



UNIVERSIDAD NACIONAL DE COLOMBIA

SEDE MEDELLÍN

FACULTAD DE CIENCIAS AGRARIAS

**DEPARTAMENTO DE CIENCIAS AGRONÓMICAS**

# Dinámica del crecimiento y desempeño en el intercambio de gases del cacao como respuesta al manejo del dosel

Martín Rodrigo Villa Cuastumal

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Departamento de Ciencias Agronómicas  
Medellín, Colombia  
2016



# Dinámica del crecimiento y desempeño en el intercambio de gases del cacao como respuesta al manejo del dosel

Martin Rodrigo Villa Cuastumal

Trabajo de investigación presentado como requisito parcial para optar al título de:  
Magister Scientiae en Ciencias Agrarias

Directores:

Doctor Enrique Martínez Bustamante  
Doctor Gerhard Fischer Gebauer

Universidad Nacional de Colombia  
Facultad de Ciencias Agrarias  
Departamento de Ciencias Agronómicas  
Medellín, Colombia  
2016



## Resumen

Esta investigación se hizo para conocer el efecto del manejo de la arquitectura del dosel sobre el crecimiento y el intercambio gaseoso del cacao en la fase vegetativa. Este estudio es uno de los primeros relacionados con el crecimiento plagiotrópico y ortotrópico del dosel del cacao. Los resultados mostraron que existen grandes similitudes entre las dos formas de manejo del dosel; razón por la cual, cualquiera puede ser utilizada en procura de obtener un adecuado crecimiento y eficiente desempeño en el intercambio de gases del dosel de cacao plantado en el bosque seco tropical.

**Palabras clave:** Poda de formación, Plagiotrópico, Ortotrópico, Estadio vegetativo.

## Abstract

This research was carry out to determine the effect of managing the canopy architecture on growth, and gas exchange of cocoa trees in the vegetative phase. This study is one of the first related to plagiotropic and orthotropic canopy growth in cocoa trees. The results showed that there are great similarities between the two forms of canopy management; why, anyone can be used in an attempt to obtain proper growth and efficient performance gas exchange of the cocoa canopy, in trees planted in the dry tropical forest.

**Key words:** Pruning training, plagiotropic, orthotropic, vegetative stage.

# Contenido

	Pág.
<b>Resumen.....</b>	<b>V</b>
<b>Introducción.....</b>	<b>8</b>
<b>Marco teórico.....</b>	<b>11</b>
<b>1. Capítulo 1. Crecimiento del cacao por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en el bosque seco tropical .....</b>	<b>15</b>
1.1 Materiales y métodos.....	15
1.1.1 Localización.....	15
1.1.2 Suelos.....	15
1.1.3 Clima.....	16
1.1.4 Material vegetal.....	16
1.1.5 Diseño experimental.....	17
1.1.6 Variables de evaluación.....	18
1.2 Resultados y discusión.....	20
1.2.1 Suelos.....	20
1.2.2 Clima.....	20
1.2.3 Altura de la planta.....	22
1.2.4 Diámetro del injerto.....	24
1.2.5 Ramificación.....	26
1.2.6 Biomasa y su distribución.....	29
1.2.6.1 Raíces.....	29
1.2.6.2 Tallo.....	32
1.2.6.3 Ramas.....	33
1.2.6.4 Hojas.....	35
1.2.6.5 Acumulación y distribución de biomasa total.....	36
1.2.6.6 Biomasa podada.....	40
1.3 Conclusiones.....	41

<b>2. Capítulo 2. Intercambio de gases del cacao, bajo los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en el bosque seco tropical.....</b>	<b>42</b>
2.1 Materiales y métodos.....	42
2.1.1 Localización.....	42
2.1.2 Suelos.....	42
2.1.3 Clima.....	43
2.1.4 Material vegetal.....	43
2.1.5 Diseño experimental.....	44
2.1.6 Variables de evaluación.....	45
2.2 Resultados y discusión.....	46
2.2.1 Suelos.....	46
2.2.2 Clima.....	46
2.2.3 Hábitats lumínicos del sistema de cultivo.....	48
-Radiación fotosintéticamente activa (RFA).....	48
2.2.4 Hábitat lumínico y su efecto en el intercambio gaseoso del dosel de cacao.....	52
-Conductancia estomática ( $g_s$ ).....	52
-Transpiración (E).....	55
-Fotosíntesis (A).....	56
2.2.5 Eficiencia en el uso del agua (EUA).....	58
2.3 Conclusiones.....	61
<b>Bibliografía.....</b>	<b>62</b>

## Introducción

El cultivo de cacao (*Theobroma cacao* L.) en Colombia cubre un área aproximada de 108.528 ha (DNP, 2012a), con una producción de 42.295 t de grano seco en el año 2010 (Pinzón *et al.*, 2012). Es tradicionalmente, una explotación de economía campesina, y su producción tiene mayor destino (60%) como materia prima para chocolate de mesa, componente básico de la canasta familiar, de productos manufacturados en confitería y algunos excedentes exportables, lo que ha originado divisas para el país (Ariza, 2006; Aranzazu *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012).

Actualmente, existe auge en la producción e investigación en el cultivo de cacao, dado el déficit de producción mundial y nacional; generado, principalmente, por el aumento de la demanda, lo cual, hace que este producto agrícola esté incluido dentro de los 10 renglones exportables del país. La ventaja de Colombia se centra en que posee variados ecosistemas para su producción, tierras aptas inexploradas y las más favorables condiciones agroecológicas para el desarrollo del cultivo, debido a que hace parte del centro de origen de la especie (Pinzón *et al.*, 2012).

Por otra parte, la producción de cacao permite el asocio con otras especies vegetales, incluso en sistemas agroforestales (SAF), principalmente con aquellas que aportan sombrero como: plátano, frutales y maderables, debido a que el cultivo requiere sombrero transitorio y permanente; éste último se requiere con alrededor del 50% de sombra en cultivos en fase productiva (Paredes, 2004). Los beneficios que prestan éstos sistemas acompañantes son los de generar sombra al cacao, protegerlo contra fuertes corrientes de aire y ofrecer al productor otras alternativas de ingresos económicos (Paredes, 2004; Espinal *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012).

