

**INTERCAMBIO GASEOSO EN CLONES *Theobroma cacao* L. SOMETIDOS A
MODERADO DÉFICIT HÍDRICO CRECIENDO EN DIFERENTES NIVELES
IRRADIANZA**

CAROLINA HERNANDEZ CONTRERAS

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARMANGA
2006**

**INTERCAMBIO GASEOSO EN CLONES *Theobroma cacao* L. SOMETIDOS A
MODERADO DÉFICIT HÍDRICO CRECIENDO EN DIFERENTES NIVELES
IRRADIANZA**

**CAROLINA HERNANDEZ CONTRERAS
CANDIDATA AL TITULO DE BIOLOGA**

INVESTIGACION

**NELSON ROGRIGUEZ LOPEZ
M.Sc. Fisiología Vegetal.
Director del Proyecto**

**UNIVERSIDAD INDUSTRIAL DE SANTANDER
FACULTAD DE CIENCIAS
ESCUELA DE BIOLOGIA
BUCARMANGA
2006**

CONTENIDO

INTRODUCCION	8
1. MATERIALES Y METODOLOGIA	10
1.1 Ubicación y descripción del área de estudio	10
1.2 Material Vegetal	10
1.3 Determinación de variables climáticas	11
1.4 Medición del estado hídrico de las plantas	12
1.5 Medición del intercambio gaseoso	12
1.6 Análisis estadístico	13
2. RESULTADOS Y DISCUSIÓN	15
2.1 Variables climáticas y micro climáticas	15
2.2 Intercambio gaseoso al inicio del déficit hídrico	15
2.3 Intercambio gaseoso al final del déficit hídrico	19
3. CONCLUSIONES	24
BIBLIOGRAFIA	26

LISTA DE TABLAS

Tabla 1. Descripción de los tratamientos a los que fueron sometidas las plantas de los diferentes clones. **11**

Tabla 2. Valores de parámetros microclimáticos: Radiación fotosintéticamente activa (PAR), Contenido relativo del agua del suelo (CAS), Contenido relativo del agua foliar y Déficit de presión de vapor (DPV), al inicio del periodo de déficit hídrico de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, en los diferentes niveles de irradianza (IA=100%; IM=70%; IB= 33%). **30**

Tabla 3. Valores de parámetros micro climáticos: Radiación fotosintéticamente activa (PAR), Contenido relativo del agua del suelo (CAS), Contenido relativo del agua foliar y Déficit de presión de vapor (DPV), al final del periodo de déficit hídrico, en plantas irrigadas (I) y no irrigadas (E) de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, en los diferentes niveles de irradianza (IA=100%; IM=70%; IB= 33%). **32**

Tabla 4. Valor promedio para las variables de intercambio gaseoso: Tasa fotosintética neta (A), Tasa transpiratoria (E), Conductancia estomática (g_s), Relación C_i/C_a , Relación A/E y del Déficit de presión de vapor (DPV), al final del periodo de déficit hídrico, en plantas irrigadas (I) y no irrigadas (E) de los clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, creciendo en diferentes niveles de irradianza (IA=100%; IM= 70%; IB= 33%). **33**

LISTA DE ANEXOS

Anexo A. Valores de la humedad relativa (HR) y Temperatura foliar (T°) al inicio del periodo de déficit hídrico de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61 en los diferentes niveles de irradiación (IA=100%; IM=70%; IB= 33%). **34**

Anexo B. Valores de parámetros microclimáticos: Humedad relativa (HR) y Temperatura foliar (T°) al final del periodo de déficit hídrico en plantas irrigadas (I) y no irrigadas (E) de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61 en los diferentes niveles de irradiación (IA=100%; IM=70%; IB= 33%). **34**

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue evaluar el intercambio gaseoso en plántulas de clones de *Theobroma cacao* (ICS-95, IMC-67, SCC-61), sometidas a déficit hídrico bajo diferentes niveles de irradianza. Las plántulas crecieron en ambientes con alta, media y baja disponibilidad de irradianza durante seis meses, bajo constante irrigación y fertilización adecuada. Bajo esas condiciones, un grupo de plantas de cada clon fue sometido a un déficit hídrico progresivo durante 15 días y otras se mantuvieron irrigadas. Al inicio del déficit hídrico, plantas de IMC-67 presentaron mayor estabilidad en la tasa fotosintética neta (A) en respuesta a la radiación fotosintéticamente activa (PAR). Al contrario, en los clones SCC-61 y ICS-95, especialmente éste último, se presentó un incremento en la A cuando la PAR fue mayor. La A/E , fue mayor al inicio del déficit hídrico, en los clones ICS-95 y SCC-61

El déficit hídrico afectó los parámetros de intercambio gaseoso foliar disminuyendo, especialmente, la A , la g_s , la E y la eficiencia en el uso del agua fotosintética A/E . Además, fue observado un aumento en la relación C_i/C_a y el DPV , en las plantas con alta disponibilidad de irradianza. La sensibilidad de los clones al déficit hídrico, teniendo en cuenta la A , fue mayor en ICS-95, SCC-61 e IMC-67 en irradianza alta (IA), irradianza media (IM) e irradianza baja (IB), respectivamente. Al final del déficit hídrico, la A/E fue mayor en plantas no irrigadas del SCC-61 en IA, el IMC-67 en IM y en el SCC-61 en IB. Los resultados sugieren que la A/E fue asociada a la mayor fijación de CO_2 y regulación del mecanismo de abertura y cierre estomático, en los diferentes tratamientos, que permitió regular el déficit de presión de vapor (DPV) entre las hojas y la atmósfera circundante, manteniendo una mayor actividad del proceso fotosintético en IA, IM e IB, respectivamente.

ABSTRACT

The aim of this work was evaluated the gas exchange in plants from clones of *Theobroma cacao* (*i.e.*, ICS-95, IMC-67 y SCC-61), which were subjected to water stress into different irradiance levels. Plants grew under high, medium and low irradiance availabilities for six months, under constant irrigation and adequate fertilization. Under those conditions, a group of plants of each clone was subjected to progressive drought for 15 days, and the other plants were keeping watered. Before to start water deficit, plants of clone IMC-67, show a high stability in the rate of net carbon assimilation (A) in response to photosynthetically active radiation (PAR) during the period of measurements. On the contrary, the clone SCC 61 and specially the clone ICS 95 showed a bigger A when the PAR increment in each treatment. The water use efficiency (A/E), to the one belonging to start of the water deficit, was bigger in ICS-95 and SCC-61.

