años y están establecidas con densidades de siembra demasiado bajas con sombríos de bajo valor económico, que compiten por luz y espacio. Los sistemas sostenibles es una alternativa para solucionar la problemática del deterioro de los suelos y la degradación del ecosistema, como también para preservar la biodiversidad. (Mejía y Palencia, 2004; Aranzazu *et al.*, 2009).

3. MATERIAL Y MÉTODOLÓGÍA

3.1 ESTABLECIMIENTO DE CULTIVOS

Se hizo el trabajo en dos parcelas experimentales. 1) Una ubicada en las instalaciones de la estación experimental “La Suiza” de CORPOICA en el municipio de Rionegro (Santander, Colombia) localizado con Latitud Norte 7° 22” y Longitud Occidente 73° 10”, a una altura de 600 m.s.n.m., con una precipitación anual entre 1800 a 2200 mm/año con una temperatura media anual entre 25–30°C y una humedad relativa media anual de 85%. Y la otra en la finca experimental “El Quinal” en la vereda San Luís de Carmen de Chucurí (Santander, Colombia) localizada a una Latitud Norte 6° 47” Longitud Occidente 73° 36”, con una altura de 302 m.s.n.m. con una precipitación anual promedio de 2300mm/año con una temperatura anual promedio de 25–35°C con una humedad relativa anual promedio de 80–85% (Fig.1 y 2 a) Rionegro b) Carmen de Chucurí).

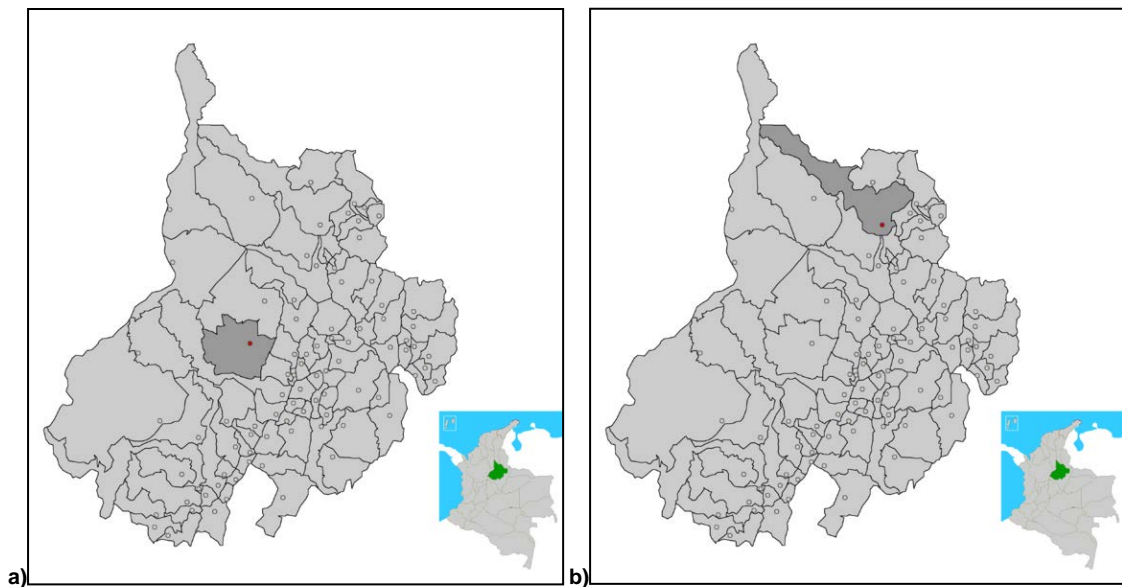


Fig. 1: Ubicación geográfica de las localidades

En el proceso de evaluación de los cultivos experimentales se desarrollaron las siguientes etapas: diseño experimental, mantenimiento y control de cultivos



Fig.2: parcela experimental en a) Rionegro y b) Carmen de Chucurí.

3.1.1 El diseño de experimento adoptado (Fig. 3) se realizó en torno al objetivo de dilucidar el tipo de efecto del sombreado en el Cacao (*Theobroma cacao* L.) sobre las relaciones hídricas y el intercambio de gases haciendo una distribución uniforme de los efectos del sombreado buscando que las plantas (9 genotipos) estuvieran en las mismas condiciones microclimáticas (e.g., el régimen de lluvias, la temperatura ambiente, la humedad relativa y la intensidad lumínica).

Se hizo un diseño completo al azar con dos factores: 1) Genotipos (9); 2) Tipo de sombreado (2), ubicados en dos bloques (localidad). Estos materiales crecen en asociación de sistemas agroforestales con el abarco (*Cariniana pyriformis*) en sistema de cultivo por parcelas, en una huertas experimentales de 9X9 (Fig. 4). Los cultivos se les denominaron “bloque experimental” con 2 tipos de sombrío diferentes, a saber: un sombrío en surco sencillo y otro en surco doble (aproximadamente 35% y 25% de radiación respectivamente Anexo 5 y 6).



Fig. 3: Parcela experimental en el municipio de Rionegro, Santander.

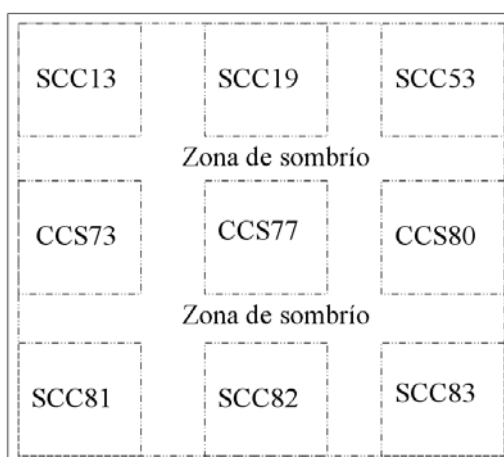


Fig. 4: Diseño experimental de nueve genotipos de cacao en un SAF con abarco.

En total, se prepararon 18 huertas de cacao en un área de 2325 m² por localidad, en sembrados de diez y seis plantas de cada genotipo que crecen en SAF en las modalidades de surco doble y sencillo en las localidades de Rionegro y Carmen de Chucurí con asociación de arboles de *Cariniana pyriformis* con una altura promedio entre 8 y 10 mt y una edad de 26 meses con una cobertura de 380 m² (Fig. 5 y 6); cada bloque de cacao estaba en un área de 85 m² en bloques de plantas de 4 x 4, con una distancia planta a planta de 2,3 m y una distancia al surco de 2 m. Iniciando el estudio entre Febrero del 2011 cuando las plantas tenían 26 meses de edad las cuales se encontraban

en la primera cosecha (las plantas medidas aun no estaban en fructificación), y finalizando el estudio en Junio del 2011.



Fig. 5: Huerta experimental de cacao en SAF con *Cariniana pyriformis*.

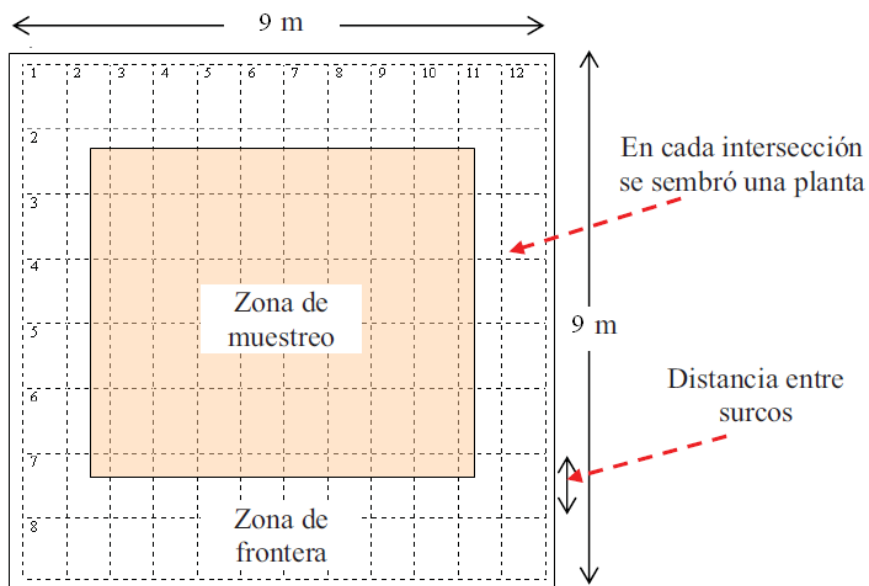


Fig. 6: Plano de la huerta experimental de cada uno de los genotipos de cacao en SAF

3.1.2 La propagación del material vegetal Las plantas de cada una de las especies bajo estudio se obtuvieron de la siguiente manera: Se utilizaron plantas injertadas de *Theobroma cacao* de los genotipos Híbridos trinitarios (Forasteros amazónicos X trinitarios): En el anexo 1 se observan Seis materiales de alto rendimiento denominados Selección Colombia Corpoica

(SCC) a saber: SCC13, SCC19, SCC53, SCC81, SCC82, SCC83 (Arguello et al., 1999). Y tres de los materiales preseleccionados por Mejía, Palencia y Coronado (2005) denominados Colección Corpoica la Suiza: CCS73, CCS77, CCS80 (Aranzazu et al., 2009), al igual que las plantas de Abarco (*Cariniana pyriformis*) que están en un proyecto de conservación de especies maderables sobreexplotadas, provenientes de la Colección Nación de CORPOICA, Estación Experimental La Suiza.

El CORPOICA posee estandarizada la metodología para la propagación del material vegetal de las plantas de cacao, que ofrece alto porcentajes de viabilidad. Se injertaron y se ubicaron las plantas a potes plásticos en una mezcla de tierra-arena, que se ubican dentro de un vivero, bajo condiciones controladas de temperatura y humedad relativa. Luego se trasplantaron a las huertas experimentales, donde se sembraron, con una mezcla de tierra-abono (ca. 1000 g de abono orgánico).

3.2. MEDICIONES

3.2.1 Relaciones hídricas

El contenido de agua foliar (CAF): Se determinó cortando discos foliares en hojas de diferentes plantas por tratamiento de dos centímetros de diámetro que fueron pesados en una balanza (Denver Instruments AC400D) para obtener el peso fresco (*Pf*), y posteriormente las muestras fueron secadas en el horno a 68°C por 48 horas y se les determinó el peso seco (*Ps*).

$$\text{CAF} = (Pf - Ps) / Pf \times 100$$

El área foliar específico (AFE): Se determinó con hojas adultas totalmente expandidas de diferentes plantas por tratamiento inicialmente escaneándolas en fresco para no perder la turgencia de la hoja en un Escáner HP Photosmart C4480, y el área foliar se midió utilizando el software Aequitas IA 1.32 (1999). Finalmente las hojas se colocaron en el horno y utilizando la balanza (Denver Instruments AC400D) se determinó el AFE de acuerdo a la fórmula.

$$\text{AFE} = \text{Área} / \text{Biomasa seca}$$

3.2.2 Intercambio de gases

Las mediciones se tomaron en hojas adultas bien expandidas de cuatro plantas seleccionadas al azar por tratamiento durante 5 días (por localidad) en horario matutino entre las 9:00 y las 11:00 cuando la maquinaria fotosintética llega a la tasa de saturación lumínica (Daymond et al., 2011); en hojas de la parte superior de la planta, realizando las mediciones de corrido con un tiempo promedio de unos 3 minutos entre una medición y otra. Los parámetros de intercambio gaseoso evaluados fueron la tasa fotosintética (**A**), la tasa transpiratoria (**E**) y la conductancia estomática (g_s) y la temperatura en el microclima (**T**), éstas se registrarán utilizando un analizador portátil de gases en el infrarrojo de tipo abierto *LCpro* (Analytical Development CO, Hoddeston, RU) bajo condiciones de campo. La eficiencia en el uso de agua (EUA) se estimará con la relación A/E . Estas mediciones se realizaron con un PPFD entre $450 - 600 \mu\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ intensidades donde el cacao se satura y que constituyen entre el 25 y 30% de la radiación máxima en día despejado (Balasimha et al., 1991; Raja Harun y Hardwick 1988).

3.2.3 Análisis estadístico

Análisis estadístico se realizó con el Software R.2.12 bajo un análisis factorial dividido en dos experimentos. El primero en Rionegro y el segundo en Carmen de Chucurí analizando cada uno bajo un diseño factorial 9×2 (nueve genotipos y dos diseños de sombrero), completamente al azar con 16 repeticiones. Los datos obtenidos fueron sometidos a pruebas de normalidad (Test de Shapiro-Wilks), homogeneidad de varianza (Test de Levene) para realizar la estandarización de los datos en caso de no haber normalidad. Posteriormente se realizó análisis de varianza (ANOVA) de dos vías y un test de Tukey HSD a posteriori de comparación de medias con un nivel de significancia de $p < 0,05$, para determinar la respuesta de los genotipos.

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1 Variables climáticas y microclimáticas.