De acuerdo con el Ministerio del Medio Ambiente (Minambiente, 2000), el establecimiento de especies vegetales que permitan el incremento de la captura de carbono, como los SAF, entre ellos el cacao, es la estrategia colombiana para implementar el desarrollo agrícola limpio y obtener beneficios sociales como mitigación de la pobreza.

Adicional a los beneficios ambientales como generadores de biomasa, liberación de oxígeno, conservación de la diversidad biológica, así como de fuentes de agua y biota del suelo, ciclaje de nutrientes y disminución de la erosión; el sistema de producción de cacao en el país, demanda gran cantidad de mano de obra (Espinal *et al.*, 2005; Aranzazu *et al.*, 2009; Rojas *et al.*, 2009), se estima en 35.000 las familias colombianas que viven directamente de esta actividad productiva (Rojas,

2012), con generación de 50.854 empleos para la labor de cosecha y 7.964 en la industria chocolatera (Espinal *et al.*, 2005).

Por otra parte, el cacao tiene beneficios para la salud, ya que, además de su agradable sabor, tiene alto valor nutritivo, al aportar minerales como: Fe, Mg, Ca, Cu, S, Zn, K, Na y P, vitaminas como A, B1, B2, B5, B6, ácido fólico y biotina. Posee grasas de digestión lenta, es decir es una rica fuente de energía a lo largo del día y, en las proteínas están presentes 14 de los 18 aminoácidos esenciales. Contiene además, sustancias estimulantes de la actividad cerebral, como la teobromina, cafeína, feniletilamina, anandamida, las cuales mejoran la concentración y la memoria, y hacen que las personas experimenten menos fatiga y se sientan relajadas (Posada *et al.*, 2001; Espinal *et al.*, 2005; Pascual *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012).

Además, Posada *et al.* (2001); Pascual *et al.* (2009); Gómez *et al.* (2011) y Pinzón *et al.* (2012), señalan que contiene polifenol, un compuesto fenólico que actúan como antioxidante en los vasos sanguíneos, e impide la oxidación del colesterol LDL (Low Density Lipoprotein), ayuda a prevenir el cáncer y la formación de coágulos en las arterias y reduce el riesgo de sufrir accidentes cardiovasculares. También, modula la función plaquetaria e inflamatoria y, disminuye la presión arterial.

A pesar de las ventajas anteriormente mencionadas del cultivo de cacao, en Colombia, el área sembrada ocupa 5.3% de la superficie agropecuaria, estimada para cultivos permanentes y, entre los años 1997 y 2008 fue el cultivo de más bajo rendimiento total nacional (551 kg/ha), tanto entre cultivos transitorios como permanentes (DNP, 2012a y b); debido, principalmente, a plantaciones deterioradas y abandonadas por el conflicto armado del país, inadecuado manejo agronómico, arboles improductivos por la incompatibilidad sexual, presencia de enfermedades y falta de tecnificación que se presenta en la mayor parte de las regiones productoras (Espinal *et al.*, 2005; Aranzazu *et al.*, 2009; Suárez y Aranzazu, 2010; Pinzón *et al.*, 2012).

Además, en su mayoría, los cultivos están plantados con variedades nativas que no fueron seleccionadas por el comportamiento agronómico, tamaño del árbol, calidad de producción y resistencia a monilia, lo que conlleva a una baja producción, incluso por debajo del requerimiento de la industria nacional, con un déficit de 17.000 t en el año 2006 (Aranzazu *et al.*, 2009)

Por su parte, la investigación y transferencia de tecnología son factores definitivos para elevar los niveles de producción y productividad de las plantaciones cacaoteras, como lo mencionan Rojas *et al.* (2009); quienes, además, plantean que es urgente para el país emprender programas de investigación que permitan la modernización tecnológica del cultivo a través de la utilización de material genético de alto rendimiento Espinal *et al.*, (2005); Aranzazu *et al.* (2009) y Rojas *et al.* (2009); lo mismo que en manejo de plagas y enfermedades, especialmente, monilia, generar, adoptar y transferir tecnologías nuevas para el desarrollo y manejo del cultivo y ejecutar proyectos productivos sostenibles.

Teniendo en cuenta todo lo anterior, es necesario identificar, con investigación básica, un manejo agronómico con prácticas y labores del cultivo claves, que permitan beneficiar la productividad del cultivo de cacao; tal es el caso de labores como la formación adecuada de la arquitectura del árbol, desde el inicio del establecimiento hasta la fase de producción y mantenimiento del cacaotal; para que, de esta manera, se logre el mejor manejo que ayude en la expresión de la potencialidad genética de la planta, adecuado uso de recursos y mejoramiento de la productividad del cultivo.

Según Aranzazu (2012), no existe hasta el momento en Colombia, investigación científica en manejo de la arquitectura del dosel en árboles de cacao; de tal manera que esta investigación es una

primera aproximación, en el país, al manejo del dosel de cacao en fase vegetativa, en el bosque seco tropical; la cual, busca determinar la estrategia de manejo que permita eficiente desempeño fotosintético del dosel, con miras a proveer altos rendimientos en formación de biomasa.

Por ello, se planteó como objetivo de investigación:

*Identificar las diferencias en el crecimiento e intercambio gaseoso por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel del cacao en el bosque seco tropical.*

Se tuvo como hipótesis de investigación:

*Existen diferencias en el crecimiento e intercambio gaseoso del cacao en los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en el bosque seco tropical.*

## Marco teórico

De acuerdo con Batista (2009), el árbol de cacao, al igual que otras especies del género *Theobroma*, presenta un crecimiento dimórfico de sus ramas: a) unas son de crecimiento vertical (hacia arriba), denominadas ramas de crecimiento ortotrópico, y constituyen el tallo y/o los chupones, b) otras son de crecimiento oblicuo (hacia fuera), denominadas ramas plagiotrópicas.

Por otra parte, el cacao desarrolla un tallo principal de crecimiento vertical que puede alcanzar 1 a 2 m de altura a la edad de 12 a 18 meses; en este momento, se desarrolla un verticilio u horqueta, es decir un grupo entre 3 y 5 ramas laterales; las cuales, presentan, entre ellas, un espacio bien marcado entre cada uno de sus puntos de origen; los que en conjunto conforman un solo anillo cuando estos órganos llegan a la madurez. Con mucha frecuencia hay formación de chupones que emergen por debajo de la horqueta, donde se puede presentar por reiteración, alrededor de cuatro verticilos (Batista, 2009).