The water stress in high-light-grown plants affected the foliar gas-exchange parameters; specially, it was reducing the A , stomatal conductance (g_s), transpiration rate (E) and the photosynthetic water use efficiency (A/E). Besides an increase was observed in the relation C_i/C_a and the DPV, in the plants with high irradiance availabilities. The sensibility of clones to the water deficit, having in account to A like physiological parameter, was higher in ICS-95, SCC-61 and IMC 67 in high irradiance (HI), medium irradiance (MI) and low irradiance (LI), respectively. A/E , at the end of the water deficit, in plant not watered of the SCC-61 in HI was higher, MI IMC-67 and LI SCC-61, respectively.

The results suggest than A/E was associated to a more CO_2 fixation and the better adjustment for opening-closing stomatal mechanism, which allowed regulating the DPV between the leaves and atmosphere around keeping the greatest activity of photosynthetic process into HI, MI and LI.

INTRODUCCION

Bajo condiciones de campo, las plantas están expuestas a múltiples estreses ambientales que pueden alterar su funcionamiento. En esas condiciones, el déficit hídrico es considerado el factor abiótico más importante que afecta la productividad de especies cultivadas en diferentes regiones del mundo (Boyer, 1982).

El déficit hídrico, dependiendo de la duración e intensidad, puede ocasionar una reducción en la actividad fotosintética, el crecimiento y el rendimiento de las plantas. De ese modo, el proceso fotosintético de las plantas, bajo déficit hídrico, puede reducir la capacidad de fijación de CO₂ mediante dos mecanismos de regulación, que aún son materia de controversia, la restricción de la difusión del CO₂ causado por el cierre estomático (Farquhar y Sharkey, 1982; Cornic 2000) y la posible inhibición de la síntesis de ATP (Tezara et al, 1999). No obstante, el cierre estomático es considerado la principal restricción para la reducción de la fotosíntesis en plantas bajo condiciones de leve y moderado déficit hídrico (Cháves, 1991; Cornic, 2000). Además, dependiendo de la especie y las condiciones ambientales, en ocasiones los estomas pueden reducir su abertura en respuesta al déficit hídrico del suelo mucho antes de que cambie sustancialmente el potencial hídrico o el contenido relativo de agua foliar (Medrano y Flexas, 2004).

De otro lado, *Theobroma cacao*, especie de origen tropical, posee características muy particulares, como una tasa fotosintética baja y sensibilidad a diferentes factores ambientales, particularmente, al déficit hídrico y al exceso de irradianza (Joly, 1989; Deng et al., 1990 y Balasimha, 1991).

En general, la tasa fotosintética neta (*A*) del cacao, presenta un punto de saturación luminoso de 400 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$, tanto en condiciones de invernadero como en el campo (Joly & Hanh, 1989; Balasimha, 1991). Además, Balasimha y Daniel (1988), reportaron que el cacao es tolerante al

déficit hídrico, presentando una eficiente regulación estomática reduciendo la pérdida de agua por transpiración que permite un mantenimiento de la turgencia celular en las hojas, siendo ésta considerada como una estrategia adaptativa para la especie.

Varios investigadores, en experimentos que involucran un solo factor ambiental, han reportado los efectos de la Irradianza, el déficit de presión de vapor (DPV) y el estrés hídrico en plántulas de cacao (RajaHarum y Hardwick, 1988a; RajaHarum y Hardwick, 1988b; Müller. y Biehl, 1994). Sin embargo, gran parte de los cambios observados en la fotosíntesis, bajo condiciones de estrés hídrico, pueden ser atribuidos a efectos secundarios que resultan de la superposición de otros estreses ambientales, como el exceso de irradianza (Cháves, 1991). Por lo tanto, entender cómo 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, 2003).

En este trabajo, el objetivo fue evaluar cómo el déficit hídrico, en plantas de cacao creciendo bajo diferente disponibilidad de Irradianza, afecta la actividad fotosintética y la regulación de la pérdida de agua, particularmente, en plantas de clones (plantas injertadas) de cacao forastero amazónico, cacao trinitario y un clon regional, seleccionado por presentar un alto rendimiento.

1. MATERIALES Y MÉTODOS

1.1 Ubicación y descripción del área de estudio

El estudio se realizó en la Unidad de Crecimiento de Plantas y Ecofisiología Vegetal de la Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, ubicada a 7° 8' 44.1'' N 73° 07' 29.8'' W, 980 m.s.n.m.

1.2 Material Vegetal

Se utilizaron plantas injertadas de *Theobroma cacao* de los clones ICS-95 (Trinitario, Imperial College Selection), IMC-97 (Forastero Amazónico, Iquitos Marañon Collection) y SCC-61 (Regional, Selección Colombia CORPOICA), provenientes de la Colección Nacional de Cacao de CORPOICA, Estación Experimental La Suiza. El patrón utilizado para el injerto de las plantas fue el material genético IMC-67, seleccionado por su tolerancia a patógenos que atacan el sistema radicular, siendo injertados a los 60 días después de la emergencia de las plantas. Sesenta días después de injertadas, las plantas fueron seleccionadas y trasplantadas a bolsas de 0.05m³, que contenían una mezcla de tierra, arena y materia orgánica (3:1:1). Luego, las plantas fueron ubicadas en los diferentes tratamientos de irradianza y fueron fertilizadas según el análisis químico del sustrato e irrigadas manteniéndolas en capacidad de campo (30% de humedad del suelo), y monitoreadas con un determinador de humedad del suelo, durante 180 días hasta la aplicación del tratamiento de déficit hídrico. Los tratamientos de irradianza fueron obtenidos mediante el uso de mallas polisombra, que permitían la reducción de la radiación fotosintéticamente activa (**PAR**), la cual fue corroborada mediante mediciones realizadas con un sensor de radiación fotosintéticamente activa (**PAR**) marca Licor (Licor, USA).

El tratamiento de déficit hídrico fue impuesto a 15 plantas de cada clon en cada uno de los tratamientos de irradianza. El déficit hídrico aplicado fue progresivo, obtenido mediante la suspensión de la irrigación durante quince días. Tanto plantas irrigadas como no irrigadas el

sustrato fue cubierto con bolsas plásticas transparentes para evitar la pérdida excesiva de agua por evaporación, con el objetivo de que las plantas solo perdieran agua por transpiración foliar. Los tratamientos hídricos a los que fueron sometidas las plantas de los diferentes clones fueron los siguientes:

Tabla 1. Descripción de los tratamientos a los que fueron sometidas las plantas de los diferentes clones.