El valor promedio mensual de la temperatura durante el periodo del experimento (Enero-Junio) en la finca experimental la Suiza en los arreglos de SAF en surco doble y sencillo fue de 31,33° C y 34,15° C respectivamente. Y para El Quinal en el Carmen de Chucurí fueron de 34,28° C para el cacao en surco doble y de 35,31° C en el surco sencillo (tabla.1 y Anexo. 5). Significativamente diferente la respuesta a la sombra entre tipo de arreglo agroforestales y entre genotipos (Anexo 2 y 3. $P<0.05$). En diferentes ambientes existe divergencia en los patrones de respuesta a la sombra, la cual afecta factores micro climáticos como temperatura, humedad relativa y disponibilidad de agua en el suelo (Alvim y Kozlowski, 1977; Miyaji *et al.*, 1997; Carvalho *et al.*, 1999; Griffith y Sultan, 2005; Da Matta, 2008).

| Localidad | Sombrío | Temperatura °C | PAR $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ |
|---|-----------------|-------------------|---|
| <i>Finca experimental "La Suiza"</i> | <i>Doble</i> | 31,133333 *** | 375,8888 * |
| | <i>Sencillo</i> | 34,153125 *** | 530,2261 * |
| Carmen de Chucurí <i>"El Quinal"</i> | <i>Doble</i> | 34,286111 *** | 398,1319 * |
| | <i>Sencillo</i> | 35,310811 *** | 553,5237 * |

Tabla 1. Valores de temperatura del microclima presente para cada uno de los tratamientos. El * supone diferencias significativas entre localidades y modalidades de sombrío ($P<0,05$)

En ambos sitios la temperatura es cercana a los 33,3° C, rango reportado para un incremento en peso seco y tasa de crecimiento relativo del cacao (Sena y

Kozlowki, 1987). La sombra sencilla facilita que estas plantas de cacao tengan mayor tasa fotosintética a baja intensidad de luz, esto se debe a que se evita que las altas radiaciones sobrecalienten las hojas por encima del óptimo de temperatura para la fotosíntesis (Azocar *et al.*, 1992; Zudeima *et al.*, 2005) y de igual forma el sombrero disminuye el déficit de presión de vapor (DPV), la cantidad de agua perdida por evaporación y aumenta el agua disponible para los largos periodos (Rada *et al.*, 2005; Flexas *et al.*, 2009; Köhler *et al.*, 2010; Medrano, 2011). La sombra natural produce cacao de alta calidad, y probablemente reduce el estrés hídrico o nutricional (Geromel *et al.*, 2008; Basselman *et al.*, 2009).

4.2. 1 Relaciones hídricas

De acuerdo al ANOVA (Anexo. 2), los valores de CAF registrados presentaron diferencias significativas para genotipo para Rionegro y entre genotipo y modalidad de sombrero para Carmen de Chucurí. Se puede observar en el Anexo 7 que los valores registrados para el Carmen de Chucurí (52,50 – 63,40) superan a los de Rionegro (50,26 – 56,24), debido a que la tasa transpiratoria y la precipitación son mayores que en Rionegro. Seguramente hay mayor limitación hídrica en Rionegro y se afecta el cierre estomático el cual es normalmente indicado por el nivel de agua (Joly y Hahn 1989; Parry *et al.*, 2002; Flexas y Medrano *et al.*, 2002; Tezara *et al.*, 2005; Da Matta, 2008; Medrano *et al.*, 2010). En ambientes neo tropicales donde el crecimiento es en clima cálido, las condiciones de luz moderada serán buenas para la fotosíntesis (Kumar y Tieszen, 1980; Azocar *et al.*, 1992; Carvalho *et al.*, 1999; Da Matta, 2008).

Para el caso del CAF se observa que para La Suiza (Fig. 7a) en arreglo forestal doble (Anexo 7) los mayores valores fueron para SCC82 y SCC81 (56,24 y 55,99); y los menores valores para SCC53 y CCS77 (50,26 y 51,57). Y para el arreglo agroforestal sencillo (Anexo 8) los mayores valores para SCC81 y SCC82 (55,29 y 58,60) y los menores valores para CCS77 y SCC83 (52,85 y 53,30).

Para el caso de AFE (Fig. 7c y 7d) hay diferencias significativamente altas entre diseño del sombrero y genotipos e inclusive para interacción de variables (Anexo. 2). En Rionegro para el cacao en SAF doble (Anexo 7), los mayores valores son para SCC83 (162,11 cm^2g^{-1}) y SCC82 (147,77 cm^2g^{-1}) y los menores valores en CCS77 (112,98 cm^2g^{-1}) y SCC53 (121,64 cm^2g^{-1}); mientras que para el SAF sencillo (Anexo 8) los mayores valores fueron en CCS73 (148,20 cm^2g^{-1}) y SCC83 (147,45 cm^2g^{-1}); y los menores valores para SCC53 (127,09 cm^2g^{-1}) y CCS80 (132,17 cm^2g^{-1}).

En los valores para el CAF (Fig. 7b) se observa que en la vereda San Luís Carmen de Chucurí en modalidad de surco doble (Anexo 7) los mayores valores se presentan para SCC82 (60,50) y CCS77 (59,87), y el menor valor para SCC81 (52,50). Y en la modalidad de surco sencillo (Anexo 8) los mayores valores CSS80 (63,40) y SCC82 (62,67); y menores valores son para SCC53 (54,98) y CCS77 (56,40).

En Carmen de Chucurí para el SAF doble (Anexo 9) los mayores valores son para SCC83 (151,93 cm^2g^{-1}) y SCC13 (157,99 cm^2g^{-1}) y el menor valor para SCC81 (132,39 cm^2g^{-1}); mientras que para SAF sencillo (Anexo 10), los mayor valor fue en SCC83 (185,72 cm^2g^{-1}); y los menores valores para SCC53 (133,87 cm^2g^{-1}) y CCS77 (134,82 cm^2g^{-1}). En SAF sencillo se presentan mayores valores debido a que especies tolerantes a la sombra bajo condiciones mas húmedas con sombra ligera aumentan la asignación de carbono para las hojas y la relación de área foliar (Miyaji *et al.*, 1997; Ackerly *et al.*, 2000; Poppenborg y Hölscher y 2009; Steiman *et al.*, 2011).

La regulación del estatus hídrico de la hojas por las condiciones atmosféricas es relativamente mas importante en cultivos tropicales que en muchos otros (Da Matta, 2008). El área foliar específico presenta la misma tendencia que el CAF, porque el gasto real de agua depende de la superficie foliar en función de la disponibilidad del recurso y la actividad fotosintética, la cual responde al régimen hídrico y la irradiancia (Parry *et al.*, 2002; Medrano *et al.*, 2010).

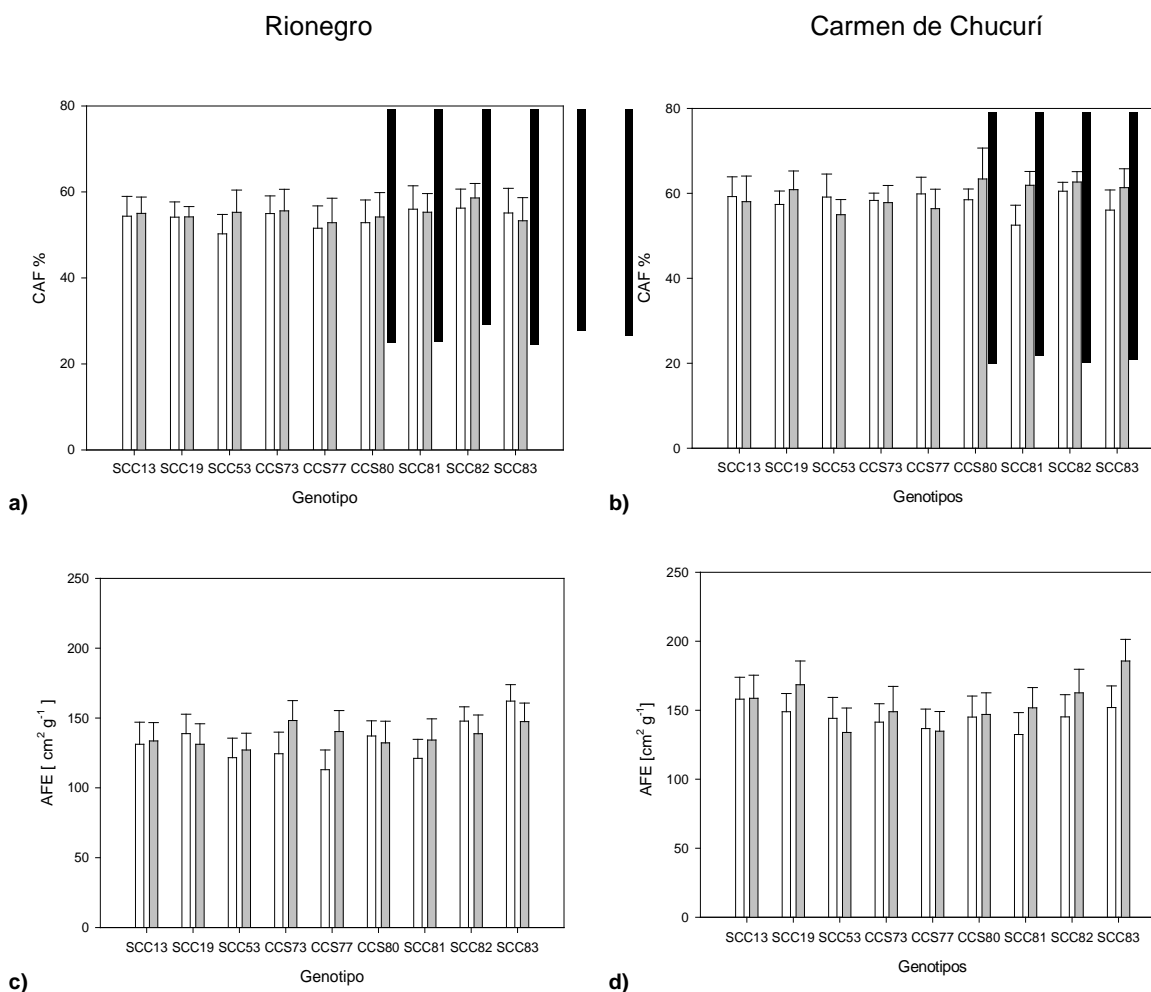


Fig. 7: Gráficos de barras para el cacao en surco doble (gris) y en sencillo (negro). **a) Y b)** Contenido de agua foliar CAF, **c) y d)** Área foliar específica AFE.

De acuerdo a los resultados obtenidos se determina a SCC82 y SCC83 como materiales que responden de manera mas efectiva a las relaciones hídricas y al aumento de área foliar específica la cual se relaciona con caracteres fisiológicos y químicos. Por lo tanto para estos genotipos se puede sugerir que presentaran mayor concentración de componentes citoplasmáticos tales como proteínas, minerales y ácidos orgánicos, y menor cantidad de componentes de la pared celular, especialmente lignina y fenoles (Poorter, 2002), al mismo tiempo presentan alto numero de mazorcas por árbol.

CCS77 es un material que retienen baja cantidad de agua, por ende este mostrara baja conductancia estomática y transpiración (Medrano *et al.*, 2002; Galmés *et al.*, 2006). También tiene baja relación Área/Biomasa lo que se puede deber a caracteres morfológicos. Se determina a CCS80 y a SCC19

como materiales que no tiene sus mejores valores de crecimiento bajo las condiciones de Rionegro debido a que presentan una reducción en la expansión del área foliar lo cual puede ocurrir debido a exceso en densidad de sombra (Soto *et al.*, 2000; Almeida y Valle, 2008), o que el déficit hídrico afecta algún proceso fisiológico reduciendo el crecimiento del cacao (Razi *et al.*, 1992; Miyaji *et al.*, 1997; Rada *et al.*, 2005; Poorter y Kitajima, 2007; Bos *et al.*, 2007; Almeida y Valle, 2008; Da Matta, 2008).

En surco sencillo se muestra que las hojas incrementan el área foliar, esta puede proveer la habilidad individual de capturar luz, por lo tanto es mayor la cantidad de energía ganada y la que se invierte en la producción de nomófilos o de otros tejidos de las plantas (Carvalho *et al.*, 1999; Fitter y Hay, 2002; Griffith y Sultan, 2005). Los bajos valores de AFE como en el caso de CCS77 y SCC53, pueden estar sugiriendo reducción en la cantidad de Rubp (Ribulosa 1,5 bis fosfato) debido al decrecimiento de síntesis de ATP y NADPH (Balasimha *et al.*, 1991), pero Rubisco no es el principal determinante del metabolismo del cloroplasto, la limitación estomática no se puede ignorar (Hernández *et al.*, 1989; Evans y Von Caemmerer, 1996; Tezara *et al.*, 1999; Medrano *et al.*, 2002).