En este sentido, las intervenciones que se adelantan en el dosel de cacao presenta como objetivos principales: establecer el porte de la planta, conseguir una arquitectura en la forma deseada, lograr un equilibrio fisiológico, suprimir ramas indeseables, enfermas o que dificultan las labores agrícolas, modificar el vigor de la planta, mejorar la aireación de la copa del árbol, regular o permitir la entrada de luz a los estratos inferiores, producir frutos tanto de mayor cantidad como de mejor calidad y por muchos años, facilitar la cosecha y, distribuir los fotoasimilados a los vertederos de interés, es decir, disminuir la competencia entre ramas y frutos (Wolstenholme, 1987; Ryugo, 1993; Gil-Albert, 1997; Gil, 1999; Stassen *et al.*, 1999; Gil, 2000; Brunnet, 2001; Paredes, 2004; Pinzón *et al.*, 2012).

Igualmente, un árbol sin una formación adecuada origina ramas muy largas que se doblan con el tiempo, y ocupan gran área; además, generan arboles muy altos, lo que dificulta, tanto la cosecha como las labores de manejo del cultivo (Coletto, 1989; Gil-Albert, 1997; Paredes, 2004).

La adecuada organización del dosel, a través de las podas, reduce la humedad micro-ambiental del árbol, permite la aireación y entrada de luz; lo cual, contribuye positivamente al manejo cultural de los principales problemas fitosanitarios del cultivo, como la escoba de bruja (*Crinipellis roreri* Cif.), pudrición parda (*Phytophthora palmivora* Butler.) y la moniliasis (*Moniliophthora roreri* Cif.); las cuales, por la magnitud de pérdidas que causa y el desánimo que infunde en el agricultor, han sustituido el cacao por otros cultivos, al no poder controlarlas (Paredes, 2004; Rojas *et al.*, 2009; Suárez y Aranzazu, 2010).

Con respecto a la organización de las distintas estructuras en el dosel y de acuerdo con Ryugo (1993); Gil-Albert (1997); Gil (1999); Paredes (2004); Palencia y Galvis (2007) y Aranzazu (2012) los estímulos de crecimiento corresponden a:

**Crecimiento plagiotrópico:** para alcanzar este tipo de arquitectura se requiere mantener, en promedio, cinco ramas principales por árbol, las que se seleccionan, principalmente, por su vigor, distribución, formación a una altura conveniente y orientación en el árbol; en cuya organización, con respecto a la horizontal, tienden a insertarse, de manera fluctuante, entre 30 y 60°. Las intervenciones deben ser mínimas en la copa del árbol, para que ésta tenga un follaje abundante; además, se deben eliminar brotes laterales (chupones) del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas.

**Crecimiento ortotrópico:** esta organización se obtiene al conservar, en promedio, tres ramas principales por cada árbol, las que se eligen, primordialmente, por su vigor, distribución, formación a una altura conveniente y orientación en el árbol; en cuya disposición, con respecto a la horizontal, tienden a insertarse, de manera fluctuante, entre 60 y 90°; igualmente, se requiere la supresión de chupones del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas, para favorecer una copa ligera, de tal manera que los individuos tengan un follaje menos frondoso.

Por otra parte, tanto la síntesis como la ganancia de carbono en los vegetales, dependen de una serie de propiedades de la planta, entre ellas la disposición de las hojas, el área foliar total, la dinámica foliar y la distribución en que se encuentra repartida la biomasa en la planta. A su vez, las tasas fotosintéticas dependen también de la relación que exista entre las propiedades de la hoja, la planta y el entorno en que se desarrollan (Fageria *et al.*, 2006; Pinzón *et al.*, 2012).

Es importante resaltar que, otro factor importante y muy utilizado para estimular la inducción del desarrollo de los vegetales es la temperatura; debido a que, en la medida que ésta aumenta, por encima de cero, se acelera el desarrollo, o se desacelera cuando las temperaturas se encuentran por encima de la óptima para cada planta. En efecto, el vegetal "acumula" la temperatura promedio diaria para cada fase, lo cual se conoce como tiempo térmico, tiempo fisiológico, grados-día de desarrollo (GDD, por *Growing Degree Days*), o unidades térmicas (HU, por *Heat Units*), o suma de calor.

Los GDD se calculan al sumar las temperaturas medias de cada día, y finalmente, restar la temperatura base, para obtener los grados días acumulados ( $GDD_{acum}$ ) de la fase específica de desarrollo. En consecuencia, cada período de desarrollo requiere un mínimo de acumulación de temperatura para llegar a su término y la planta pueda pasar a la etapa siguiente de desarrollo. En este sentido, es necesario conocer la temperatura base y óptima de cada especie; sin embargo, es relevante anotar que el crecimiento, también, es influenciado por otros factores ambientales como la radiación, que en conjunto pueden afectar los procesos fisiológicos del vegetal (Rawson y Gómez, 2000; Clay *et al.*, 2006; Qadir *et al.*, 2007).

Snyder *et al.* (1999) y Hoyos *et al.* (2012) amplían el anterior concepto al afirmar que la temperatura base y, en algunos casos, la temperatura superior (máxima) varía entre cultivares; ello conduce a que la reducción o incremento en las temperaturas, por debajo o por encima de ellos, el crecimiento vegetal se detiene o no se incrementa. Un grado día es equivalente a tener en un día una temperatura por encima del límite inferior y por debajo del límite superior del rango térmico.

Para el cálculo de los  $GDD_{acum}$ , es comúnmente, utilizado el método de umbrales de temperatura o también conocido como método de onda senoidal (Murray, 2008), en el cual, las temperaturas de un día (24 h) siguen una curva de este tipo. Este método, en especial, cuando se halla dentro de los

límites de temperatura superior e inferior, el crecimiento no encuentra una limitante por temperatura (Riaño *et al.*, 2005).

De tal manera que, los  $GDD_{acum.}$  se pueden calcular con la siguiente ecuación:

$$GDD_{acum} = \sum \left[ \frac{(T_{ma} + T_{mi})}{2} \right] - T_b$$

Donde,  $T_{ma}$  y  $T_{mi}$  son las temperaturas diarias máximas y mínimas respectivamente,  $T_b$  es la temperatura base del cultivo.