CLON	IA (100 % de irradianza)	IM (70 % de Irradianza)	IB (33 % de Irradianza)
ICS-95	No irrigadas	No irrigadas	No irrigadas
	Irigadas	Irigadas	Irigadas
IMC-67	No irrigadas	No irrigadas	No irrigadas
	Irigadas	Irigadas	Irigadas
SCC-61	No irrigadas	No irrigadas	No irrigadas
	Irigadas	Irigadas	Irigadas

1.3 Determinación de variables climáticas:

La radiación total (Wm^{-2}), temperatura del aire ($^{\circ}C$) y precipitación (PP), desde el momento en que las plantas fueron ubicadas en los tratamientos de Irradianza, fueron registrados diariamente por la estación climática, ubicada a 150 m de sitio del experimento en predios de la Universidad Industrial de Santander. La temperatura del aire dentro de cada casa-malla con los diferentes ambientes de disponibilidad de Irradianza durante el desarrollo del experimento fue registrada diariamente a las 7: 00 a.m. con un termómetro de máximas y mínima (Brixco).

1.4 Medición del estado hídrico de las plantas:

Contenido relativo de agua (CRA_f): Se determinó tomando discos de hojas a los que se les tomo la medida de peso fresco (P_f), luego se hidrataron en agua destilada por 4 h. Después de la hidratación se pesaron para determinar el peso turgente (P_t) y finalmente se colocaron en una estufa a 70 °C durante 48 horas y se les determinó el peso seco (P_s). El CRA se determinó de acuerdo a la fórmula propuesta por Slatyer (1967):

$$CRA = \frac{(P_f - P_s)}{(P_t - P_s)}$$

Contenido de agua en el suelo (CAS):

Se tomaron muestras 5 cm de profundidad de sustrato contenido en las bolsas donde se encontraban creciendo las plántulas. A estas muestras se les determinó el peso fresco (P_f); se colocaron en una estufa a 70 °C durante 72 horas y se les determinó el peso seco (P_s). El CAS se calculó mediante la fórmula:

$$CAS = \frac{(P_f - P_s)}{P_s}$$

1.5 Medición del intercambio gaseoso:

Las mediciones de intercambio gaseoso fueron realizadas en horario matutino, entre las 8-11 h00. Los parámetros de intercambio gaseoso evaluados fueron, en la 7^a hoja completamente expandida del ápice hacia la base o parte inferior del tallo de las plantas, tasa fotosintética neta (*A*), tasa transpiratoria (*E*), conductancia estomática (*g_s*), concentración interna de CO₂ en la cámara subestomática foliar (*C_i*), concentración ambiental de CO₂ (*C_a*), temperatura foliar (*T_f*) mediante un analizador portátil de gases en el infrarrojo modelo LCA-4 (ADC, UK) con una cámara de medición abierta PLC-B. Así mismo, fueron registrados los valores de la radiación

fotosintéticamente activa (**PAR**) incidente sobre las hojas en el momento de las mediciones mediante un sensor de Irradianza para PAR, anexo a la cámara de medición del intercambio gaseoso foliar. Con los datos obtenidos de las mediciones de intercambio gaseoso, fueron estimadas la relación C_i/C_a , que permite verificar si existen limitaciones estomáticas o no estomáticas para la asimilación de CO₂, y la relación (A/E) que permite verificar la eficiencia fotosintética en el uso del agua. Durante las mediciones de intercambio gaseoso, fueron registrados los valores de la temperatura y la humedad relativa del aire en cada ambiente de crecimiento por medio de un Termo-Higrómetro portátil modelo ETHG-912 (Oregon Scientific). El déficit de presión de vapor (**DPV**), que permite estimar la diferencia de la presión de vapor entre las hojas y el aire fue estimado utilizando los datos de temperatura de la hoja, temperatura del aire y de la humedad relativa. Para hallar este valor se implementó la fórmula propuesta por Jones (1983):

$$\Delta w = e_f - e_a$$

Donde:

e_f , presión de vapor de agua en la hoja = antilog $9.2435 - (2305/T_f)$ (mbars)

T_f o $T_a = T_f$ o T_a °C tomada (respectivamente + 273 (°K))

e_a , a la HR del ambiente (HR/100) * log aire (mbars)

log aire a 100% HR = aire saturado de agua = antilog $9.2435 - (2305/ T_a)$ (mbars)

1.6 Análisis estadístico.

Este estudio fue dividido en dos experimentos. El primero, al inicio del déficit hídrico (IDH), fue analizado bajo un diseño factorial 3*3 (tres ambientes de luz y tres clones de *Theobroma cacao*) completamente aleatorizado, con seis repeticiones. Los datos obtenidos fueron sometidos a pruebas de normalidad, homogeneidad de varianzas, análisis de varianza (Test de F) y prueba de comparación de medias (test de Tuckey al 0.05% de probabilidad).

Los datos registrados en el 2º experimento, al final del déficit hídrico (FDH), en donde se incluye un factor adicional, el agua, fueron sometidos previamente a las pruebas citadas anteriormente, pero fue analizado utilizando pruebas de ANOVA para cada tratamiento de irradiación. En el 2º experimento nosotros examinamos la importancia relativa de las siguientes fuentes de variación en cada uno de los caracteres medidos: (i) clones , (ii) agua y (iii) clon *agua

2. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

2.1 Variables climáticas y micro climáticas.

El valor promedio mensual de la precipitación durante el periodo del experimento (febrero-julio) fue de 195.65 mm³. La temperatura promedio mensual en los tratamientos de IA, IM e IB fue de 27°C, 22°C y 19°C, respectivamente. La temperatura en los diferentes tratamientos osciló dentro del rango reportado para el crecimiento de cacao (20°C -29°C) (Trojer, 1968). Los valores promedios de la radiación total en cada uno de los tratamientos fue de 862.83 Wm² en IA; 603.98 Wm² en IM y 284.73 Wm² en IB.

La **PAR**, tanto al inicio como al final del período de déficit hídrico, al momento de las mediciones de intercambio gaseoso, presentó diferencias estadísticas significativas entre los tratamientos ($P < 0.02$). La **PAR** fue mayor en las mediciones realizadas en el segundo del experimento en todos los tratamientos comparado con los valores registrados al inicio del experimento (Tabla 2). Lo anterior, fue debido a la menor nubosidad presente el día en el cual fueron realizadas las mediciones, al final del período del déficit hídrico.

Los valores del **CAS** y del **CRA_f** registrados no presentaron diferencias significativas al inicio del déficit hídrico. No obstante, fueron observadas diferencias estadísticas significativas, al final del periodo de déficit hídrico, entre y dentro de cada uno de los clones por efecto del déficit hídrico (Tabla 2).