En las plantas en surco doble donde la irradiancia es mas baja (tabla. 1), se presenta menor fotosíntesis, lo cual puede ser porque a esta luminosidad se limita mas la actividad de la enzima Rubisco (RuP₂ carboxilasa - oxigenasa), regeneración de Rubp (Tezara *et al.*, 1999) y utilización de triosas fosfato (Harley *et al.* 2006), afectando la ganancia de carbono ambiental, y eficiencia en la carboxilación (Bazzaz *et al.*, 1987; Givnish, 1988; Evans y von Caemmerer, 1996; Soto *et al.*, 2000; Herrera *et al.*, 2001; Farquhar *et al.*, 2001; Lawlor, 2002; Valladares y Niinemets, 2008; Martines *et al.*, 2008). Caso similar se reporto también en *Coffea arabiga* (Carvalho *et al.*, 1999).

4.2.2 Intercambio gaseoso

En el análisis de varianza ANOVA se observan diferencias estadísticamente significativas: entre modalidad de surco y genotipos para Rionegro (Anexo. 2) y Carmen de Chucurí (Anexo. 3) bajo las condiciones de medición. Siendo normalmente los genotipos el factor mas influyente para las diferencias en los parámetros de fotosíntesis (**A**), conductancia estomática (gs), transpiración (E) y eficiencia en el uso del agua (EUA). Se observa que normalmente los valores en fotosíntesis para Carmen de Chucurí son mayores comparados con los del municipio de Rionegro (Fig. 8).

En los cultivares de cacao pertenecientes a la colección experimental la máxima **A** fue de $5,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en SCC82 en la vereda San Luis de Carmen de Chucurí con sombreado sencillo, mientras que la más baja fue de $2,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en CCS77 en la Suiza en también sencillo. La E varia considerablemente entre los cultivos, obteniéndose valores que van desde $1,13 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en sombrero doble a $2,73 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ con sombrero sencillo ambos en Rionegro. Variabilidad fenotípica en la respuesta es reportada para genotipos de cacao en diferentes condiciones de crecimiento y ecosistemas (Balasimha, 1993; Baligar *et al.*, 2005).

Para el municipio de Rionegro (Fig. 8a), los mayores valores de fotosíntesis en SAF con abarco para el arreglo doble (Anexo 11) fueron en CCS73 ($3,94 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y SCC19 ($4,08 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el menor valor para SCC13 ($2,60 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 12) los mayores valores de **A** fueron para CCS73 ($4,01 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y SCC19 ($4,31 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), y el menor valores para CCS77 ($2,22 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

La conductancia estomática (gs) es un parámetro que en cacao generalmente presenta altos valores a bajos niveles de radiación concomitante a la fotosíntesis y su respuesta rápidamente a la luz (Balaguer *et al.*, 2005). Dicho parámetro en La Suiza (Fig. 8c) para el arreglo doble (Anexo 11) en abarco los mas altos fueron para SCC19 ($94,38 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y SCC81 ($82,77 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y los menores valores para CCS77 ($57,28 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y CCS80 ($51,69$

mmol m⁻² s⁻¹). Y para los que se encuentran en arreglo sencillo los mayores valores fueron SCC19 (104,02 mmol m⁻² s⁻¹) y SCC53 (76,20 mmol m⁻² s⁻¹), y los menores valores para CCS80 (55,29 mmol m⁻² s⁻¹) y SCCS81 (51,69 mmol m⁻² s⁻¹).

Para “El Quinal” en la vereda San Luís de Carmen de Chucurí (Fig. 8b) los mayores valores de fotosíntesis (**A**) en SAF con abarco para el arreglo doble (Anexo 13) fueron en SCC81 (4,52 µmol m⁻² s⁻¹), SCC82 (4,2 µmol m⁻² s⁻¹) y CCS80 (5,33 µmol m⁻² s⁻¹) y los menores valores para SCC19 (3,42 µmol m⁻² s⁻¹); y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 14) los mayores valores de **A** fueron para SCC82 (5,36 µmol m⁻² s⁻¹) y SCCS19 (4,52 µmol m⁻² s⁻¹) y el menor valor para CCS77 (2,76 µmol m⁻² s⁻¹). Carmen de Chucurí normalmente es un municipio con mayor temperatura (tabla 1 y Anexo 6), los valores fotosintéticos se pueden explicar debido a que a mayor temperatura incrementa el punto de saturación de CO₂ por lo tanto se puede presentar mayor crecimiento, área foliar y abscisión. A una menor temperatura ambiental como es el caso de la Suiza en comparación con el Quinal la asimilación de CO₂, como la actividad metabólica puede no ser tan rápida debido a que es más lenta la reacción enzimática (Lawlor *et al.*, 1987; Lawlor, 2002).

Se registro un efecto en la interacción tipo de sombrio * genotipo sobre la **A**, exhibiendo diferencias significativas ($P > 0,05$). En modalidad de surco doble las plantas de Rionegro los genotipos SCC13, SCC53, CCS77, CCS80, SCC81 y SCC82 comparadas con las de Carmen de Chucurí mostraron una reducción en **A** de 29,15%, 17,76%, 20,49%, 36,02%, 27,43% y 29,04% respectivamente. En surco sencillo, la **A** para Rionegro en comparación con Carmen de Chucurí fue disminuida en un 4,9% 4,64% 24,57% 19,68% 6,33% 12,73% y 36,38% para SCC13, SCC19, SCC53, CCS77, CCS80, SCC81 y SCC82.

La fotosíntesis de cacao responde de manera diferencial a la cantidad de sombra debido a que el nivel de luz y la genética de las plantas conllevan a modificaciones de la maquinaria fotosintética (Givnish, 1988; Bavhoik *et al.*, 1995; Taiz y Zeiger 2006). De acuerdo a lo anterior es la sombra sencilla en la cual las plantas mantienen mayor tasa fotosintética (*ej.* SCC82 en surco doble

es $4,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y en surco sencillo $5,36 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Por esto el cacao en surco sencillo tendrá mayor asimilación de CO_2 , punto de compensación lumínica, mejor acceso a los sunflecks y, altos niveles de flujo fotónico, concentración de clorofila (Cavagnaro y Trione, 2007), contenidos mas optimo de nitrógeno y proteínas solubles, los que influyen en mayor actividad de Rubisco, desarrollo del cloroplasto y el metabolismo (Kramer y Kozlowski, 1979; Cornic, 1994; Reich *et al.*, 1998; Lawlor, 2002; Ribeiro *et al.*, 2009).

Es el caso de Carmen de Chucurí donde se presenta mayor temperatura e irradiancia lo cual generalmente expresa mayores pérdida de agua y tasa de precipitación (Zuidema *et al.*, 2005). De acuerdo a estas variables micro climáticas, se podría presentar en esta localidad mayor regulación del crecimiento, además de aumentos en la expansión foliar, floración y fructificación (Sena y Kozlowski, 1987; Givnish, 1988; Khan *et al.*, 1988; Rada *et al.*, 2005; Bae *et al.*, 2008; Almeida y Valle, 2008). Reducción en las tasas de fotosíntesis (**A**), como ocurre en el cacao de Rionegro (caso que no se presenta en SCC83), posiblemente, se encuentre relacionada a un aumento de la resistencia del mesófilo a la difusión de CO_2 lo que podría conllevar a las plantas a presentar ajuste osmótico, cuya necesidad es mantener turgor bajo condiciones de déficit hídrico, incrementando las concentraciones de iones y otros solutos (Joly y Hahn, 1989; Herrera *et al.*, 1994; Rada *et al.*, 2005; Tezara *et al.*, 2005). Lo cual puede favorecer la producción de poliaminas que están asociadas con respuestas a la falta de agua (Bouchereau *et al.*, 1999; Bae *et al.*, 2008).

Y para la vereda San Luís El Quinal en el Carmen de Chucurí (Fig. 8d), los mayores en gs para el arreglo doble (Anexo 13), el mayor valor fue en CCS80 ($122,12 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y los menores valores para CCS77 ($48,95 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y SCC83 ($39,56 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$). Y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 14), fueron en SCC19 ($113,50 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y SCC82 ($125,18 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y los menores valores para SCC13 ($76,56 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y CCS77 ($70,68 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Fueron observadas diferencias significativas para la g_s por efecto de la interacción genotipo*tipo de sombrero en Rionegro ($P<0,05$) y Carmen de Chucurí ($P<0,05$). La reducción de la g_s en los clones fue mayor en las plantas en sombrero doble especialmente en los clones CCS77 y SCC13, en tanto que en el clon SCC19 fue observado un incremento en ese parámetro en ambas localidades (Fig. 8). La respuesta estomática dependió de la disponibilidad hídrica de las localidades, sugiriendo que el grado de abertura o cierre estomático pudo favorecer la conservación de agua en los tejidos foliares, en un sitio como Rionegro con menor disponibilidad de agua. Por lo tanto, el cierre estomático fue la mayor limitación para el ingreso y difusión del CO_2 hacia el cloroplasto. En esas condiciones la fotosíntesis es reducida y aumenta la respiración consumiendo de esta forma menos ATP para la fotosíntesis (Balasimha et al., 1991)

De acuerdo a los bajos valores de A asociados con la reducción en g_s se permite sugerir a los materiales SCC13 y CCS77 como los más sensibles a cambios en las condiciones microclimáticas y a un alto déficit de presión de vapor (VPD), lo cual favorece el cierre estomático (López *et al.*, 2001; Parry *et al.*, 2002). Baja conductancia estomática se asocia también con aumento en la resistencia mesofilar, afectando el intercambio gaseoso, eficiencia de la carboxilación o alguna actividad metabólica como regulación en la producción de Poliaminas, anhidraza carbónica o metabolitos de resistencia frente a patógenos y enfermedades (Givnish, 1988; Joly y Hahn, 1990; Evans y Von Caemmerer, 1996; Poorter y Kitajima, 2007; Bae *et al.*, 2008; Baligar *et al.*, 2008; Valladares y Niinemets, 2008;). Aunque no se puede descartar del todo el efecto altitudinal sobre los estomas (Marino, 1996; Geromel *et al.*, 2008; Basselman *et al.*, 2009).

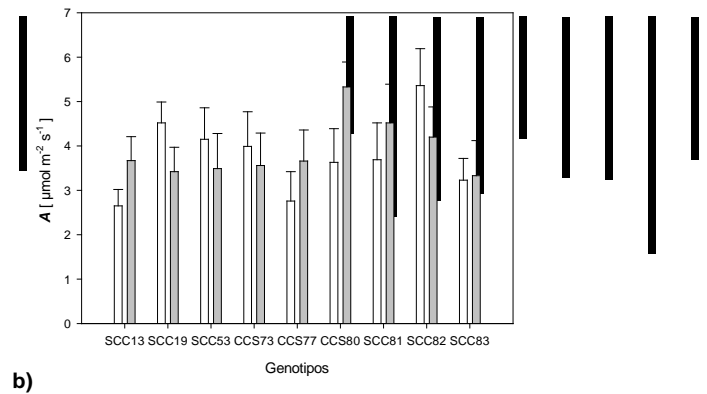
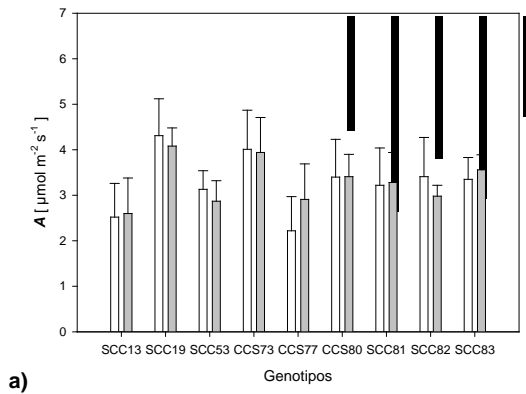
Los resultados sugieren que entre las dos localidades, existe una diferencia entre los materiales de *Theobroma cacao* en su capacidad para ajustar su fotosíntesis con relación a la E y así optimizar el intercambio gaseoso, observado especialmente en Rionegro debido a la disminución de la disponibilidad de agua en el ambiente (Balasimha, 1999).

La transpiración E (Fig. 8e y 8f), se diferencio estadísticamente en el diseño de sombrero y el genotipo y la interacción de las variables (Anexo 2). Para La Suiza los mayores valores en SAF con abarco para este parámetro en el arreglo doble (Anexo 11) fueron en SCC73 (2,31 mmol m⁻² s⁻¹) y SCC83 (2,06 mmol m⁻² s⁻¹) y los menores valores para SCC81 (1,16 mmol m⁻² s⁻¹) y SCC82 (1,13 mmol m⁻² s⁻¹); y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 12) los mayores valores de E fueron para SCC19 (2,73 mmol m⁻² s⁻¹), SCC53 (2,45 mmol m⁻² s⁻¹) y los menores valores para CCS73 (1,55mmol m⁻² s⁻¹) y SCC13 (1,62mmol m⁻² s⁻¹). Para Carmen de Chucurí solo hubo diferencias significativas entre genotipos ($P>0,05$). La E fue similar en los clones para los dos tipos de sombrero evaluados (Anexo 3). Los mayores valores con abarco para el arreglo doble (Anexo 13) fueron en SCC80 (2,45 mmol m⁻² s⁻¹) y SCC81 (2,19 mmol m⁻² s⁻¹) y los menores valores para SCC13 (1,64 mmol m⁻² s⁻¹) y CCS77 (1,47 mmol m⁻² s⁻¹); y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 14) los mayores valores en E fueron para SCC19 (2,57mmol m⁻² s⁻¹) y SCCS83 (2,08mmol m⁻² s⁻¹) y los menores valores para SCC77 (1,71mmol m⁻² s⁻¹) y SCC81 (1,51mmol m⁻² s⁻¹). En Carmen de Chucurí mayor fotosíntesis incrementa la tasa de difusión de CO₂ en la hoja lo cual normalmente favorece la perdida de agua por transpiración.