En cuanto al intercambio gaseoso, la *Fotosíntesis* es el proceso por el cual, la energía solar o energía lumínica es transformada en energía química y ésta, a su vez, usada para sintetizar compuestos de carbono (Fageria *et al.*, 2006; Taiz y Zeiger, 2010). Cerca del 45% de la materia seca de los vegetales está conformada por el carbono proveniente de la fijación de la A; lo cual hace que este proceso sea de vital importancia para el crecimiento de los vegetales (Lambers *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger, 2010).

La eficiencia de la A en los vegetales puede estar determinada en la formación de biomasa, sin embargo, ésta se encuentra entre 1 y 4% en plantas  $C_3$  y entre 5 y 6% en  $C_4$ , una proporción relativamente baja (Bernardes, 1987).

Mientras que, la fotosíntesis neta ( $P_n$ ) es aquella registrada por unidad de área foliar; y depende del genotipo, condiciones ambientales, y caracteres morfo-fisiológicos del vegetal (Fageria *et al.*, 2006). La  $P_n$  varía en el transcurso del día; es baja al inicio de la mañana, aumenta con la radiación hasta alrededor del mediodía, disminuye por un periodo de tiempo y se restablece en horas de la tarde; luego, decae con la radiación y la temperatura (Pessaraki, 2002; Pallardy, 2008).

En cuanto a los *Requerimientos agroecológicos*, el cacao se cultiva en la franja geográfica tropical húmeda, ubicada desde los 18° N hasta los 20° S de la línea ecuatorial (Valle, 2007), y dentro de estos límites, según Almeida *et al.* (1987); Leite y Valle (2000); Espinal *et al.* (2005); Rojas *et al.* (2009); Pinzón *et al.* (2012) e ICCO (2013), los requerimientos ambientales para un adecuado desarrollo y buenas producciones del cultivo son: temperatura promedio en el rango de 24-28°C, precipitación promedio entre 1.200 y 1.800 mm, bien distribuida a lo largo del año, zonas altitudinales entre 0 y 1200 msnm; aunque la óptima se encuentra entre 400 y 800 msnm., humedad relativa alrededor de 70 y 80%.

Igualmente, el crecimiento del cacao se ha adaptado muy bien a diversas condiciones ambientales, especialmente con factores de suelos como textura, entre franco a franco-arcillosa, es decir, suelos bien drenados durante las épocas de lluvia y con buena retención de humedad en el tiempo seco. Se desarrolla en suelos de pendiente, ondulados o planos, con pH entre 5,5 y 6,5, alto contenido de materia orgánica (> 5%) y nivel freático por debajo de 1,5 m (Espinal *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009; Batista, 2009).

De acuerdo con Paredes (2004) y Pinzón *et al.* (2012), el cacao es una planta umbrófila o especie del sotobosque, que requiere sombra tanto en la fase de establecimiento como en la productiva; ello es, especialmente importante en los primeros años de vida, debido a que la radiación solar excede a la que puede utilizar en la fotosíntesis; lo cual, incrementa excesivamente la temperatura y transpiración, y representa la posibilidad de detener el crecimiento y entrar en senescencia

(Somarriba, 2004). Por tanto, el cacao no se adapta a altas intensidades de luz, reflejado en el daño o fotoinhibición del aparato fotosintético (Serrano y Bhiehl, 1996).

Las plantas que proveen la sombra que el cacao requiere para regular la cantidad e intensidad de radiación, en la fase inicial del cultivo, se denominan sombra provisional; la cual, comúnmente, se realiza con especies del género *Musa* (plátano y banano), mientras que la sombra permanente cumple la misma función, pero con menor severidad, luego de 3 a 5 años de establecida la plantación de cacao, utilizando para ello especies arbóreas como *Erythrina spp.* (Batista, 2009; Pinzón *et al.*, 2012).

Por su parte, el maderable del sistema de producción *Gmelina arbórea*, es una de las especies de sombrío permanente más utilizado en cacao (Pinzón *et al.*, 2012), es un árbol caducifolio que puede crecer hasta 30 m de altura, en regiones secas, y desarrollar más de 0,8 m de diámetro; mientras que, en el bosque húmedo tropical, el árbol crece rápidamente, ya que a los siete años de edad puede sobrepasar los 10 m de altura (Calvo-Alvarado *et al.*, 2007), lo que la convierte en una de las especies de mayor crecimiento en comparación con otras de interés forestal. Además de la protección de la radiación solar, la acción de los vientos y lluvias torrenciales; estabiliza la temperatura y humedad de los cacaotales (Paredes, 2004).

# Capítulo 1. Crecimiento del cacao por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en el bosque seco tropical

## 1.1 Materiales y métodos

### 1.1.1 Localización

La investigación se realizó en la Estación Agraria Cotové, de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín; ubicada en la vereda El Espinal, municipio Santafé de Antioquia, localizada, geográficamente a 6° 33' 32" N y 77° 04' 51" O, a una altitud de 560 m, 60% de humedad relativa, temperatura promedio de 27°C y, precipitación anual de 1.031 mm (Barreiro y Páez, 1986); éstas características clasifican la zona de vida como bosque seco Tropical (bs-T) según Holdridge (1978).

### 1.1.2 Suelos

En la Tabla 1-1, se muestra el análisis químico de los suelos de la plantación.

Tabla 1-1. Características químicas del suelo donde está plantado el sistema productivo del cacao, en la Estación Agraria Cotové.

Textura	pH			MO (%)	Al (cmol kg <sup>-1</sup> )	CE (dS m <sup>-1</sup> )	CICE (cmol kg <sup>-1</sup> )				
FAr	6,9			5,4	0,0	0,30	25,79				
Bases Intercambiables (cmol kg <sup>-1</sup> )					Microelementos (mg kg <sup>-1</sup> )					P	S
Ca	Mg	K	Na	Mn	Fe	Zn	Cu	B	(mg kg <sup>-1</sup> )		
16,54	9,59	0,40	0,20	1,7	12	1,5	2,8	0,34	29,4	4,4	

Métodos de análisis: textura: Bouyoucos; pH: Potenciómetro, relación suelo-agua 1:25, M.O: Walkley-Black modificado, P: Bray II, S y B: Fosfato monocálcico, Al: extracción con KCl 1N, Bases de intercambio: Acetato de amonio, Microelementos: Olsen modificado. Fuente: Laboratorio de suelos CORPOICA. 2010.