2.2 Intercambio gaseoso al inicio del déficit hídrico.

Fue observado un efecto altamente significativo de la interacción irradiación*clon sobre la **A** ($p = 0.002$). La **A** de las plantas de los clones exhibió una marcada plasticidad en respuesta a la **PAR** incidente, especialmente, en el clon ICS-95, mientras que, la **A** del clon IMC-67 presentó una menor plasticidad, i.e. fue relativamente constante (Tabla 2). En IA, la **A** de las plantas de los clones IMC-67 y SCC-61 fue menor en 39.2%, y en 22.3%, respectivamente con relación al clon

ICS-95. La A de las plantas del clon SCC-61 fue mayor en IM, comparada con las plantas de los clones IMC-67 e ICS-95, que fue menor en 18.74% y 27.27%, respectivamente. En IB la A del clon IMC-67 fue mayor, con respecto a la registrada en los clones SCC-61 e ICS-95, que fueron menores en 13,06% y 21.73%, respectivamente (tabla 2).

En este trabajo, los valores de la A , al inicio del periodo del déficit hídrico, en las plantas de los diferentes clones fue más alta en los diferentes tratamientos de irradianza, comparados con los reportados por diversos autores (Joly y Hahn, 1989; Galyuon et al., 1996; Rada et al., 2005). Evidencias experimentales indican que la A en *Theobroma cacao* posee una saturación luminosa en un rango entre 400-600 $\mu\text{molm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Balasimha, 1992; DaMatta et al 2001), similar a los obtenidos en este experimento (tabla 2). La diferencia en la A , en respuesta a la disponibilidad de irradianza, también fue observada en plantas de *Theobroma cacao* c.v.Catongo, como una consecuencia de la irradianza recibida durante el desarrollo de las hojas de las plantas (Mijaji, 1985).

Los valores altos o bajos en la A exhibidos por las plantas de los diferentes clones en cada tratamiento luminoso sugiere una posible aclimatación de la maquinaria fotosintética de cada uno de los clones a la irradianza disponible durante el desarrollo foliar para compensar parcialmente la disminución o el incremento de la actividad fotosintética en respuesta a la oferta luminosa, lo cual puede estar relacionado, posiblemente con una reducción del número de complejos antena funcionales en las hojas (Medrano y Flexas, 2004).

La g_s presentó diferencias estadísticas altamente significativas ($P=0,016$). En IB fue observado un incremento de la g_s en todos los clones. Sin embargo, la mayor abertura estomática no estuvo asociada a un incremento en la A (Tabla 2). En IA, especialmente, en el clon ICS-95, las plantas exhibieron una menor g_s pero una mayor A (tabla 2).

Generalmente, en hojas intactas de muchas especies los estomas incrementan su abertura en respuesta a la intensidad luminosa. En *Theobroma cacao* se ha reportado que la HR puede disminuir el efecto de la luz sobre la abertura estomática (Balasimha, 1999). Los resultados obtenidos en este trabajo son divergentes con los reportados para *Coffea arabica* y *Coffea canephora*, especies de origen tropical, bajo diferentes niveles de irradianza (Carelli et al., 1999). Estos autores encontraron que la g_s en *C. arabica* y *C. canephora* aumentó con el incremento de la irradianza, pero fue menos evidente, que el incremento observado para la tasa asimilatoria de CO_2 . Los resultados indican que la regulación del mecanismo y cierre estomático, observada en los clones en IA e IM, probablemente favorece el mantenimiento del status hídrico foliar y evitan el exceso de pérdida de agua, ya que la g_s no disminuyó por un efecto directo de la irradianza incidente sobre el dosel foliar, ya que la HR posiblemente influyó sobre el funcionamiento estomático de las plantas, especialmente, del clon IMC-95.

Adicionalmente, los resultados obtenidos en la razón C_i/C_a corroboran los efectos de la regulación de estomática y sus efectos sobre la A . El valor de la razón C_i/C_a , que indica si existen limitaciones estomáticas o no estomáticas sobre la fotosíntesis, presentó diferencias significativas ($P=0.037$) por efecto de la interacción. La razón C_i/C_a de las plantas, fue mayor en todos los clones en IB, especialmente, en el clon SCC-61 (tabla 2). La relación C_i/C_a característica de plantas C_3 bajo condiciones adecuadas de suministro de CO_2 , agua luz y nutrientes gira en torno de 0.7 a 0.8. La estimación de la razón C_i/C_a presentó valores relativamente normales para plantas C_3 y similar a lo reportado por Balasimha (1991), lo cual indica que no se presentaron limitaciones estomáticas para la asimilación de CO_2 . Sin embargo, en los clones ICS-95 y SCC-61, se presentaron valores bajos en IA. Por lo tanto, posibles limitaciones en el ingreso de CO_2 a la cámara subestomática foliar, probablemente al nivel del sitio de carboxilación de la enzima ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa-oxigenasa (Rubisco), afectaron la fijación de carbono

fotosintético causada por la reducción estomática bajo condiciones de alta disponibilidad de irradianza.

Contrario a lo observado para la *A*, la *E* no presentó diferencias significativas al inicio del periodo del déficit hídrico ($P>0.05$). La *E* fue similar en las plantas de los diferentes clones evaluados, independientemente de la disponibilidad de irradianza (tabla 2). Los resultados obtenidos para la *E* coinciden con los reportados para *Theobroma cacao L* por Balasimha et al., (1992). Lo anterior sugiere, que sin limitaciones de agua en el suelo, la *E* para las plantas de los clones evaluados presentan un mecanismo de regulación estomática para el control de la pérdida de vapor de agua, dependiente del clon y la irradianza incidente, que favorece la conservación de agua en los tejidos foliares, regulando así el déficit de presión de vapor entre las hojas y la atmósfera, y el ingreso de CO_2 .

El *DPV* presentó diferencias significativas por efectos de la interacción ($p=0.046$), al iniciar el período de déficit hídrico. En IA, el *DPV* fue mayor entre el dosel foliar de las plantas y la atmósfera, especialmente en el clon ICS-95 seguido del clon SCC-61 y el IMC-67, respectivamente. Sin embargo, en todos los clones tanto en IM como IB, el *DPV* fue menor y relativamente constante, independiente del tratamiento de irradianza (tabla 2). Los resultados contrastan con los resultados reportados por Balasimha et al. (1991). Esos autores indicaron que la *A* de las plantas de cacao incrementó cuando el *DPV* fue bajo. Por lo tanto, la reducción de la conductancia estomática observada en IA es un mecanismo importante en respuesta al incremento del *DPV* para *Theobroma cacao L* (Balasimha y Rajagopal, 1988; Balasimha et al., 1991). Lo anterior sugiere, la existencia de diferencias en la respuesta intra-específica para el mecanismo de cierre y apertura estomática en los clones evaluados en respuesta al *DPV*, especialmente, bajo condiciones de IA asociado a una disminución en la HR del aire, favoreciendo la reducción de la *g_s*.