Los valores bajos de E pueden producir un decrecimiento en el gs señalando que estas plantas se encuentran mas estresadas que las otras, por esto necesitan resistir a la sequía debido a al bajo estatus hídrico (Joly y Hahn, 1989; Baligar *et al.*, 2008; Parry et al., 2002). Es posible que reducción en el crecimiento a altas temperaturas (como en las localidades), estén asociados con aumento en la respiración (Sena y Kozlowski, 1987). Este mismo caso se a presentado en *Coffea arabiga* (Maestri y Barros, 1977), *Elaeis guineensis* (Ferwerda, 1977) y especies de árboles de climas templados (Kozlowski, 1983).

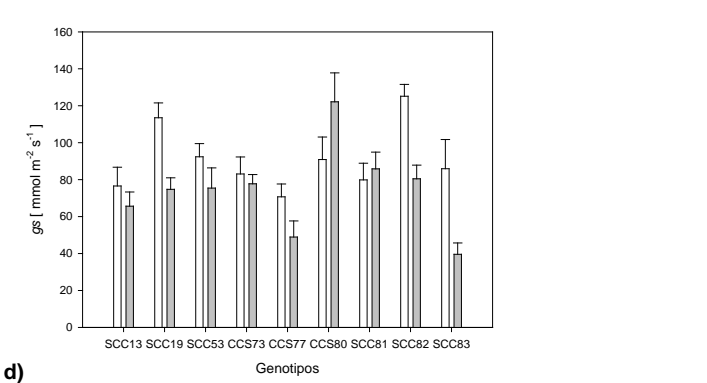
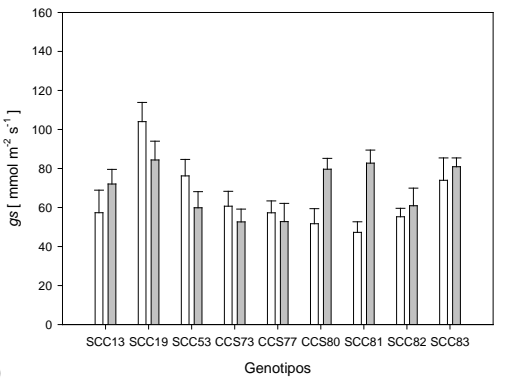
Rionegro

Carmen de Chucurí



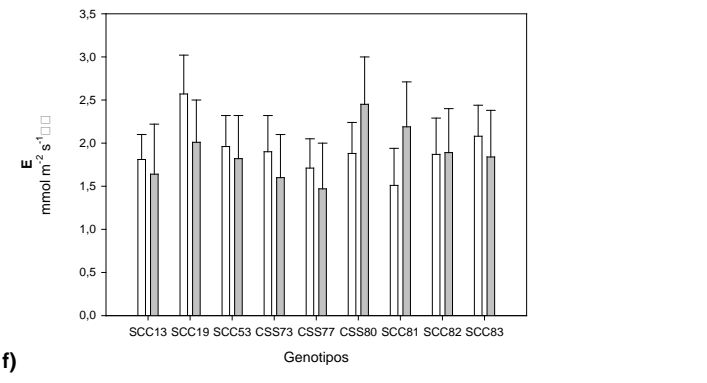
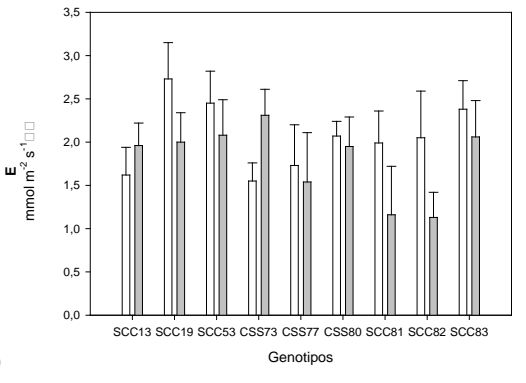
a)

b)



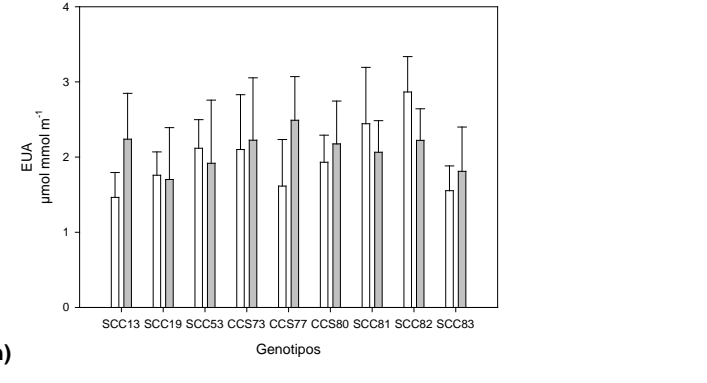
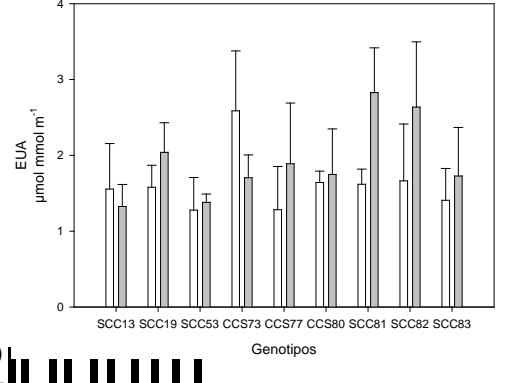
c)

d)



e)

f)



g)

h)

Fig. 8. Gráficos de barras para el cacao en surco doble (gris) y en sencillo (negro). a) y b) Fotosíntesis A, c) y d) Conductancia estomática gs, e) y f) Transpiración E, g) y h) eficiencia en el uso del agua EUA.

Tal y como ocurre en SCC19 una planta puede presentar una alta tasa de asimilación de CO₂. Sin embargo la alta tasa transpiratoria se debe tener en cuenta al momento de seleccionar las condiciones agroecológicas de los sitios donde se desee establecer dicho material, en particular la disponibilidad hídrica, debido que de no tener un suministro adecuado de agua el sistema forestal no es del todo eficiente (López *et al.*, 2001).

Para La Suiza los mayores valores en SAF con abarco de la eficiencia en el uso del agua (EUA) para el arreglo doble (Anexo 11) los mayores valores fueron SCC82 (2,63 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y SCC81 (2,82 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y el menor valor para SCC13 (1,38 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$); y para los que se encuentran en arreglo sencillo (Anexo 12) los mayor valor de EUA fueron para CCS73 (2,58 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y los menores valores para SCC53 (1,28 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y SCC83 (1,43 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$).

Para los materiales de Carmen de Chucurí los mayores valores en diseño doble (Anexo 13) fue CCS77 (2,49 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y los menores valores para SCC19 (1,70 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y SCC83 (1,81 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$); y para los de arreglo sencillo (Anexo 14) los mayores valores en eficiencia del uso de agua fue para SCC81 (2,44 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y SCC82 (2,86 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$) y los menores valores para SCC13 (1,46 $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$). Diferencias en la EUA (Anexo. 3) evidencian variabilidad de los requerimientos hídricos y en el intercambio gaseoso dados los costos energéticos entre cultivos y entre localidades (Azocar *et al.*, 1992; Medrano, 2011).

En general tenemos mayores valores de EUA en los surcos dobles (Fig. 8g y 8h) lo cual, resalta que estas plantas de cacao manifiestan menos apertura estomática, por déficit de agua y por lo tanto se esperaría que se afectara la fisiología y tuvieran menor producción que los de surco sencillo (Joly y Hahn, 1989; Balasimha *et al.*, 1991; Herrera *et al.*, 1994; Rada *et al.*, 2005; Vespa, 2008).

Valores mas bajos de CAF y AFE en la localidad de Rionegro en comparación con Carmen de Chucurí, son debido a una menor humedad relativa y al déficit

de presión de vapor, los que explican mas bajas tasas fotosintéticas porque la asimilación neta de CO₂ y la apertura estomática esta relacionada con el déficit hídrico y la supervivencia durante los períodos de sequía (Sena *et al.*, 1987; Joly y Hahn, 1989; Hernández *et al.*, 1989; Razi *et al.*, 1992; Oren *et al.*, 1999; Da Matta, 2008). Por ello en la colección de Rionegro se observó que la EUA como estrategia que supone aumentar la capacidad de aprovisionamiento de agua y limitación de su gasto (Medrano *et al.*, 2010), es un 10% mayor con respecto a los cultivares de Carmen de Chucurí, y siendo un 13% mayor en los materiales asociados al surco doble. Un incremento en la EUA, en los materiales con condiciones ambientales mas adversas como es el caso de los localizados en Rionegro sugieren mayor déficit hídrico en órganos aéreos (Parry *et al.*, 2002; Marino, 2002; Cernusak *et al.*, 2007).

El EUA o uso conservativo del agua expresado como requerimiento hídrico del cultivo (Medrano, 2011), puede ser una consecuencia de los altos costos de carbono involucrados en la incorporación de agua y puede también contribuir a mantener balances favorables Carbono/sal/agua. Aunque la restricción en la transpiración también restringe la tasa de incorporación de carbono, lo cual implica que la planta funcione en concentraciones internas de CO₂ bajas pero con una alta eficiencia en el uso del agua, tal y como ocurre en CCS73, SCC81 y SCC82 (Cowan, 1977; Azocar 1992)

La gs en los diferentes cultivares de cacao (Anexo 5), fue baja mostrando promedios en Rionegro de 69,02 mmol m⁻² s⁻¹ en surco doble y 67,65 mmol m⁻² s⁻¹ en surco sencillo, mientras que en Carmen de Chucurí los promedios fueron de 74,49 mmol m⁻² s⁻¹ en SAF doble y 86,60 mmol m⁻² s⁻¹ en sencillo. En la parcela de Rionegro especialmente en la asociación doble con abarco, bajas **A** podrían ser explicados por las bajas conductancias estomáticas indicando una asociación entre estos parámetros, resultados similares donde la fotosíntesis y la conductancia estomática están relacionadas han sido reportados en experimentos realizados con plántulas de cacao (Joly y Hahn, 1989). Estos datos evidencian que la variación diurna de la regulación estomática de los flujos de agua y CO₂ puede limitar la productividad en cacao

bajo condiciones ambientales de menor humedad relativa (Kramer, 1983; Sena *et al.*, 1987; Denx *et al.*, 1990).

Caso contrario es lo observado generalmente en Rionegro para el sombrero sencillo, donde una menor abertura estomática en comparación con Carmen de Chucurí no estuvo asociado a un descenso en la **A** (Anexo 14). En dicha localidad, especialmente, en el clon CCS73, las plantas exhibieron menor *g_s* pero una mayor **A**. Lo que puede reducir la relación *A/E* disminuyendo la economía hídrica del cacao (López *et al.*, 2001). Estos resultados obtenidos se asemejan a lo reportado por Carelli *et al.*, 1999 para *Coffea arabica* y *Coffea canephora* donde el *g_s* incrementa con el aumento de la irradiancia, pero es menos evidente, que el incremento observado para **A**, quizás porque la regulación de los estomas probablemente favorece el mantenimiento del estatus hídrico evitando el exceso de transpiración. De igual manera similar a lo sugerido por Barrera (2006), donde la base genética de la respuesta estomática frente al ambiente es desconocida. Se pueden presentar divergencias entre caracteres fisiológicos debidas a diferencias genéticas entre poblaciones o por patrones geográficos de los diferentes ambientes (Ackerly *et al.*, 2000).

En el caso del genotipo SCC19 se observan altos valores de **A** en Rionegro, pero no se observan los mayores valores para el AFE lo cual explica que en este material la inversión energética y la ganancia de Carbono se esta asignando en órganos entre tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos. Bajo las condiciones del experimento el aumento en la fotosíntesis expresa poca variabilidad por unidad de superficie al nivel de irradiancia, y es probable que SCC19 este aclimatado a las condiciones microclimáticas de Rionegro (Givnish, 1988)

Los valores generalmente intermedios de los material CCS73 en **A** son compensados por un bajo gasto transpiratorio, lo cual permite consumir menor cantidad de agua para producir un gramo de biomasa. Por esto este genotipo hace una mejor regulación en la toma de CO₂ y en la perdida de agua en forma

de vapor, siendo esto importante en la comprensión de la productividad fotosintética de especies de cosecha (López *et al.*, 2001).