### 1.1.3 Clima

La temperatura ambiental durante la investigación y promedia histórica de la Estación Agraria Cotové, se muestra en la Figura 1-1.

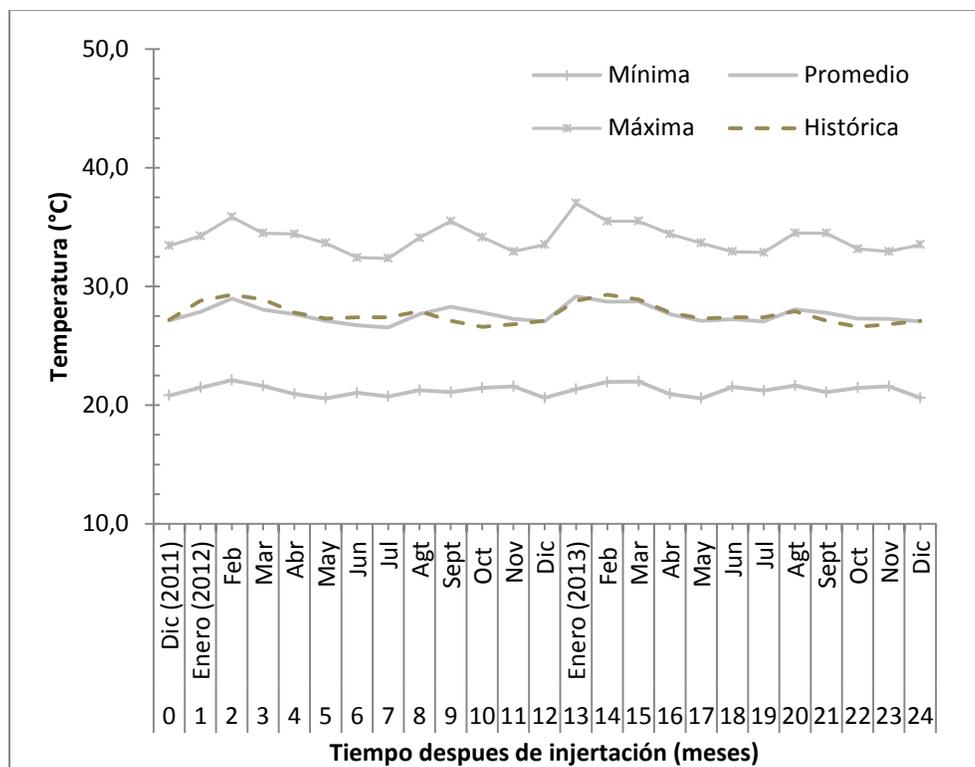


Figura 1-1. Temperatura ambiental durante la investigación y promedia histórica (1994-2005), en la Estación Agraria Cotové. Fuente: IDEAM. 2011-2013.

La precipitación mensual durante la investigación y promedia histórica en la Estación Agraria Cotové, se presenta en la Figura 1-2.

### 1.1.4 Material vegetal

*Theobroma cacao* L., es el componente agrícola principal del sistema de producción. Para el experimento se utilizó como patrón IMC-67, el cual se injertó con cuatro clones de cacao de alta productividad y adaptados a las condiciones del bs-T: ICS 95, TSH-565, CCN 51 e ICS 60. Por su parte, el maderable *Gmelina arborea* Roxb., fue el sombrío permanente que requiere el cacao.

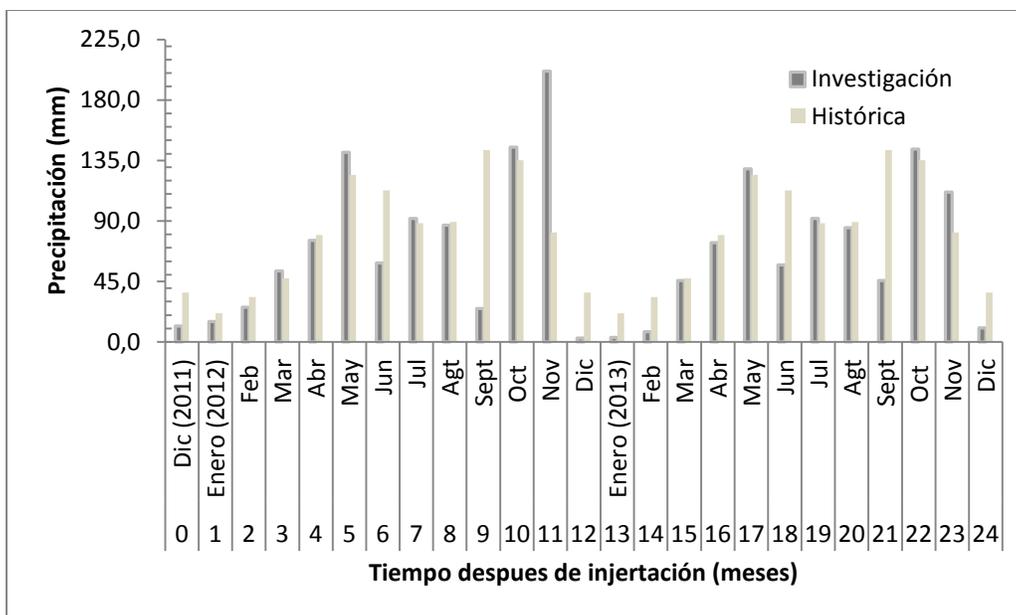


Figura 1-2. Precipitación mensual durante la investigación y promedia histórica (1990-2005) en la Estación Agraria Cotové. Fuente: IDEAM. 2011-2013.

### 1.1.5 Diseño experimental

Las evaluaciones se realizaron en dos lotes de producción de cacao, de la Estación Agraria Cotové. En el primero, denominado “*lote biomasa*” de 0,7 ha, se registraron variables de crecimiento y biomasa, mientras que en el segundo, denominado “*lote dosel*” de 4,3 ha, se registraron variables de crecimiento.

Tanto en el *lote biomasa*, como en el *lote dosel*; cada unidad experimental constó de 861 m<sup>2</sup> (21 m x 41 m), en la cual, se identificaron, cuatro plantas seleccionadas en zigzag y al azar por cada tratamiento, excluyendo los individuos situados en los bordes. La plantación de cacao fue establecida en triángulo de 3 x 3 m y el forestal distanciados en barreras a 21 m, bajo dos arreglos espaciales (Tabla 1-2), lo que generó Surcos: Sencillo (SSM) y Doble de Melina (SDM).