La eficiencia fotosintética en el uso del agua (A/E), al inicio del déficit hídrico, no presentó diferencias estadísticas significativas ($P>0,05$). Las plantas de los clones SCC-61 e ICS-95 presentaron una mayor A/E en IA. En contraste, la A/E fue menor en IB, especialmente en las plantas del clon SCC-61. Los resultados sugieren que, la A/E aumentó con el incremento de la Irradianza incidente sobre las plantas de los clones ICS-95 y SCC-61, en tanto que, en IM las plantas del clon IMC- 67, exhibieron la mayor A/E . Resultados similares fueron reportados para cacao por que exhibieron una alta correlación entre la A/E y la A (Balasimha et al., 1991). De ese modo, la mayor A/E en IA fue el resultado de la mayor actividad fotosintética de las plantas, especialmente de los clones ICS-95 y SCC-61, independiente de la tasa de perdida de agua por transpiración.

2.3 Intercambio gaseoso al final del déficit hídrico.

Al final del período de déficit hídrico, se registró un efecto de la interacción clon * agua sobre la A , presentándose diferencias altamente significativas tanto en IA ($P=0,001$) e IM ($P=0,007$). En tanto que, en IB se observaron efectos de los factores clon ($P=0,001$) y agua ($P=0,001$). En IA, las plantas no irrigadas de los clones ICS-95, SCC-61 e IMC-67 comparadas con las plantas irrigadas, exhibieron una reducción en A de 61.43%; 67.18% y de 12.39%, respectivamente. En tanto que, en IM la reducción de la A en las plantas no irrigadas fue de 72.52%; 26.22% y 48.27% para ICS-95, SCC-61 e IMC-67, respectivamente. En IB, la A fue disminuida en un 18.07% en el clon ICS-95, mientras que, en el clon SCC-61 disminuyó en 49.07% y para el clon IMC-67 la reducción fue de 46% (tabla 4).

Contrario al reporte de Balasimha (1999), en este trabajo se observaron diferencias en la respuesta de los clones al déficit hídrico. Este autor, bajo condiciones de campo, encontró que tanto en clones susceptibles como en clones tolerantes a la sequía, sometidos a déficit hídrico, no presentaron diferencias estadísticas en la A .

Los resultados en este trabajo indican que la magnitud de la reducción en la A tanto en IA como IM, fue dependiente de la disponibilidad de agua en el suelo y el CRA_f (tabla 3). Resultados similares han sido reportados en experimentos realizados con plántulas de cacao por varios autores (Deng et al., 1989; 1990; Rada et al., 2005). En IB, la disponibilidad de agua en el sustrato permitió evidenciar una respuesta divergente intra e inter específica de los clones. Lo anterior indica que, probablemente, características genéticas que regulen la expresión de mecanismos fisiológicos tales como el ajuste osmótico en los diferentes clones pueden ser claves para la tolerancia al déficit hídrico leve o moderado, a pesar de la reducción de la A , ya que en ese parámetro no fueron registrados valores iguales o cercanos a cero (criterio fisiológico para finalizar el déficit hídrico). Además, la disminución de la A , posiblemente, se encuentre asociada a un incremento de la resistencia del mesófilo a la difusión del CO_2 o a la reducción de la capacidad fotosintética, lo cual puede aparecer bajo condiciones de déficit hídrico en muchas especies leñosas (Kozłowski y Pallardy, 1997).

Fueron observadas diferencias significativas para la g_s por efecto de la interacción clon*agua en IA ($P=0,003$) e IM ($P=0,05$) mientras que, en IB fue observado un efecto del factor clon ($P=0,001$). La reducción de la g_s en las plantas fue mayor en las plantas de los clones ICS-95 y SCC 61, especialmente en IA, en tanto que, en el clon IMC-67 fue observada un incremento en ese parámetro tanto en IA como en IM (tabla 4). En IB, la reducción de la g_s fue más evidente entre los clones e independiente del estado hídrico del suelo y las plantas dentro de cada uno de ellos. La respuesta estomática bajo condiciones de IA e IM dependió de la disponibilidad de agua en el sustrato, excepto en el clon IMC-67. Los resultados sugieren que, el grado de abertura o cierre estomático pudo favorecer la conservación de agua en los tejidos foliares, en las plantas no irrigadas en los diferentes niveles de irradianza. Por lo tanto, el cierre estomático fue la mayor limitación para el ingreso y difusión del CO_2 hasta cloroplasto. En esas condiciones, la

asimilación de CO₂ es reducida y aumenta la fotorespiración consumiendo así menos moléculas de ATP en la fotosíntesis en *Theobroma cacao L* (Balasimha et al., 1988, 1991).

La estimación de la relación C_i/C_a en las plantas sometidas a déficit hídrico presentó diferencias significativas ocasionadas por el factor agua en IA (P=0,003) e IM (P=0,001). En contraste, las plantas de los clones en IB, donde no se presentaron diferencias estadísticas. Los valores de C_i/C_a de los diferentes clones incrementaron especialmente en IA e IM, excepto en las plantas del clon SCC-61 en donde la estimación de ese parámetro presentó un incremento leve.

El incremento en la relación C_i/C_a , bajo condiciones de déficit hídrico, indica que las plantas no presentaron limitaciones estomáticas drásticas para el ingreso y fijación de CO₂. Así mismo, bajo condiciones de déficit hídrico el incremento de la tasa fotorrespiratoria probablemente permite mantener intacto el funcionamiento de los fotosistemas que por exceso de radiación y disminución del consumo de ATP y NADPH pueden inactivar o causar daños a la maquinaria fotosintética (Medrano y Flexas, 2004). Los valores de C_i/C_a bajo déficit hídrico, apoyan la hipótesis que el cierre estomático juega un papel importante como mecanismo regulador de la actividad fotosintética en las plantas de cacao, ya que estos valores fueron menores que el reportado para plantas C₃, principalmente porque C_i aumento interviniendo así en los bajos valores de A , mientras que C_a se mantuvo constante durante el transcurso del experimento.

En IA, la E fue dependiente de la disponibilidad de agua en el suelo para cada clon, ya que las plantas exhibieron una reducción de 56.86% del clon SCC-61 y de 55.26% para el IMC-67, contrario a lo observado en las plantas del clon ICS-95 que sólo presentaron una reducción de 0.62%. No fueron observadas diferencias estadísticas en IM, sin embargo las plantas del clon IMC-67 sometidas a déficit hídrico sólo disminuyeron la E en 20.37% con respecto a las plántulas irrigadas, a diferencia de lo observado en las plantas de los clones SCC-61 y ICS-95, en donde la reducción de E fue de 33% y 41.69%, respectivamente (tabla 4). Por último, a IB las

plantas de los diferentes clones ICS-95, IMC-67 y SCC-61 presentaron una disminución del 16.69%, 17.83% y del 19.56%, respectivamente, en función de la disponibilidad de agua en el suelo de cada clon (tabla 4). Balasimha et al., (1988, 2000) reportaron una reducción de la E , bajo déficit hídrico, similar a lo observado en este trabajo. No obstante, a diferencia de lo reportado por este autor, en este trabajo se encontraron diferencias en la regulación de la pérdida de agua entre los clones, lo cual es asociado a diferencias en la regulación estomática.