En SCC53 donde la transpiración es relativamente alta en comparación con los demás (8,3% sobre la media), se puede dar una reducción en la fijación de carbono causada por una disminución del potencial hídrico foliar, aumento en la asignación de energía a órganos improductivos, alteraciones en el metabolismo del carbono (Ciclo de Calvin) y del nitrógeno y menor crecimiento (Givnish, 1988; Yordanov *et al.*, 2003). En este genotipo se puede presentar que este evitando la sombra, afectando la asimilación y el uso de los recursos tales como carbono, agua y nutrientes, afectando el crecimiento de las plantas y reduciendo el fitness (Ackerley *et al.*, 2000).

El cacao es un cultivo tropical perenne, que es muy sensible a las condiciones medioambientales adversas. En un tipo de ambiente como en Rionegro donde la precipitación es menor en comparación con Carmen de Chucurí siendo allí el agua un factor más limitante, se podría seleccionar variedades que presenten mayor EUA garantizando el uso sostenible de los recursos hídricos incrementando el sostenimiento de cultivos de calidad (Laraus, 2004; Colino y Martínez, 2007; Medrano *et al.*, 2010). Estos resultados evidencian a SCC81 y SCC82 con EUA significativamente altos en Rionegro, por lo que pudieran recomendarse para lugares donde las condiciones ambientales que prevalezcan sean las épocas secas (Jaimes *et al.*, 2008). Además es de resaltar que reportes del IPCC (2007) presentan que los cambios en la precipitación conllevan menos agua disponible y mayor frecuencia de largas sequías para el 2099 (Medrano, 2011).

En Carmen de Chucurí la eficiencia en el uso del agua presenta los mayores valores en los genotipos CCS73, SCC81 y SCC82. Estos resultados reafirmando a SCC81 y SCC82 como materiales resistentes a la variedad de rigurosas condiciones medio ambientales que pueden afectar de forma negativa el crecimiento del cacao (Pereyra *et al.*, 2007).

La tasa de fijación de Carbono no es igual en un SAF simple como lo es un doble, pues el sistema forestal con doble surco no favorece de la misma forma la fijación de luz y por ello menores valores de **A**. Esto comprueba la necesidad de mantener las plantas de cacao bajo sombra parcial más no excesiva en el proceso fotosintético, porque el requerimiento para actividad enzimática es variable (Kramer y Kozlowski, 1979). Baligar *et al.* (2005) reporta que incluso bajo una irradiancia de $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ la fotosíntesis fue cerca del $\frac{2}{3}$ del máximo indicando que poca energía radiante es requerida para soportar la fotosíntesis.

Las interacción biótica causada del cacao con el abarco esta ofreciendo el micro ambiente de sombra ideal al cacao para no entrar en estrés por exceso de radiación, expresándose mejor en asociaciones con surcos sencillos y de mejor manera en SCC81 y SCC82. Este micro ambiente posiblemente favorece mayor contenido de nitrógeno en la hojas (Mooney y Gulmon, 1979; Reich *et al.*, 1998; Lawlor, 2002; Ribeiro *et al.*, 2009) y su asignación al follaje, lo cual puede incrementar el potencial de atracción a herbívoros e insectos (Givnish, 1988) y minimizar la sensibilidad a las enfermedades y los efectos desfavorables de las condiciones climáticas en donde se presentan periodos de sequía (Jaimes *et al.*, 2008), como es el caso de Rionegro y Carmen de Chucurí.

Normalmente altas temperaturas como el caso de las localidades la sombra promueve la glicólisis de azúcares, traslocación de carbohidratos y reguladores hormonales del crecimiento (Kozlowski, 1983; Lawlor, 2002), la cual es mas observable en las plantas bajo el surco sencillo. La temperatura óptima para la fotosíntesis usualmente es menor que la respiración, son CCS73 y SCC81 materiales en general con bajos gastos transpiratorios, quizás porque la temperatura del ambiente supera el optimo de transpiración, lo que los confirma como materiales buenos para estas condiciones.

A temperaturas muy altas se puede presentar alto gradiente de presión de vapor entre las hojas y el aire, con tendencia a deshidratar las hojas, llevando a menores conductancia estomática, por esto los valores fotosintéticos en estas

localidades no son tan altos (Meider y Mansfield, 1969; Marino, 2002; Martines *et al.*, 2008). Aunque en *Theobroma cacao* la respuesta estomática al incremento de la temperatura y el efecto de esta, en los cambios de turgor de las células no es del todo comprendida (Sena y Kozlowski, 1987), porque en ocasiones puede haber incremento en la apertura estomática a alta temperatura (Hofstra y Hesketh, 1969).

Es poco lo que se ha evaluado del efecto de la densidad de siembra y específicamente en pocas especies, teniendo en cuenta que esto va a depender de la variabilidad genética, tamaño de copa, duraciones e intensidades de sunflecks, dinámica en el dosel, distribución y geometría de hojas lo que afecta los patrones de distribución energética entre órganos (Givnish, 1988; Taiz y Zeiger 2006; Jaimes *et al.*, 2008).

5. CONCLUSIONES

Existe diferencias en las respuestas fisiológicas entre los genotipos de *Theobroma cacao* L. sujetos a aislamiento geográfico, es decir que para los parámetros fotosintéticos y de relaciones hídricas hay diferencia entre las localidades, por ello mayores resultados fotosintéticos en Carmen de Chucurí.

El sombrero con *Cariniana pyriformis* de tipo sencillo generalmente muestra mayores valores en los parámetros fotosintéticos para los materiales de cacao. Al contrario, el material SCC83 y presentaron una mayor **A** en los tratamientos con surco doble donde la irradianza es mayor. Lo anterior, sugiere que probablemente existen divergencias en el grado de aclimatación fotosintética en *Theobroma cacao*, y que a su vez esta depende del genotipo.

Bajo las condiciones experimentales en las que se realizó la investigación, fue evidenciada una marcada plasticidad en la **A** de los genotipos, en respuesta a la disponibilidad de irradianza y a las variables medioambientales. Las plantas de los materiales SCC81, SCC82 y SCC83 presentaron mayores tasas de relaciones hídricas e intercambio gaseoso en respuesta a la radiación durante el periodo de las mediciones.

Las condiciones ambientales en Carmen de Chucurí afectaron positivamente los parámetros de intercambio gaseoso foliar y de relaciones hídricas, en contraste con los genotipos en Rionegro donde estos fueron menores.

SCC53 es un material cuya pérdida de agua es mayor en comparación con los demás, muestra disminución en la conductancia estomática y potencial hídrico foliar, lo que puede alterar en el metabolismo del carbono y el crecimiento.

Los bajos valores de parámetros fotosintéticos sugieren a SCC13 y CCS77 como dos materiales sensibles a cambios en las condiciones microclimáticas.

Lo cual implica que la baja transpiración conlleve a la planta funcionar con una alta eficiencia en el uso del agua.

El material SCC19 tiene una alta tasa de fotosíntesis y de transpiración, pero bajos valores de AFE, lo cual explica que en este material la ganancia de Carbono se esta asignando en órganos entre tejidos fotosintéticos y no fotosintéticos. La pérdida de agua por transpiración se debe tener en cuenta al momento de seleccionar las condiciones agroecológicas, porque en un sistema donde la pérdida de agua sea alta el sistema forestal no del todo eficiente.

Una tasa fotosintética intermedia para CCS73 se compensa por un bajo gasto transpiratorio haciendo mejor regulación en toma de CO₂ y pérdida de agua, sugerencia de que este material tendrá mayor tasa de crecimiento relativo en comparación con los demás.

El cacao es un cultivo muy sensible a las condiciones medioambientales adversas. En un tipo de ambiente como Rionegro donde la precipitación es menor en comparación con Carmen de Chucurí siendo allí el agua un factor más limitante, seleccionan las variedades que presentan mayor EUA garantizando el uso sostenible del recurso hídrico.

6. RECOMENDACIONES

Realizar un estudio de emisión de fluorescencia de la clorofila a para evaluar la eficiencia del fotosistema II del aparato fotosintético para caracterizar la efectividad fotoquímica y la fotoinhibición.

Estudiar las concentraciones de Rubisco y clorofilas en los materiales para evaluar la respuesta bioquímica o metabólica, entre materiales, modalidad de sombrero y localidades.

Realizar el estudio eco-fisiológico del efecto del sombrero natural en otros SAFs para demostrar las ventajas o desventajas eco fisiológicas de la interacción con cacao, para proponerlo como una alternativa de cultivo.

Determinar las ventajas económicas que ofrece cultivar abarco como una alternativa de sombrero natural al cacao.

Estimar la respuesta ecofisiologica en la plantas de *Cariniana pyriformis* y a su interacción con las plantas de cacao

7. BIBLIOGRAFIA

Ackerly D., Dudley S, Sultan S., Schmitt J., Coleman J., Linder R., Sandquist D., Geber M., Evans A., Dawson T. y Lechowicz M. 2000. The evolution of plant ecophysiological Traits: Recent Advances and Future. *Bioscience*. 50:11.

Almeida A. y Valle R. 2008. Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian journal of plant physiology*. 19:425-448.

Alverson W., Whitlock B., Nyffeler R., Bayer C. y Baum D. 1999. Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data. *American journal of botany*. 86:1474-1486.

Alvim R. y Nair P. 1986. Combination of cocoa with other plantation crops: an agroforestry system in southeast Bahía, Brazil. *Agroforestry systems*. 4:3-15.

Alvim P y Kozlowski T. 1977. *Ecophysiology of tropical crops*. 279-313. New York: Academic Press.

Alvim P. 1997. *Ecophysiology of tropical crops*. New York, Academic Press. 279-313.

Anim G. 2003. Potential of some Neotropical *Albizia* species as shade trees when replanting cacao in Ghana. *Agroforestry systems*. 58:185–193.

Anim G. y Osei K. 2009. Potential of natural and improved fallow using indigenous trees to facilitate cacao replanting in Ghana. *Agroforestry Systems*. 76:533–542.

Aranzazu F., Martínez N., Palencia G., Coronado R. y Rincón D. 2009. Mejoramiento genético para incrementar la producción y productividad del sistema de cacao en Colombia. *Unión temporal cacao de Colombia uno*.

Azocar A., Rada F. y Orozco A. 1992. Relaciones hídricas e intercambio de gases en dos especies de mangle, con mecanismos contrastantes de regulación de la salinidad interna. *Ecotrópicos*. 5(2):11 -19.

Bae H., Kim S., Kim M., Sicher R., Larry D, Strem M., Natarajan S. y Bailey B. 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*. 46:174-188.

Bazzaz, F., Chiariello R., Coley D., y Pitelka. 1987. Allocating resources to reproduction and Balasimha, D. 1993. Stomatal conductance and photosynthesis in cocoa trees. *Plant physiology and biochemistry*. 20:16-18.defense. *Bioscience* 37:58-67.

Balasimha D., Daniel E. y Bhat P. 1991. Influence of environmental factors on photosynthesis in cocoa trees. *Agricultural Forest Meteorology* 55:15-21.

Balasimha D. y Rajagopal V. 1988. Stomatal responses of cocoa (*Theobroma cacao*) to climatic factors. *Indian J. Agricultural Science*. 8:213-216.

Baligar V., Bunce J., Machado R., y Elson M. 2008. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica* 46 (2):216-221.

Baligar V., Bunce J., Bailey B., Machado R. y Pomella W. 2005. Carbon dioxide and photosynthetic photon flux density effects on growth and mineral uptake of cacao. *Journal of Food Agriculture and Environment*. 3:142-147.

Beer J., Muschler R., Kass J. y Somarriba E. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems*. 38:139–164.

Belsky J. y Siebert S. 2003. Cultivating cacao: Implications of sun-grown cacao on local food security and environmental sustainability. *Agriculture and human Values*. 20:277–285.

Bos M., Steffan I. y Tschardt T. 2007. Shade tree management affects fruit abortion, insect pests and pathogens of cacao. *Agroecology, agriculture, ecosystems and environment*. 120: 201–205.

Bouchereau A., Aziz F., Larher J. y Tanguy M. 1999. Polyamines and environmental challenges: recent development, *Plant Science*. 140:103-125.

Bukhov N., Drozdova I. y Bondar V. 1995. Light response curves of photosynthesis in leaves of sun-type and shade-type plants grown in blue or red light. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology*. 30:39—41.

Cardenas D. y Salinas N. 2006. Libro rojo de plantas de Colombia. Volumen 1: Especies maderables amenazadas. La serie de libros rojos de especies amenazadas de Colombia. Instituto Alexander von Humboldt. Instituto de ciencias naturales – Universidad Nacional de Colombia, Ministerio del medio ambiente. 46 pp.