La formación del dosel del cacao, en el *lote biomasa*, se realizó mediante el manejo comercial o convencional, y en el *lote dosel*, la construcción de la arquitectura se realizó a través de dos estímulos de crecimiento: plagiotrópico y ortotrópico, conforme lo describen Ryugo (1993); Gil-Albert (1997); Gil (1999); Paredes (2004); Palencia y Galvis (2007) y Aranzazu (2012), así:

*Crecimiento plagiotrópico*: se realizó la poda del dosel del cacao, manteniendo en promedio, cinco ramas por árbol (Figura 1-3a), las que se seleccionaron por su vigor, distribución, formación a una altura y orientación conveniente en el árbol; con un ángulo de inserción con respecto a la horizontal, entre 30 y 60°. Las intervenciones fueron mínimas en la copa del árbol, asegurando un follaje abundante; además, se eliminaron brotes laterales (chupones) del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas.

*Crecimiento ortotrópico*: se realizó la poda de la copa del cacao, conservando en promedio, tres ramas por cada árbol (Figura 1-3b), elegidas por su vigor, distribución, formación a una altura y orientación conveniente en el árbol; con un ángulo de inserción con respecto a la horizontal, entre

60 y 90°; se suprimió chupones del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas, favoreciendo una copa ligera o menos frondosa.



Figura 1-3. Modelo de crecimiento plagiotrópico (a) y ortotrópico (b) del dosel del cacao.

Tabla 1-2. Arreglos espaciales de cacao y melina en la Estación Agraria Cotové.

Especie	Densidad de población (árboles/ha)	
<i>Theobroma cacao</i> L.	1.210	1.037
<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	168*	336**

\* Surco Sencillo de Melina, \*\* Surco Doble de Melina.

Para el cálculo de la edad de los injertos, expresados como tiempo térmico, dado en Grados Día de Desarrollo acumulados ( $GDD_{acum.}$ ), se siguió el método de onda senoidal, detallado previamente por Murray (2008); para el cual, se utilizó como temperatura base inferior y superior 18 y 30°C, respectivamente, sugeridas por ICCO (2013).

La información recolectada se analizó con el software estadístico SAS®, versión 9.2 (SAS. Institute Inc., 2003), donde se utilizó un diseño en bloques completos al azar con medidas repetidas en el tiempo y, cuatro repeticiones. La comparación de medias se realizó con la prueba Tukey, con un nivel de significancia de 0,05. También se realizó análisis de regresión múltiple, para las variables de crecimiento y biomasa.

### 1.1.6 Variables de evaluación

Se realizaron evaluaciones bimestrales, desde los ocho meses después de la injertación hasta finales de la fase vegetativa, de la siguiente manera:

Tanto en el *lote biomasa* como en el *lote dosel*, se registraron:

- ✓ Altura de la planta: desde el cuello de la raíz (superficie del suelo) hasta el ápice del tallo principal.
- ✓ Diámetro del injerto: a 0.1 m encima de la cicatriz del injerto.
- ✓ Ramificación: número de ramas principales, secundarias, terciarias y cuaternarias.

Debido a que en el *lote dosel* se tuvo restricción para cosechar los árboles de cacao y así determinar la biomasa, se realizó un análisis de regresión múltiple con la información del *lote biomasa* y con

las ecuaciones obtenidas, se procedió a estimar las variables de biomasa total y de cada órgano del *lote dosel*.

Para ello, en el *lote biomasa*, se cosecharon las plantas, con la precaución que, tanto la parte aérea (tallo, ramas y hojas) como la parte subterránea (sistema radical), tuviesen el menor daño.

Luego, se separaron los diferentes órganos de la planta, así:

- ✓ Raíces: se pesó en fresco tanto, las laterales y la principal y se tomó una muestra entre 50 y 150 g de cada una de ellas.
- ✓ Ramas: se pesó en fresco éste órgano y se tomó una muestra entre 50 y 100 g.
- ✓ Tallo: se cuantificó el peso fresco y se tomó una muestra entre 200 y 350 g.
- ✓ Hojas: se determinó el peso fresco y se tomó una muestra entre 50 y 100 g.

Las muestras de cada órgano se colocaron en una bolsa de papel y se llevaron al Laboratorio de Fisiología Vegetal de la Facultad de Ciencias Agrarias, Universidad Nacional de Colombia - Sede Medellín, donde se colocaron en la estufa de secado marca DiEs modelo TH3-84, a 70°C hasta llegar a peso constante; con lo cual se determinó la materia seca.

Luego de realizar los estímulos de crecimiento: plagiotrópico y ortotrópico, se cuantificó la biomasa podada; se pesó en fresco y se tomó una muestra entre 150 y 450 g, a las cuales se aplicó el procedimiento anteriormente descrito para determinar materia seca.

## 1.2 Resultados y discusión

### 1.2.1 Suelos

El suelo en el análisis del laboratorio (Tabla 1-1) se definió con textura franco arcillosa, pH neutro, sin problemas de acidez por aluminio y con buen contenido de bases intercambiables. Conforme a Gómez (2005) se identificaron deficiencias de B, Zn y Mn y algunos desbalances entre nutrientes, como en el caso de las relaciones K/Mg, Ca/Mg y Ca+Mg/K.

### 1.2.2 Clima

Durante la investigación, las temperaturas, mínima, promedia y máxima, fueron 21,2°C; 27,7 y 34,1°C, respectivamente. Sobresalieron tres “picos” de máxima temperatura en los meses de febrero (35,9°C) y septiembre (35,5°C) del 2012 y enero (37,0°C) del 2013 (Figura 1-1 y Tabla 1-3). Las temperaturas mínimas, exhibieron un comportamiento más constante. Mientras que, la temperatura promedia estuvo por encima de la histórica (1994-2005) durante siete de los veinticuatro meses de la investigación.

Como se aprecia en la Tabla 1-3, el termoperíodo de la plantación fluctuó entre 11,4°C y 15,7°C; los máximos termoperíodos se asociaron a los picos de máxima temperatura en los meses de febrero (13,8 °C) y septiembre (14,4 °C) de 2012 y enero (15,7 °C) de 2013. Igualmente, los mínimos termoperíodos se relacionaron con las mínimas temperaturas en junio (11,4 °C), julio (11,6 °C) y noviembre (11,4 °C), tanto del año 2012 como del 2013.