De otro lado, el DPV fue mayor entre las plantas no irrigadas y la atmósfera, particularmente en el clon ICS-95, que presentó una mayor sensibilidad al DPV bajo condiciones comparado con los clones IMC-67 y SCC-61, tanto en IA como IM (tabla 4). En IB, el DPV fue menor. El aumento del DPV estuvo asociado a bajos valores de g_s y alta E , lo cual probablemente condujo a una disminución en la eficiencia transpiratoria, similar a lo reportado para *Theobroma cacao L* (Balasimha et al., 1991). Las diferentes respuestas en la transpiración posiblemente pueden ser causadas por diferencias en la reacción estomática al DPV . Según Hernández et al., (1989), el rápido cierre estomático por el incremento en el DPV es alto en el caso de *Theobroma cacao L*, reduciendo la transpiración y manteniendo así, un potencial hídrico estable.

La relación A/E en IA presentó una reducción que fue asociada a la disponibilidad de agua en el suelo para cada clon, similar a lo reportado para *Theobroma cacao L* (Balasimha et al., 1991). En plantas no irrigadas, la A/E fue reducida fuertemente en ambientes en IA, especialmente, en las plantas del clon ICS-95 e IMC-67 (tabla 4). En tanto que, bajo condiciones de déficit hídrico el clon SCC-61 fue el menos afectado por esa condición, asociado a una mayor A . Lo anterior, confirma que el mecanismo de cierre estomático juega un papel importante bajo estas condiciones, similar a lo reportado por Joly et al (1989). En IM, fue observada una disminución en la A/E ocasionada en cada uno de los clones por la reducción de la disponibilidad hídrica, especialmente en el clon ICS-95. Mientras que, en IB el genotipo (clon) y la disponibilidad de

agua afectaron de manera independiente. En esas condiciones, el DPV incrementó en las plantas no irrigadas comparadas con las plantas irrigadas, en cada clon. En general, el clon SCC-61 presentó una mayor eficiencia en el uso del agua instantánea o fotosintética bajo condiciones de déficit hídrico independiente del ambiente de crecimiento. Los resultados sugieren que, existe una diferencia entre los clones de *Theobroma cacao* en su capacidad para ajustar su asimilación de CO₂ con relación a la *E* y así optimizar el intercambio gaseoso, observado cuando disminuye la disponibilidad de agua en el suelo (Balasimha, 1999)

CONCLUSIONES

Bajo las condiciones experimentales en las que fue realizado este trabajo, fue evidenciada una marcada plasticidad en la A de los clones, en respuesta a la disponibilidad de irradianza sin limitaciones de agua en el suelo, al inicio del déficit hídrico. Al de inicio del déficit hídrico, plantas del clon IMC-67 presentaron una mayor estabilidad en la tasa fotosintética neta (A) en respuesta a radiación fotosintéticamente activa (RFA) durante el periodo de las mediciones. Al contrario, el clon SCC-61 y especialmente el clon ICS-95 presentaron una mayor A a medida que la RFA incremento en cada tratamiento. Lo anterior, sugiere que probablemente, existen divergencias en el grado de aclimatación fotosintética en *Theobroma cacao*, que a su vez depende del clon, i.e el clon ICS-95, mientras que el clon IMC-67 fue más estable en los diferentes tratamientos de irradianza.

El déficit hídrico afectó los parámetros de intercambio gaseoso foliar disminuyendo, especialmente, la A , la g_s , la E y la A/E . Además, fue observado un aumento en la relación C_i/C_a y el DPV , en las plantas con alta disponibilidad de irradianza. La sensibilidad de los clones al déficit hídrico, teniendo en cuenta la A , fue mayor en ICS-95, SCC-61 e IMC-67 en irradianza alta (IA), irradianza media (IM) e irradianza baja (IB), respectivamente. La A/E fue mayor en plantas no irrigadas del SCC-61 en IA, el IMC-67 en IM y en el SCC-61 en IB. Los resultados sugieren que la A/E fue asociada a la mayor fijación de CO_2 y regulación del mecanismo de abertura y cierre estomático, en los diferentes tratamientos, que permitió regular el déficit de presión de vapor (DPV) entre las hojas y la atmósfera circundante, manteniendo una mayor actividad del proceso fotosintético en IA, IM e IB, respectivamente.

AGRADECIMIENTOS

Los autores expresan su gratitud al grupo de investigación en cacao de la E.E. La Suiza de CORPOICA, particularmente, al ingeniero Luís Mejía Flórez, para la ejecución de este trabajo, a Ramón Jaimez D.Sc, de la Universidad de los Andes (Mérida, Venezuela), por sus contribuciones y recomendaciones al manuscrito, al doctor Pedro León-Gómez y al M.Sc. Leonardo Rey Bolívar e Iván Ayala-Díaz, investigadores del Centro Nacional de Investigaciones en Palma de Aceite-CENIPALMA, por la colaboración y préstamo de los equipos de medición, sin los cuales este trabajo no se hubiera podido ejecutar. CHC, agradece a su familia por la paciencia e inmensa colaboración. También a los compañeros del grupo de investigación GIEFIVET, por su constante apoyo y estímulo.

BIBLIOGRAFIA

Balasimha, D. and Daniel, E.V. 1988. A screening method for drought tolerance in cocoa. *Current Science*. 57:395

Balasimha, D. and Rajagopal, V. 1988. Stomatal responses of cocoa (*Theobroma cacao*) to climatic factors. *Indian J.Agric. Sci.* 58: 213-216

Balasimha, D., Rajagopal, V., Daniel, E.V., Fair, R.V. and Vagaban, S., 1988. Comparative drought tolerance of cacao accessions. *Trop. Agronomic.*, 65: 271-274.

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

Balasimha, D.1992. Net CO₂ assimilation and chlorophyll II fluorescence in cocoa trees. *Plant Physiol. Biochem.* 19: 23-26

Balasimha, D.1999. Stress physiology of cocoa. *Journal of Plantation Crops*. 27(1): 1-8.

Balasimha, D. and Kumar, V.A., 2000. Stomatal regulation and ABA concentration in cocoa plants due to drought. *Recent Advances in Plantation Crops Reseach*. 230-233.

Boyer, J. 1982. Planta productivity in environment. *Science*. 218: 443-448.