Cernusak L., Aranda J., Marshall J. y Winter K. 2007. Large variation in whole-plant water-use efficiency among tropical tree species. *New phytologist*. 173:294-305.

Carvalho M., Fahl J., Trivelin P. y Queiroz R. 1999. Carbon isotope discrimination and gasexchange in *Coffea* species grown under different irradiance regimes. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*. 11(2):63-68.

Cavagnaro J. y Trione S. 2007. Physiological, morphological and biochemical responses to shade of *Trichloris crinita*, a forage grass from the arid zone of Argentina. *Journal of Arid Environments* 68:337–347.

Ciferri R. y Ciferri F. 1975. The evolution of cultivated cacao. *Evolution*. 11(4):381-397.

Cornic G. 1994. Drought stress and high light effects on leaf photosynthesis. *Bios*. 297-314.

Cowan I. 1977. Stomatal behavior an environment. *Advances in botanical research* 4:117-127.

Da Matta F. 2008. Ecophysiology of tropical tree crops: an introduction. *Brazilian Journal plant physiology*. 19(4):239-244.

Da Silva M., Da Gama E., Da Gama A., Machado C., y Baligar C. 2009. Soil and litter fauna of cacao agroforestry systems in Bahia, Brazil. *Agroforestry system*. 76:127–138.

De la Cruz M., Whitkus R., Gómez A. y Mota L. 1995. Origins of cacao cultivation. *Nature*. 375.

Deng X., Joly R. y Hahn D. 1990. The influence of plant water deficit on distribution of ¹⁴C-labelled assimilates in cacao seedlings. *Annals of botany* 66:211-217.

Evans J., y Von Caemmerer S. 1996. Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant physiologist*. 110:339-346.

Farquhar G., Von Caemmerer S., y Berry J. 2001. Models of photosynthesis. *Plant Physiology*. 125:42–45.

Farquhar S. y Von Caemmerer S. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. 149(1):78-90.

Fernández E., Gyenge J. y Schlichter M. 2006. Growth of *Festuca pallescens* in silvopastoral systems in Patagonia, Part 2: Parameterization of models of stomatal conductance and leaf photosynthesis. *Agroforestry Systems*. 66:271–280.

Ferwerda J. 1977. *Ecophysiology of tropical crops*. ed. 351-382. Academic Press, New York.

Fitter A. y Hay R. 2002. *Environmental physiology of plants*. 3rd ed. San Diego, CA, USA: Academic Press.

Flexas J., Galmés J., Gallé A., Gulías J., Pou A., Ribas M., Tomás M. y Medrano H. 2009. Improving water use efficiency in grapevines: potential physiological targets for biotechnological improvement. *Australian journal of grape and wine research*. 15:56-65.

Flexas J. y Medrano H. 2002. Drought – inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revised. *Annals of botany* 89:183-189.

Flexas J, y Medrano H. 2002. Energy dissipation in C3 plants under drought. *Functional Plant Biology* 29:1209–1215.

Flexas J., Bota J., Escalona J., Bartolomé C. y Medrano H. 2002. Effects of drought on photosynthesis in grapevines under field conditions: an evaluation of stomatal and mesophyll limitations. *Functional Plant Biology*. 29:461–471.

Fukai S. y Trenbath B. 2003. Processes determining intercrop productivity and yields of component crops. *Field Crops Research*. 34:247-271.

Galmés J., Medrano H. y Flexas J. 2006. Acclimation of Rubisco specificity factor to drought in tobacco: discrepancies between in vitro and in vivo estimations. *Journal of experimental botany*. 57(14):3659-3667.

Geromel C., Pires F., Davrieux F., Guyot B., Ribeyre F., Dos San M., Protasio L., Vaast P., Pot D., Leroy T., Androcioli A., Esteves L., Mazzafera F. y Marraccini P. 2008. Effects of shade on the development and sugar metabolism of coffee (*Coffea arabica* L.) fruits. *Plant physiology and biochemistry* 46:569-579.

Givnish T. 1988. Adaptation to sun and shade: A whole-plant perspective. *Australian Journal plant physioly*. 15:63-92.

Gómez A., Flores J. y Fernández M. 1990. The sacred cacao groves of the maya. *Latin American antiquity*. 1.(3):247-257.

Govinden N. y Arnason J. 2003. The relative importance of competition for water and for light in intercropping of sugar cane with maize. *Agricultural water management*. 17:233.

Griffith T. y Sultan S. 2005. Shade tolerance plasticity in response to neutral vs green shade cues in *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *New phytologist*. 166(1):141-147.

Harley R., Thomas B., Reynolds J. y Strain B. 2006. Modelling photosynthesis of cotton grown in elevated CO₂. *Plant, cell y environment*. 15(3): 271–282.

Helenius J. 2003. The influence of mixed intercropping of oats with field beans on the abundance and spatial distribution of cereal aphids (Homoptera, Aphididae). *Agriculture, ecosystems y environment*. 25:53-73.

Hernandez A., Cock J. y Sharmy M. 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 fisiología vegetal* 1(2):155-161.

Herrera A., Fernández M., Rengifo E. y Tezara W. 2001. Efecto de la concentración elevada de CO₂ sobre la fotosíntesis en especies tropicales. 26(10):469-471.

Herrera A., Tezara W., Urich R., Montes G. y Cuberos M. 1994. Mechanisms of drought tolerance in the C₃ deciduous shrub *Ipomoea carnea*. *Ecotropicos*. 7(2):35-47.

Huang Y., Mori S. y Prance G. 2008. A phylogeny of *Cariniana* (Lecythidaceae) based on morphological and anatomical data. *Brittonia*, 60:69–81.

Huxley P. 2001. Multipurpose trees: biological and ecological aspects relevant to their selection and use. *Tree crop ecosystems*.19-74.

Jaimes R., 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.

Joesting H., McCarthy B. y Brown K. 2009. Determining the shade tolerance of American chestnut using morphological and physiological leaf parameters. *Forest ecology and management*. 25:280-286.

Joly R. y Hahn D. 1989. Net CO₂ assimilation of cacao seedling during periods of plant water deficit. *Photosynthesis research*. 21:151-159.

Joly R. y Hahn D. 1991. Net CO₂ assimilation of cacao seedlings following dark chilling. *Tree physiology* 9:415-424.

Kanten R., Schroth G., Beer J. y Jiménez F. 2005. Fine-root dynamics of coffee in association with two shade trees in Costa Rica. *Agroforestry forum*. 63:247–261.

Karnosky D., Storer A. y Cobbinah J. 2008. Silvicultural systems for plantation mahogany in Africa: Influences of canopy shade on tree growth and pest damage. *Forest ecology and management*. 255:328-333.

Khan M., Patterson G. y Matlick B. 1988. Effect of supplemental water supplied through drip irrigation on cocoa yield at Lumming bird. *Proc. 10th Int. Cocoa Res. Conf., Santo Domingo, Dominican Republic*.185-191.

Keel S, Pepin S, Leuzinger S. y Korner C. 2007. Stomatal conductance in mature deciduous forest trees exposed to elevated CO₂. *Trees*. 21:151–159.

Kohler M., Schwendenmann L. y Holscher D. 2010. Throughfall reduction in a cacao agroforest: tree water use and soil water budgeting. *Agricultural and forest meteorology* 150:1079–1089.

Kozłowski T. 1983. Reduction in yield of forest and fruit trees by water and temperature stress. Crop reactions to water and temperature stresses in humid, temperate climates. 67-88.

Kramer P. y Kozłowski T. 1979. *Physiology of Woody Plants*. Academic Press, New York.

Kumar D. y Tlieszen L. 1980. Photosynthesis in *Coffea arabica*. Effects of light and temperature. *Experimental agriculture*. 16:13- 19.

Laraus J. 2004. The problems of sustainable water use in the Mediterranean and research requirements for agriculture. *Annals application biology*. 144:259-272.

Lawlor D. 2002. Carbon and nitrogen assimilation in relation to yield: mechanisms are the key to understanding production systems. *Journal of experimental botany*. 53:370.

Lawlor D. 2002. Limitation to photosynthesis in water – stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of botany*. 89:871-885.

Lawlor D., Boyle F., Young A., Keys A. y Kendall A. 1987. Nitrate nutrition and temperature effects on wheat: photosynthesis and photorespiration of leaves. *Journal of experimental botany* 38:393–408.

Lobão D., Setenta W., Lobão E., Curvelo K. y Valle R. 2007. Cacao cabruca: sistema agrossilvicultural tropical. Valle RR, Ciência, Tecnologia e manejo do Cacaueiro. 290-323.

López J., Riaño N. y López Y. 2001. Características fotosintéticas de cinco especies forestales. Simposio Internacional Medición y monitoreo de la captura de carbono en ecosistemas forestales Valdivia Chile.

Maestri M. y Barros R. 1977 Coffee. *Ecophysiology of Tropical Crops*. Ed. 245-278. Academic Press, New York.

Maffei M. y Mucciarelli M. 2003. Essential oil yield in peppermint / soybean strip intercropping. *Field crops research*. 84:229-240.

Marino H. 2002. Respuestas eco fisiológicas de plantas en ecosistemas de zonas con clima mediterráneo y ambientes de alta montaña. *Revista chilena de historia natural*. 75:625-637.

Marino H. 1996. Temperaturas bajas y límites altitudinales en ecosistemas de plantas superiores: respuestas de las especies al frío en montañas tropicales y subtropicales. *Revista chilena de historia natural*. 69:309-320.

Martines R., Zavaleta H., Ruiz L., Delgado A. y Vaca R. 2008. Intercambio de gases y relaciones hídricas durante el retraso de la senescencia foliar de trigo (*Triticum aestivum* L.) por la citocinina BAP. *Interciencia*. 33:2.

Marshall B. y Willey R. 2003. Radiation interception and growth in an intercrop of pearl millet/groundnut. *Field crops research*. 7:141-160.

Mas A. y Dietsch T. 2003. An index of management intensity for coffee agroecosystems to evaluate butterfly species richness. *Ecology applied*. 13:1491– 1501.

Medrano H., Escalona J., Bota J., Gulías J. y Flexas J. 2002. Regulation of photosynthesis of C₃ plants in response to progressive drought: stomatal conductance as a referent parameter. *Annals of botany* 89:895-905.

Medrano H. 2011. La eficiencia en el uso del agua en las plantas: variabilidad y métodos de estudio. VI Congreso Colombiano de Botánica.

Medrano H., Flexas J., Ribas M., y Gulías J. 2010. Measuring Water Use Efficiency in Grapevines. *Methodologies and Results in Grapevine Research*. 1ed.

Mejía L. y Palencia G. 2004. Una aproximación a los sistemas agroforestales con cacao. CORPOICA. Programa nacional de transferencia de tecnología agropecuaria.

Midmore J. 2003. Agronomic modification of resource use and intercrop productivity. *Field crops research*. 34:357-380.

Miller A. y Pallardy S. 2001. Resource competition across the tree-crop interface in a maize-silver maple temperate alley cropping stand in Missouri. *Agroforestry systems*. 53:247–259.

Miyaji K., Da Silva W., Alvim P. 1997. Longevity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in Relation to position within the canopy and time of emergence. *New phytologist*. 135.(3):445-454.

Morris R. y Garrity D. 2003. Resource capture and utilization in intercropping: water. *Field Crops Research*. 34:303-317.

Motamayor J., Risterucci A., Lopez P., Ortiz C., Moreno A. y Lanaud C. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas *Heredity*. 89:380–386.

Naumann J., Bissett S., Young D., Edwards J. y Anderson J. 2010. Diurnal patterns of photosynthesis, chlorophyll fluorescence, and PRI to evaluate water stress in the invasive species, *Elaeagnus umbellata*. *Trees* 24:237–245.

Ng E. 1982. Potential cacao photosynthetic productivity. *Proceedings of the 5th International Cacao Conference, Cartagena, Colombia*. 235-244.

Oren R., Sperry J., Katul G., Pataki D., Ewer B., Phillips N. 1999. Survey and synthesis of intra and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant, cell and environment*. 22:1515-1526.

Paquette A., Bouchard A. y Cogliastro A. 2007. Morphological plasticity in seedlings of three deciduous species under shelterwood under-planting management does not correspond to shade tolerance ranks. *Forest ecology and management*. 241:278-287.