El tiempo térmico, también se asoció con los máximos termoperíodos. La mayor acumulación de Grados Días de Desarrollo ( $GDD_{acum.}$ ), se presentó en los meses de enero de 2013 (347  $GDD_{acum.}$ ), marzo del mismo año, y febrero de 2012, con 321 y 318  $GDD_{acum.}$ , respectivamente. Mientras que la menor acumulación de  $GDD_{acum.}$ , se presentó en los meses de junio (262  $GDD_{acum.}$ ), julio (265  $GDD_{acum.}$ ) y noviembre (278  $GDD_{acum.}$ ) tanto de 2012 como de 2013, lo cual coincidió con los mínimos termoperíodos (Tabla 1-3).

Tabla 1-3. Oscilación entre las temperaturas promedio, máxima diurna y mínima nocturna (termoperíodo), tiempo térmico y precipitación, durante la investigación en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Tiempo (mes)	Edad del Cacao		Termoperíodo (°C)	Temperatura		Precipitación (mm)
	Cronológica (*mdi)	Térmica (**GDD <sub>acum.</sub> )		Min. (°C)	Máx.	
Diciembre (2011)	0	283,1	12,6	20,8	33,4	11,8
Enero (2012)	1	588,9	12,8	21,5	34,2	15,1
Febrero	2	907,4	13,8	22,1	35,9	25,9
Marzo	3	1.219,0	12,9	21,6	34,5	52,8
Abril	4	1.509,5	13,5	21,0	34,4	75,6
Mayo	5	1.792,2	13,1	20,6	33,7	141,1
Junio	6	2.054,4	11,4	21,0	32,4	58,8
Julio	7	2.319,4	11,6	20,7	32,4	91,9
Agosto	8	2.619,4	12,9	21,3	34,1	86,8
Septiembre	9	2.928,1	14,4	21,1	35,5	24,8
Octubre	10	3.231,9	12,7	21,5	34,1	144,9
Noviembre	11	3.509,7	11,4	21,6	32,9	201,4
Diciembre	12	3.790,8	12,9	20,6	33,5	2,9
Enero (2013)	13	4.137,5	15,7	21,4	37,0	3,4
Febrero	14	4.437,7	13,5	22,0	35,5	7,6
Marzo	15	4.758,6	13,5	22,0	35,5	45,6
Abril	16	5.049,1	13,5	21,0	34,4	73,8
Mayo	17	5.331,7	13,1	20,6	33,7	128,9
Junio	18	5.607,3	11,4	21,5	32,9	57,3
Julio	19	5.886,6	11,6	21,2	32,9	91,9
Agosto	20	6.199,3	12,9	21,7	34,5	85,0
Septiembre	21	6.492,7	13,4	21,1	34,5	45,7
Octubre	22	6.781,8	11,7	21,5	33,2	143,4
Noviembre	23	7.059,6	11,4	21,6	32,9	111,4
Diciembre	24	7.340,6	12,9	20,6	33,5	10,4

\*mdi = meses después de injertación. \*\* GDD<sub>acum.</sub> = Grados Día de Desarrollo acumulados.

La precipitación (Figura 1-2 y Tabla 1-3) presentó registros más bajos que la promedia histórica (1990-2005) en dieciséis de los veinticuatro meses evaluados; con mayor diferencia en diciembre de 2011, junio, septiembre y diciembre de 2012 y en enero, febrero, junio, septiembre y diciembre del año 2013; en especial, diciembre de 2012, enero y febrero de 2013, fueron tres periodos muy secos, con meses con precipitaciones menores de 10 mm cada uno.

La precipitación acumulada durante la investigación fue 1.738,2 mm; de allí que, solo cuatro meses compensaron el requerimiento hídrico mensual aproximado del cultivo (mayo, octubre y noviembre de 2012 y, octubre de 2013), ocho cubrieron el 50% (abril, julio, agosto de 2012 y, abril, mayo, julio, agosto y noviembre de 2013) y los restantes meses, aportaron menos del 40%, que de acuerdo con Almeida *et al.* (1987); Leite y Valle (2000); Espinal *et al.* (2005); Rojas *et al.* (2009); Pinzón *et*

al. (2012) e ICCO (2013) la precipitación promedio anual para un adecuado desarrollo y buenas producciones del cultivo debe estar alrededor de 1.800 mm, bien distribuida a lo largo del año.

Se resalta que, la humedad relativa y la precipitación promedio anual de la Estación Agraria Cotové, tal como se describió anteriormente, fueron menores a los requerimientos del cacao (Barreiro y Páez, 1986; Espinal *et al.*, 2005; Valle, 2007; Rojas *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012; ICCO, 2013); adicional a que la precipitación promedio estuvo muy por debajo de la histórica, durante el periodo de la investigación se presentó un déficit hídrico de 1.862 mm con respecto a la demanda del cultivo.

### 1.2.3 Altura de la planta

Para la altura del cacao, se encontraron diferencias significativas en la interacción: manejo del dosel x arreglo espacial x edad del cacao (Tabla 1-4).

Tabla 1-4. Análisis de varianza de la altura de la planta y diámetro del injerto, en respuesta a distintos manejos del dosel de cacao, en el bs-T de la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Efecto	Altura de la planta	Diámetro del injerto
Manejo del dosel	0,483	0,602
Arreglo espacial	0,352	0,311
Manejo del dosel x Arreglo espacial	0,694	0,846
Edad del cacao	<,0001	<,0001*
Manejo del dosel x Edad del cacao	0,835	0,919
Arreglo espacial x Edad del cacao	0,120	0,210
Manejo del dosel x Arreglo espacial x Edad del cacao	0,047*	0,886

\* Diferencias significativa (P<0,05).

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para la interacción: manejo del dosel x arreglo espacial x edad del cacao, el crecimiento en altura fue gradual durante toda la fase vegetativa (Tabla 1-5). Sin embargo, para el manejo ortotrópico, ese crecimiento fue estadísticamente significativo hasta los 3.153,3 GDD<sub>acum.</sub>, y nuevamente se reactivó a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>

Mientras que en el manejo plagiotrópico en SSM, se observa un crecimiento significativo durante toda la fase vegetativa, en cambio, en el mismo manejo en SDM, el crecimiento solo fue significativo hasta los 3.153,3 GDD<sub>acum.</sub>, lo cual, coincide con las menores tasas de crecimiento de todo los tratamientos y edades (Tabla 1-6).