Carelli, M.L.C., Fahl, J.I., Trivelin, P.C and Queiroz, R.B. 1999. Carbon Isotope Discrimination and Gas Exchange in Coffea Species Grown Under Different Irradiance Regimes. *Revista Brasileira de Fisiología Vegetal*. 11(2):63-68.

Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal apertura-not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Scinece*. 5: 187-188.

Chaves, M.M. 1991. Effects of Water Deficits on Carbon Assimilation. *Journal of Experimental Botany*. 42 (234): 1-16.

DaMatta, F., Loos, R., Rodriguez, R. and Barros, R. 2001. Actual and potencial photosynthetic rates of tropical crop species. *R. Bras. Fisiol. Veg.*, 13(1): 24-32.

- DaMatta**, F. 2003. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. In: *Advances in Plant Physiology*. 5: 227-265. Scientific Publishers, Jodhpur.
- Deng**, X., Joly, R. and Hahn, D. 1989. Effects of plant water deficit on the daily carbon balance of leaves of cacao seedlings. *Physiologia Plantarum*. 77: 407-412.
- Deng**, X., Joly, R. and Hahn, D. 1990. The influence of plant water deficit on photosynthesis and translocation of ¹⁴C-labeled assimilates in cacao seedlings. *Physiologia Plantarum*. 78:623-627.
- Farquhar**, G.D. and Sharkey, T.D.. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*. 33: 317-345.
- Galyon**, I.K.A., McDavid, C.R., López, F.B., and Spence, J:A: 1996. The effect of irradiance level on cacao (*Theobroma cacao L.*): II Gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tropical Agriculture*. 73: 29-33.
- Hernández**, A. Cock, J. and El-Sharkawy M. 1989. The response of leaf gas exchange and stomatal conductance to air humidity in shade-grown coffee, tea and cacao plants as compared with sunflower. *Rev. Bras. Fisiol. Vegetal*. 1(2): 155-161.
- Joly**, R. and Hahn, D. 1989. Net CO₂ assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. *Photosynthesis Research*.. 21: 151-159.
- Jones**, HG. 1983. *Plants and Microclimate*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Kolzlowski**, T.T. and Pallardy, S.G. 1997. Photosynthesis. In: *Physiology of Woody Plants*. Academic Press. 87-134.
- Medrano** H y Flexas. J. 2004. Respuestas de las plantas al estrés hídrico. In: *La Ecofisiología Vegetal, Una ciencia de síntesis*. Editores: Regosa, M., Pedrol. N. y Sanchez, A. Thomson. 253-286.

Miyaji, K. , Silva, W.S. da., and Alvim, P. 1985. Atividade fotossintética em folhas do cacauero (*Theobroma cacao* L.) em duas estações do ano. Informa Técnico 1983, Centro de Pesquisas do Cacau. Ilhéus, Brasil. 122-125.

Miyaji, K. , Silva, W.S. da., and 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: 445-454.

Müller, M.W. and Biehl, B. 1994. Mudanças na capacidade fotossintética de folhas de cacauero (*Theobroma cacao* L.) influenciadas pela intensidade de luz, durante o período de vida. In: Internacional Cacao Research Conference, 11th, Yamoussoukro, Cote D'Ívoire, 1993. proceedings, Cacao Producers' Alliance. 597-605.

Rada, F., Jaimez, R., García-Núñez, C., Azócar, A y Ramírez, M.E. 2005. Water relations and gas Exchange in *Theobroma cacao* var. Guasare under periods of water deficit. Rev. Fac. Agron. 22: 112-120.

RajaHarum, R.M. and Hardwick, K.. 1988 a. The effects of the prolonged exposure to different light intensities on the photosynthesis of cocoa leaves. Proceedings of the 10th International Cocoa Research Conference. Cocoa Producers' Alliance. Lagos. Nigeria. 205-209.

RajaHarum, R.M. and Hardwick, K.. 1988 b. The effects of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. Proceedings of the 10th International Cocoa Research Conference. Cocoa Producers' Alliance. Lagos. Nigeria. 205-209.

Slatyer, R.O.1967. Plant-water relationships. Academic Press, London and New York.

Tezara, W., Mitchell, V.J., Driscoll, S.D. and Lawlor, D.W. 1999. Water stress inhibits plant photosynthesis by decreasing coupling factor and ATP. Nature. 410: 914-917.

Trojer, H. 1968. El clima y el desarrollo de la producción de cacao en la finca la Lola. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas OEA. Centro de Enseñanza e Investigación en cacao. 13(4): 1-19

TABLAS.

Tabla 2. Valores de parámetros micro climáticos: Radiación fotosintéticamente activa (PAR), contenido relativo del agua del suelo (CAS), contenido relativo del agua foliar (CRA_f), déficit de presión de vapor (DPV), tasa fotosintética neta (A), tasa transpiratoria (E), conductancia estomática (g_s), relación Ci/Ca y relación A/E , al inicio del periodo de déficit hídrico de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, en los diferentes niveles de irradiancia (IA=100%; IM=70%; IB= 33%)

		VARIABLES								
Irradianza	Clon	PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	CAS (%)	CRA_f (%)	DPV (<i>mbar</i>)	A ($\mu\text{mol CO}_2\text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	E ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$)	g_s ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	Ci/Ca	A/E
IA	ICS-95	538.00 a	22.78 a	50.00 a	27.41 a	12,8 a	1,69 a	185,83d	0,46c	8,18 a
	IMC-67	515.75 a	21.02 a	41.66 a	10.89 b	7,81bc	1,86 a	283,33c	0,70ab	4,50 a
	SCC-61	508.06 a	24.60 a	58.33 a	27.21a	9,98abc	1,64 a	221,87c	0,62bc	8,51 a
IM	ICS-95	284.50 b	21.98 a	57.77 a	9.83 b	7,76bc	1,41 a	220,83c	0,69ab	6,97 a
	IMC-67	281.41 b	24.51 a	50.00 a	9.48 b	8,67bc	1,51 a	223,33c	0,67ab	6,11 a
	SCC-61	279.50 b	22.33 a	83.33 a	7.71 b	10,67ab	1,94 a	217,50c	0,73ab	5,72 a
IB	ICS-95	140.04 c	26.56 a	47.22 a	7.89 b	6,41c	1,56 a	643,33ab	0,79ab	5,08 a
	IMC-67	138.43 c	22.58 a	66.66 a	6.63 b	8,19bc	1,86 a	776,04a	0,81ab	4,78 a
	SCC-61	141.75 c	23.52 a	68.88 a	7.10 b	7,12bc	1,84 a	601,66ab	0,82a	4,14 a

Tabla 3. Parámetros microclimáticos: Radiación fotosintéticamente activa (PAR), contenido relativo del agua del suelo (CAS), Contenido relativo del agua foliar (CRA_f), al final del periodo de déficit hídrico, en plantas irrigadas y no irrigadas de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, en los diferentes niveles de Irradianza (IA=100%; IM=70%; IB= 33%).