- Parry M., Andralojc J., Khan S., Lea P. y Keys A. 2002. Rubisco Activity: Effects of Drought Stress. *Annals of botany*. 89(7):833-839
- Pereyra G., Villalobos V., Rondón O., Chacón R, Jaimez R. y Tezara W. 2007. Intercambio gaseoso en diferentes cultivares de germoplasma de cacao (*Theobroma cacao* L.). XVII Congreso. Venezolano de Botánica.
- Perfecto, I., Rice R., Greenberg R., Van der Voort, M. 1996. Shade coffee: a disappearing refuge for biodiversity. *Bioscience*. 46:598– 608.
- Perfecto I., Vandermeer J., Masa A. y Soto L. 2004. Biodiversity, yield, and shade coffee certification. *Ecological economics*. 54:435-446.
- Pinzón J., Rojas J., Rojas F., Ramírez O. 2009. Guía técnica para el cultivo del Cacao.
- Poppenborg P y Hölscher V. 2009 The influence of emergent tree on rainfall distribution in a cacao agroforest (Sulawesi, Indonesia). *Flora* 204:730–736.
- Prakasa Rao E., Singh M. y Ganesha Rao S. 2003. Intercropping studies in Java citronella (*Cymbopogon winterianus*). *Field crops research*. 18:279-286.
- Pérez J., Peña E. y Torres C. 2007. Efecto del nitrógeno y la irradiación en la eficiencia fotosintética del anamú *Petiveria Alliaceae* (Phytolaccaceae). *Revista académica colombiana ciencia*. 31:118.
- Philpott S. y Bichier P. 2001. Effects of shade tree removal on birds in coffee agroecosystems in Chiapas, Mexico *Agriculture, ecosystems and environment*. 2-15.
- Poorter L. y Kitajima K. 2007. Carbohydrate storage and light requirements of tropical moist and dry forest tree species. *Ecology* 88:1000–1011.
- Poorter, H. N. 2000. The role of biomass allocation in the growth response of plants to different levels of Light, CO₂, nutrients and water: a quantitative review. *Australian Journal Plant Physiology* 27:595-607.
- Poorter H. 2002. Plant growth and carbon economy, *Encyclopedia of life sciences & Macmillan Publishers Ltd, Nature Publishing Group*.
- Rada F., Jaimez R., García C., Azócar A., Ramírez M. 2005. Relaciones hídricas e intercambio de gases en *Theobroma cacao* var. Guasare bajo períodos de déficit hídrico. *Revista de la Facultad de Agronomía*. 22:112-120.
- Raja Harun R., Hardwick, K. 1988. The effects of prolonged exposure to different light intensities on the photosynthesis of cocoa leaves. *10th Inter. Cocoa Res. Conf. Paj*. 205-209.

- Rao P. y Agarwal K .1984. Diurnal Variation in Leaf Water Potential, Stomatal Conductance, and Irradianee of Winter Crop under Different Moisture Levels. *Biologia plantarum*. 26:1-4.
- Razi M., Halim A, Kamariah D. y Mohd N. 1992. Growth, Plant Water Relation and Photosynthesis Rate of Young *Theobroma cacao* as Influenced by water stress. *Pertanika* 15(2):93-98.
- Reich P., Ellsworth D., Walters M. 1998. Leaf structure (specific leaf area) modulates photosynthesis- nitrogen relations: evidence from within and cross species and functional groups. *Functional ecology*. 12:948-958.
- Ren L., Su S., Yang X., Xu Y., Huang Q. y Shen Q. 2007. Intercropping with aerobic ricesuppressed *Fusarium* wilt in watermelon. *Soil biology and biochemistry*. 40:834-844.
- Reynolds P., Thevathasan N., Simpson J., y Gordon A. 2007. Effects of tree competition on corn and soybean photosynthesis, growth, and yield in a temperate tree-based agroforestry intercropping system in southern Ontario, Canada. *Ecological engineering*. 29:362–371.
- Rodríguez N. 2008. Establecimiento de plantaciones de campo, viveros y propagación, rehabilitación y recuperación de plantaciones de cacao Facultad de Agronomía de la U.C.V. Departamento e Instituto de Agronomía. 1-61.
- Ribeiro M., Da Silva J., Aitken O., Machado R. y Baligar V. 2009. Nitrogen Use Efficiency in Cacao Genotypes. *Journal of Plant Nutrition*, 31(2):239 — 249.
- Sánchez, S.M.; Duque, M. A.; Cavelier, C. J. & Miraña, P. 1999. Algunas plantas del bosque utilizadas por la comunidad Miraña, Amazonia colombiana. Instituto Amazonico de investigaciones SINCHI. Colombia.
- Sellin A. y Kupper P. 2005. Effects of light availability versus hydraulic constraints on stomatal responses within a crown of silver birch. *Oecologia*. 142:388–397.
- Sena A. y Koziowski T. 1987. Effects of temperature on growth and water relations of cacao (*Theobroma cacao* var. *Comum*) seedlings *Plant and Soil* 103:3-11.
- Sena A., Kozlowski T. y Reich P. 1987. Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. *catongo* seedlings to air humidity. *New phytology* 107:591-602.
- Schultz H. 1996. Leaf absorptance of visible radiation in *Vitis vinifera*, estimates of age and shade effects with a simple field method. *Horticulturae* 66:93-102.
- Siles P., Harmand J. y Vaast P. 2009. Effects of *Inga densiflora* on the microclimate of coffee (*Coffea arabica* L.) and overall biomass under optimal growing conditions in Costa Rica. *Agroforestry system*. 78:269-286.

Singh M., Singh A., Singh S., Tripathi R., Singh A., y Patra D. 2009. Cowpea (*Vigna unguiculata* L. Walp.) as a green manure to improve the productivity of a menthol mint (*Mentha arvensis* L.) intercropping system. *Industrial crops and products*. 3:289-293.

Smiley G. y Kroschel J. 2009. Yield development and nutrient dynamics in cocoa-gliceridia agroforests of central Sulawesi, Indonesia. *Agroforestry systems*. 78:97-114.

Souza C. y Dias L. 2004. Environmental and socio economic improvement. Genetic improvement of cacao. FAO. 260.

Staver C., Guharay F., Monterroso D y Muschler R. 2001. Designing pest-suppressive multistrata perennial crop systems: shade-grown coffee in Central America. *Agroforestry systems* 53:151–170.

Steiman S., Travis I., Bittenbender H., Gautz L. 2011. Shade coffee in Hawai'i – Exploring some aspects of quality, growth, yield, and nutrition *Horticulturae* 128:152–158.

Soto L., Perfecto I., Castillo J., Caballero J. 2000. Shade effect on coffee production at the northern Tzeltal zone of the state of Chiapas, Mexico. *Agriculture, ecosystems and environment* 80:61–69.

Taiz L. y Zeiger E. 2006. *Plant Physiology*, Fifth Edition.

Tambussi E. 2006. Fotosíntesis, fotoprotección, productividad y estrés abiótico: algunos casos de estudio. 1-59.

Tezara W., Colombo R., Marín O., Irazábal. 2007. Relaciones hídricas, fotosíntesis, y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. *Interciencia*. 32.

Tezara W., Coronel L., Urich R., Oranys M., Jaimez R., Chacón I. 2009. Plasticidad ecofisiológica de árboles de cacao (*Theobroma cacao* L.) en diferentes ambientes de Venezuela. *Newsletter*.138:1-4III CLAE e IXCEB.

Tezara W., Marín O., Rengifo R., Martínez D., y Herrera A. 2005. Photosynthesis and photoinhibition in two xerophytic shrubs during drought *Photosynthetica* 43(1):37-45.

Tezara W., Martínez D., Rengifo E. y Herrera A. 2003. Photosynthetic responses of the tropical spiny shrub *Lycium nodosum* (Solanaceae) to drought, soil salinity and saline spray. *Annals of botany*. 92:1-9.

Tezara W., Mitchell V., Driscoll S. y Lawlor D. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. *Nature*. 401.

Thevathasan N., Gordon A., Simpson J., Reynolds P., Price G. y Zhang P. 2004. Biophysical and ecological interactions in a temperate tree-based intercropping system. *Crop Improve.* 12:339–363.

Tognetti R., Minotta G., Pinzauti P., Michelozzi M. y Borghetti M. 1998. Acclimation to changing light conditions of long-term shade-grown beech (*Fagus sylvatica* L.) seedlings of different geographic origins. *Trees* 12:326–333.

Uribe A., Méndez H. y Mantilla J. 1998. Efecto de niveles de Nitrógeno, Fósforo y potasio en la producción de cacao en Colombia. *Informaciones agronómicas* No 41. 1-4

Utpala P. y Saji K. 2005. *Theobroma cacao* L. (Sterculiaceae) en la región nororiental de la Isla de Margarita, Estado Nueva Esparta, Venezuela. *Plant Genetic Resources.*

Valladares F. y Niinemets U. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *The annual review of ecology, evolution, and systematics.* 39:237–257.

Valladares F. 2003. Light heterogeneity and plants: from ecophysiology to species coexistence and biodiversity. 439–71.

Vaughan C., Ramírez O., Herrera G. y Guries R. 2007. Spatial ecology and conservation of two sloth species in a cacao landscape in Limón, Costa Rica. *Biodiversity and Conservation.* 16:2293–2310.

Von Wettberg E. y Schmitt J. 2005. Physiological mechanism of population differentiation in shade-avoidance responses between woodland and clearing genotypes of *Impatiens capensis*. *American journal of botany.* 92. (5):868-874.

Whitkus R., Gomez A., Mota L. y Cruz M. 1995. Origins of cacao cultivation. *Nature.* 375.

Woodrow I. y Mott K. 1993. Modelling C3 photosynthesis: A sensitivity analysis of the photosynthetic carbon-reduction cycle. *Planta.*191:421-432.

Yordanov I., Velikova V. y Tsonev T. 2003. Plant responses to drought and stress tolerance. *Plant physiology.* 187–206.

Zuidema P., Leffelaar P., Gerritsma W., Mommer L. y Anten N. 2005. A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): model presentation, validation and application. *Agricultural systems.* 84:195-225.

8. ANEXOS



Anexo 1. Genotipos de cacao utilizados en la investigación

| | A | | E | | gs | | EUA | | CAF | | AFE | |
|-----------------------------|--------------------------------------|-----|------------------------------------|-----|------------------------------------|-----|-----------------------------|-----|------|-----|-----------------------------|-----|
| | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ | | | | $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ | |
| | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Tipo de Sombrío | 3.28 | . | 40.27 | *** | 269.55 | *** | 16.78 | *** | 2.68 | ns | 5.44 | * |
| Genotipo | 23.10 | *** | 21.15 | *** | 70.47 | *** | 17.69 | *** | 3.10 | *** | 13.13 | *** |
| Localidad x Tipo de Sombrío | 22.82 | *** | 19.82 | *** | 112.92 | *** | 17.54 | *** | 1.16 | ns | 8.25 | *** |

Anexo 2: ANOVA para los parámetros de relaciones hídricas e intercambio gaseoso para Rionegro.

| | A | | E | | gs | | EUA | | CAF | | AFE | |
|-----------------------------|--------------------------------------|-----|------------------------------------|-----|------------------------------------|-----|-----------------------------|-----|-------|-----|-----------------------------|-----|
| | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ | | | | $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ | |
| | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P | F | P |
| Tipo de Sombrío | 13.58 | *** | 0.89 | ns | 42.30 | *** | 19.74 | *** | 14.25 | *** | 16.49 | *** |
| Genotipo | 25.85 | *** | 9.24 | *** | 92.23 | *** | 8.13 | *** | 4.18 | *** | 9.82 | *** |
| Localidad x Tipo de Sombrío | 6.74 | *** | 7.94 | *** | 54.21 | *** | 7.62 | *** | 9.04 | *** | 3.98 | *** |

Anexo 3: ANOVA para los parámetros de relaciones hídricas e intercambio gaseoso para Carmen de Chucurí.

| Factores | Valor F | Valor - P |
|--------------------------|---------|------------|
| <i>Localidad</i> | 3,8035 | 0,0869 . |
| <i>Surco</i> | 7,7612 | 0,0237 * |
| <i>Localidad * Surco</i> | 0,0591 | 0,81399 ns |

Anexo 4. ANOVA de la radiación incidente presente en las Localidades y en los Surcos. El * supone diferencias significativas entre localidades y modalidades de sombrío (P<0,05).

| | Febrero | | Marzo | | Abril | | Mayo | | Junio | |
|----------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|
| | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ |
| Rionegro Surco doble | 254.14 | 30.01 | 384.27 | 31.28 | 449.30 | 30.8 | 298.12 | 31.37 | 604.94 | 33.18 |
| Rionegro Surco sencillo | 424.03 | 33.18 | 671.67 | 35.01 | 537.28 | 34.13 | 636.61 | 34.44 | 498.02 | 33.96 |
| Carmen de Chucurí Surco doble | 360.44 | 34.27 | 428.23 | 34.27 | 419.22 | 34.28 | 380.05 | 34.29 | 291.67 | 34.27 |
| Carmen de Chucurí Surco sencillo | 579.31 | 34.90 | 571.67 | 34.78 | 468 | 35.16 | 539.55 | 35.88 | 492.86 | 35.8 |

Anexo 5. Tabla de los promedios en radiación y temperatura presente en los surcos por localidad.

| | Febrero | | Marzo | | Abril | | Mayo | | Junio | |
|-------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|--|--------------------------------|
| | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ | <i>PAR</i> $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | <i>T</i> $^{\circ}\text{C}$ |
| Rionegro | 1459 | 35.3 | 1485 | 35.3 | 1672 | 34.8 | 1287 | 35.5 | 1292 | 35.7 |
| Carmen de Chucurí | 1509 | 35.0 | 1522 | 34.9 | 1496 | 35.5 | 1362 | 36.5 | 1511 | 36.7 |

Anexo 6. Tabla de los promedios en radiación y temperatura presente en las localidades fuera del experimento.

| Localidad | Surco | Genotipo | CAF | | AFE (cm ² g ⁻¹) | |
|---------------------|--------------|----------|---------|---------|--|----------|
| Rionegro | <i>Doble</i> | SCC13 | 54.360a | ± 4.617 | 131.175ab | ± 15.853 |
| <i>Finca</i> | <i>Doble</i> | SCC19 | 54.143a | ± 3.526 | 138.844b | ± 13.904 |
| <i>experimental</i> | <i>Doble</i> | SCC53 | 50.262 | ± 4.512 | 121.640abd | ± 13.968 |
| "La Suiza" | <i>Doble</i> | CCS73 | 54.981a | ± 4.100 | 124.466abd | ± 15.410 |
| | <i>Doble</i> | CCS77 | 51.570a | ± 5.173 | 112.980ad | ± 14.150 |
| | <i>Doble</i> | CCS80 | 52.849a | ± 5.285 | 137.109ab | ± 10.889 |
| | <i>Doble</i> | SCC81 | 55.988a | ± 5.438 | 121.100ad | ± 13.633 |
| | <i>Doble</i> | SCC82 | 56.239 | ± 4.415 | 147.773bc | ± 10.269 |
| | <i>Doble</i> | SCC83 | 55.097a | ± 5.746 | 162.109c | ± 11.810 |

Anexo 7. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco doble en Rionegro.