Tratamiento	Clon	Agua	VARIABLES		
			PAR ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	CAS (%)	CRA _f (%)
IA¹	ICS-95	Irigadas	1033.50c	25.92a	46.65ab
		No irrigadas	1341.83ab	12.72b	36.56ab
	IMC-67	Irigadas	1116.66bc	23.16a	50.68a
		No irrigadas	1473.66a	12.57b	37.67ab
	SCC-61	Irigadas	1263.33abc	26.38a	47.01ab
		No irrigadas	1437.33a	13.11b	34.40b
IM²	ICS-95	Irigadas	658.83a	29.98 a	66.66a
		No irrigadas	740.66a	12.87c	57.75a
	IMC-67	Irigadas	666.83a	27.37b	41.12a
		No irrigadas	461.00a	13.17c	39.79a
	SCC-61	Irigadas	593.00a	26.66b	57.27a
		No irrigadas	661.50a	14.73c	51.07a
IB³	ICS-95	Irigadas	281.00a	28.74a	72.26ab
		No irrigadas	388.33a	14.40b	46.00bc
	IMC-67	Irigadas	274.66a	29.15a	76.18ab
		No irrigadas	365.66a	18.12b	51.53abc
	SCC-61	Irigadas	275.00a	28.91a	66.32ab
		No irrigadas	398.33a	16.35b	38.15c

Tabla 4. Parámetros de intercambio gaseoso: Tasa fotosintética neta (*A*), tasa transpiratoria (*E*), conductancia estomática (*g_s*), relación *Ci/Ca*, relación *A/E* y del déficit de presión de vapor (*DPV*), al final del periodo de déficit hídrico, en plantas irrigadas y no irrigadas de los clones ICS-95, IMC-67, SCC-61, creciendo en diferentes niveles de irradiancia (IA=100%; IM= 70%; IB= 33%).

IA ¹							
Clon	Agua	<i>A</i> ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$)	<i>g_s</i> ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>Ci/Ca</i>	<i>A/E</i>	<i>DPV</i> (mbar)
ICS-95	Irigadas	11.07 a	2.1abc	116 a	0.49b	4.87ab	16.02b
	No irrigadas	4.27 b	2.11abc	66ab	0.68a	1.27c	36.60a
IMC-67	Irigadas	5.11 b	1.07c	43b	0.46b	6.24a	19.12b
	No irrigadas	4.48 b	2.40ab	75ab	0.67a	1.76c	25.89ab
SCC-61	Irigadas	13.65 a	2.68a	118a	0.50b	6.51a	24.71b
	No irrigadas	4.48 b	1.15bc	41b	0.53b	3.37bc	25.58ab
IM ²							
		<i>A</i> ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$)	<i>g_s</i> ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>Ci/Ca</i>	<i>A/E</i>	<i>DPV</i> (mbar)
ICS-95	Irigadas	11.66 a	2.07 a	121a	0.42b	5.25ab	20.43a
	No irrigadas	3.20c	1.20 a	50ab	0.71a	3.15b	26.07a
IMC-67	Irigadas	5.35bc	1.18 a	45c	0.44b	5.04ab	24.50a
	No irrigadas	2.93c	0.94 a	50ab	0.71a	4.65ab	24.85a
SCC-61	Irigadas	9.62ab	1.15 a	63ab	0.40b	6.96a	22.99a
	No irrigadas	7.10bc	1.50 a	66ab	0.48ab	3.77b	24.15a
IB ³							
		<i>A</i> ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>E</i> ($\text{mmol H}_2\text{O mol}^{-1}$)	<i>g_s</i> ($\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$)	<i>Ci/Ca</i>	<i>A/E</i>	<i>DPV</i> (mbar)
ICS-95	Irigadas	11.52a	1.83 a	130a	0.56a	8.84ab	15.11b
	No irrigadas	9.44ab	1.52ab	118ab	0.60a	5.05b	17.47b
IMC-67	Irigadas	7.31b	1.15abc	65abc	0.50a	5.55b	18.57b
	No irrigadas	3.95c	0.94bc	51bc	0.59a	3.48b	20.83ab
SCC-61	Irigadas	11.88 a	0.82bc	56bc	0.55a	11.89a	15.12b
	No irrigadas	6.04b	0.66b	28c	0.41a	5.46b	25.59a

¹Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

²Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

³Letras diferentes en una misma columna indican diferencias significativas para un $\alpha = 0.05$

ANEXOS.

Anexo A. Valores de la humedad relativa (HR) y Temperatura foliar (T_f°) al inicio del periodo de déficit hídrico de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61 en los diferentes niveles de irradiación (IA=100%; IM=70%; IB= 33%).

		Variables	
Irradianza	Clon	HR (%)	T_f° ($^\circ\text{C}$)
IA	ICS-95	74.85 c	26.96 a
	IMC-67	75.80 b	26.63 a
	SCC-61	74.89 c	26.88 a
IM	ICS-95	74.87 c	26.05 a
	IMC-67	75.22 b	25.95 b
	SCC-61	77.12 a	25.95 b
IB	ICS-95	76.82 b	25.01 b
	IMC-67	77.47 a	24.66 c
	SCC-61	77.23 a	24.68 c

Anexo B. Valores de parámetros microclimáticos: Humedad relativa (HR) y Temperatura foliar (T_f°) al final del periodo de déficit hídrico en plantas irrigadas y no irrigadas de los diferentes clones ICS-95, IMC-67, SCC-61 en los diferentes niveles de irradiación (IA=100%; IM=70%; IB= 33%).

			Variables	
Tratamiento	Clon	Agua	HR (%)	T_f° ($^\circ\text{C}$)
IA¹	ICS-95	Irigadas	65.08 a	30.33b
		No irrigadas	56.61d	36.06a
	IMC-67	Irigadas	60.96bc	31.87ab
		No irrigadas	57.83cd	36.09a
	SCC-61	Irigadas	62.40ab	33.29ab
		No irrigadas	57.91cd	32.47ab
IM²	ICS-95	Irigadas	60.33 a	30.54a
		No irrigadas	58.61 a	32.21a
	IMC-67	Irigadas	56.98 a	32.44a
		No irrigadas	58.76 a	30.76a
	SCC-61	Irigadas	60.30 a	30.96a
		No irrigadas	58.36 a	31.73a
IB³	ICS-95	Irigadas	61.73 ^{ab}	29.05b
		No irrigadas	64.46 a	30.02ab
	IMC-67	Irigadas	59.46b	29.73ab
		No irrigadas	60.10b	30.69ab
	SCC-61	Irigadas	63.08ab	28.08b
		No irrigadas	59.91b	33.04a