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | CAF | | AFE (cm ² g ⁻¹) | |
|---------------------|-----------------|----------|---------|---------|--|----------|
| Rionegro | <i>Sencillo</i> | SCC13 | 55.024a | ± 3.791 | 133.643b | ± 13.107 |
| <i>Finca</i> | <i>Sencillo</i> | SCC19 | 54.204a | ± 2.383 | 131.175bc | ± 14.685 |
| <i>experimental</i> | <i>Sencillo</i> | SCC53 | 55.262a | ± 5.180 | 127.087ac | ± 12.001 |
| "La Suiza" | <i>Sencillo</i> | CCS73 | 55.593a | ± 5.028 | 148.204a | ± 14.296 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS77 | 52.844 | ± 5.697 | 140.318a | ± 14.997 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS80 | 54.176a | ± 5.670 | 132.165b | ± 15.565 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC81 | 55.289a | ± 4.337 | 134.253b | ± 15.167 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC82 | 58.600 | ± 3.379 | 138.779b | ± 13.417 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC83 | 53.300a | ± 5.368 | 147.449a | ± 13.289 |

Anexo 8. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Rionegro.

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | CAF | AFE (cm ² g ⁻¹) |
|-------------------------------------|--------------|----------|------------------|--|
| Carmen de Chucurí "El Quinal" | <i>Doble</i> | SCC13 | 59.233ab ± 4.664 | 157.994a ± 15.919 |
| | <i>Doble</i> | SCC19 | 57.378ab ± 3.168 | 148.946ab ± 13.153 |
| | <i>Doble</i> | SCC53 | 59.136ab ± 5.407 | 144.087ab ± 15.189 |
| | <i>Doble</i> | CCS73 | 58.329ab ± 1.732 | 141.359ab ± 13.363 |
| | <i>Doble</i> | CCS77 | 59.876ab ± 3.920 | 136.680b ± 14.153 |
| | <i>Doble</i> | CCS80 | 58.493ab ± 2.523 | 145.063ab ± 15.233 |
| | <i>Doble</i> | SCC81 | 52.503c ± 4.710 | 132.395 ± 15.867 |
| | <i>Doble</i> | SCC82 | 60.502d ± 2.100 | 145.190ab ± 16.103 |
| | <i>Doble</i> | SCC83 | 56.051ab ± 4.752 | 151.933a ± 15.720 |

Anexo 9. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco doble en Carmen de Chucurí.

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | CAF | AFE (cm ² g ⁻¹) |
|-------------------------------------|-----------------|----------|-------------------|--|
| Carmen de Chucurí "El Quinal" | <i>Sencillo</i> | SCC13 | 58.050ac ± 6.019 | 158.686ab ± 16.680 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC19 | 60.867abc ± 4.407 | 168.485bc ± 17.173 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC53 | 54.975a ± 3.554 | 133.868a ± 17.708 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS73 | 57.815ac ± 4.043 | 148.895ab ± 18.338 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS77 | 56.403a ± 4.581 | 134.823a ± 14.248 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS80 | 63.403bc ± 7.267 | 146.944ab ± 15.658 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC81 | 61.892bc ± 3.252 | 151.729b ± 14.704 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC82 | 62.664bc ± 2.448 | 162.626bc ± 17.091 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC83 | 61.346bc ± 4.451 | 185.717c ± 15.613 |

Anexo 10. Valores de relaciones hídricas en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Carmen de Chucurí.

Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | A | | E | | gs | | EUA | |
|---------------------------|--------------|----------|--------------------------------------|--------|------------------------------------|--------|------------------------------------|---------|-----------------------------|--------|
| | | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ | |
| Rionegro | <i>Doble</i> | SCC13 | 2.60c | ± 0.78 | 1.96a | ± 0.26 | 57.35a | ± 11.52 | 1.38c | ± 0.29 |
| <i>Finca experimental</i> | <i>Doble</i> | SCC19 | 4.08e | ± 0.40 | 2.00a | ± 0.34 | 94.38c | ± 9.87 | 2.16ab | ± 0.39 |
| <i>"La Suíza"</i> | <i>Doble</i> | SCC53 | 2.87ac | ± 0.45 | 2.08a | ± 0.41 | 59.85a | ± 8.46 | 1.50c | ± 0.11 |
| | <i>Doble</i> | CCS73 | 3.94d | ± 0.77 | 2.31a | ± 0.30 | 52.65a | ± 7.63 | 1.72ab | ± 0.30 |
| | <i>Doble</i> | CCS77 | 2.91a | ± 0.78 | 1.54c | ± 0.57 | 52.77a | ± 6.09 | 1.88ab | ± 0.80 |
| | <i>Doble</i> | CCS80 | 3.41 | ± 0.49 | 1.95a | ± 0.34 | 79.65 b | ± 7.71 | 1.80ab | ± 0.60 |
| | <i>Doble</i> | SCC81 | 3.28ab | ± 0.66 | 1.16bc | ± 0.56 | 82.77b | ± 5.39 | 2.82 | ± 0.59 |
| | <i>Doble</i> | SCC82 | 2.98ab | ± 0.24 | 1.13b | ± 0.29 | 60.90a | ± 4.35 | 2.59b | ± 0.86 |
| | <i>Doble</i> | SCC83 | 3.56b | ± 0.33 | 2.06a | ± 0.42 | 80.90b | ± 11.49 | 1.72ab | ± 0.64 |

Anexo 11. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrero en surco doble en Rionegro.

Letras deferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | A | | E | | gs | | EUA | |
|---------------------------|-----------------|----------|--------------------------------------|--------|------------------------------------|--------|------------------------------------|--------|-----------------------------|--------|
| | | | $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | | $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ | |
| Rionegro | <i>Sencillo</i> | SCC13 | 2.52b | ± 0.74 | 1.62ad | ± 0.32 | 72.05bc | ± 7.50 | 1.56ab | ± 0.60 |
| <i>Finca experimental</i> | <i>Sencillo</i> | SCC19 | 4.31a | ± 0.81 | 2.73c | ± 0.42 | 104.02d | ± 9.61 | 1.58ab | ± 0.29 |
| <i>"La Suíza"</i> | <i>Sencillo</i> | SCC53 | 3.13b | ± 0.41 | 2.45c | ± 0.37 | 76.20bc | ± 8.27 | 1.55ab | ± 0.43 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS73 | 4.01ac | ± 0.86 | 1.55ad | ± 0.21 | 60.68a | ± 6.51 | 2.58 | ± 0.79 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS77 | 2.22 | ± 0.75 | 1.73ad | ± 0.47 | 57.28ab | ± 9.33 | 1.29a | ± 0.57 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS80 | 3.40ac | ± 0.83 | 2.07ab | ± 0.17 | 55.29ab | ± 5.54 | 1.64a | ± 0.15 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC81 | 3.22bc | ± 0.82 | 1.99abd | ± 0.37 | 51.69ab | ± 5.54 | 1.61a | ± 0.20 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC82 | 3.41ac | ± 0.86 | 2.05ab | ± 0.54 | 57.69ab | ± 9.04 | 1.87a | ± 0.75 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC83 | 3.35bc | ± 0.48 | 2.38b | ± 0.33 | 73.95c | ± 4.51 | 1.43b | ± 0.42 |

Anexo 12. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrero en surco sencillo en Rionegro.

Letras deferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | E $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | gs $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | EUA $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ |
|-------------|--------------|----------|---|---|--|------------------------------------|
| Carmen de | <i>Doble</i> | SCC13 | 3.67ab \pm 0.54 | 1.64 \pm 0.58 | 65.63b \pm 7.68 | 2.23bc \pm 0.61 |
| Chucurí | <i>Doble</i> | SCC19 | 3.42ab \pm 0.55 | 2.01ab \pm 0.49 | 74.76 \pm 6.25 | 1.70a \pm 0.69 |
| "El Quinal" | <i>Doble</i> | SCC53 | 3.49ab \pm 0.79 | 1.82ab \pm 0.50 | 75.45ab \pm 10.93 | 1.97bc \pm 0.84 |
| | <i>Doble</i> | CCS73 | 3.56ab \pm 0.73 | 1.60 \pm 0.50 | 77.76a \pm 5.0 | 2.26bc \pm 0.83 |
| | <i>Doble</i> | CCS77 | 3.66ab \pm 0.7 | 1.47 \pm 0.53 | 48.95c \pm 8.68 | 2.49bc \pm 0.58 |
| | <i>Doble</i> | CCS80 | 5.33 \pm 0.56 | 2.45b \pm 0.55 | 122.12d \pm 15.70 | 2.17bcd \pm 0.57 |
| | <i>Doble</i> | SCC81 | 4.52c \pm 0.87 | 2.19ab \pm 0.52 | 85.81a \pm 9.08 | 2.06bd \pm 0.42 |
| | <i>Doble</i> | SCC82 | 4.2ac \pm 0.68 | 1.89ab \pm 0.51 | 80.43ab \pm 7.44 | 2.22bc \pm 0.42 |
| | <i>Doble</i> | SCC83 | 3.33ab \pm 0.79 | 1.84ab \pm 0.54 | 39.56b \pm 6.17 | 1.80a \pm 0.59 |

Anexo 13. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrío en surco doble en Carmen de Chucurí.

Letras deferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

| Localidad | Surco | Genotipo | A $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | E $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | gs $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ | EUA $\mu\text{mol mmol m}^{-1}$ |
|-------------|-----------------|----------|---|---|--|------------------------------------|
| Carmen de | <i>Sencillo</i> | SCC13 | 2.65c \pm 0.37 | 1.81ab \pm 0.29 | 76.56abd \pm 10.19 | 1.46b \pm 0.33 |
| Chucurí | <i>Sencillo</i> | SCC19 | 4.52a \pm 0.47 | 2.57c \pm 0.45 | 113.50 \pm 6.25 | 1.62ac \pm 0.31 |
| "El Quinal" | <i>Sencillo</i> | SCC53 | 4.15ab \pm 0.71 | 1.96ab \pm 0.36 | 92.37ac \pm 7.12 | 2.11ac \pm 0.38 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS73 | 3.99ab \pm 0.78 | 1.90ab \pm 0.42 | 83.06ac \pm 9.24 | 2.08ac \pm 0.73 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS77 | 2.764b \pm 0.76 | 1.71a \pm 0.34 | 70.68b \pm 6.38 | 1.61a \pm 0.62 |
| | <i>Sencillo</i> | CCS80 | 3.63d \pm 0.83 | 1.88ab \pm 0.36 | 90.87ac \pm 12.19 | 1.93ab \pm 0.36 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC81 | 3.69ab \pm 0.83 | 1.51 \pm 0.43 | 79.87abd \pm 9.01 | 2.44ad \pm 0.75 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC82 | 5.36c \pm 0.66 | 1.87ab \pm 0.42 | 125.18 \pm 6.95 | 2.85ad \pm 0.47 |
| | <i>Sencillo</i> | SCC83 | 3.23bc \pm 0.49 | 2.08ab \pm 0.36 | 85.93ad \pm 15.80 | 1.55ac \pm 0.33 |

Anexo 14. Valores de intercambio gaseoso en el tratamiento de sombrío en surco sencillo en Carmen de Chucurí.

Letras deferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$