Esta respuesta, fue posiblemente como consecuencia de la escasa precipitación. En el tiempo térmico que se realizó la evaluación (3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>) fue un periodo seco en el que no se alcanzaron los 5 mm mensuales de precipitación; lo que generó un déficit hídrico en el cacao. Según Enríquez (2010) el requerimiento hídrico debe ser de, al menos, 100 mm de precipitación en un mes seco. Como consecuencia de esto, se disminuye la transpiración, la absorción de agua y la velocidad de translocación de nutrientes y asimilados, se reduce la turgencia necesaria para la elongación celular y el crecimiento de tejidos, lo que se refleja finalmente en menor altura, en la fase vegetativa.

Los resultados concuerdan con el trabajo de García (2014) el cual, encontró que en plantas de cacao de primer año de establecimiento bajo condiciones similares del bosque seco tropical, el déficit hídrico del suelo condujo a la disminución significativa del crecimiento y altura, lo que atribuyó a una afección en el movimiento estomático, transpiración y en la tasa fotosintética.

Tabla 1-5. Altura del cacao en respuesta a distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, bajo las condiciones del bs-T de la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Altura de la planta (cm)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	117,3±38,7a	110,0±28,4a	131,8±33,6a	112,3±9,9a
3.153,3 (Oct./2012)	147,5±33,6b	140,8±32,6b	159,8±43,4b	153,5±22,4b
3.621,0 (Dic./2012)	172,5±34,2c	150,0±29,7b	177,8±54,6b	168,3±11,5b
4.513,5 (Mar./2013)	220,3±55,4d	161,0±44,3b	210,8±53,9c	206,3±16,3c

Promedios ± desviación estándar. Las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Tabla 1-6. Velocidad de crecimiento en altura del cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, bajo las condiciones de la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Tasa de crecimiento de la altura del cacao (GDD <sub>acum.</sub> /cm)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
3.153,3 (Oct./2012)	0,044	0,044	0,041	0,060
3.621,0 (Dic./2012)	0,053	0,020	0,038	0,032
4.513,5 (Mar./2013)	0,054	0,012	0,037	0,043

SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

En SSM, el incremento en altura del cacao en todas las edades y manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel, fue mayor en comparación con el SDM (Tabla 1-5), debido al menor sombreado del forestal, generado por el SSM. Esto fue reportado por Baligar *et al.* (2005) en plantas de cacao en estados tempranos de desarrollo en condiciones controladas, las cuales incrementaron su crecimiento en altura, pasando entre 26,4 – 31,2 cm a 27,2 – 32,7 cm., en la medida que la radiación aumentó de 65 a 190  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

Las mayores alturas del cacao se encontraron entre 210 y 220 cm., en SSM; mientras que las menores estuvieron alrededor de 110 y 112 cm., en SDM, representadas en los últimos y primeros tiempos térmicos (edades), respectivamente (Tabla 1-5). Las máximas alturas correspondieron al 50% de los rangos promedios más bajos en plantaciones de cacao de esta edad; efecto que puede

atribuirse tanto al déficit hídrico, como al manejo plagiotrópico y ortotrópico del dosel (poda), tal como lo mencionan Wood y Lass (2001); Bartley (2005) y Niemenak *et al.* (2010), quienes resaltan que además de la poda; el grado de sombra y frecuencia de poda, pueden influir en la altura del cacao.

Por otra parte, a los 4.513 GDD<sub>acum.</sub>, el cacao plantado en SSM, exhibió una mayor altura, 210 y 220 cm., en comparación con 161 y 206 cm., registradas en poblaciones en SDM; esto podría deberse a un menor sombreado y una mejor distribución de la ramificación y mejor uso de la radiación, ya que, aunque el cacao es una especie tolerante a la sombra, el exceso también causa restricciones del crecimiento (Alvim, 1958; Muller y Biehl, 1993; Leite, 2006; Leite *et al.*, 2009; Enríquez, 2010; Leite *et al.*, 2010; Muller y Valle, 2012).

En cuanto al déficit hídrico, la precipitación acumulada durante la investigación fue 1.738,2 mm; es decir, menor al requerimiento del cacao, el cual debe estar entre 100 y 150 mm mensuales (Leite y Valle, 2000; Espinal *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012; ICCO, 2013) de allí que, solo cuatro meses compensaron el requerimiento hídrico mínimo mensual del cultivo (mayo, octubre y noviembre de 2012 y, octubre de 2013), ocho cubrieron el 50% (abril, julio, agosto de 2012 y, abril, mayo, julio, agosto y noviembre de 2013) y los restantes meses, aportaron menos del 40%.

Tampoco se contó con una buena distribución de la precipitación durante el ciclo; todo lo anterior conllevó a afectar la absorción de agua, nutrientes, procesos fisiológicos como asimilación de CO<sub>2</sub>, movimiento estomático, transpiración y fotosíntesis y, finalmente el crecimiento vegetativo, como lo describen Alvim (1977); Zuidema *et al.* (2005); Medrano *et al.* (2007); Tezara *et al.* (2009); Enríquez (2010) y López (2011) el cacao es extremadamente sensible (baja tolerancia) a las reducciones de humedad en el suelo, siendo el déficit hídrico el factor más limitante en el crecimiento del vegetal, en los desempeños transpiratorio y fotosintético, en el rendimiento y en la productividad.

#### **1.2.4 Diámetro del injerto**

El diámetro del injerto no presentó diferencias significativas por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico, ni por los arreglos espaciales y sus interacciones. Sin embargo, se encontraron diferencias estadísticas para la edad del cacao (Tabla 1-4); es decir, la respuesta para esta variable, fue distinta a medida que transcurrió la fase vegetativa, independientemente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para la edad del cacao, se encontró que el diámetro del injerto creció significativamente hasta los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub> (Tabla 1-7), posiblemente, como consecuencia del normal desarrollo del vegetal y a la precipitación de los dos meses previos, que sumaron 345 mm; no obstante, luego de este tiempo térmico no se encontraron diferencias estadísticas en su crecimiento; lo que coincidió con la más baja velocidad o tasa de crecimiento (Tabla 1-8).

Esto posiblemente, como producto de la época de verano, en la que la precipitación fue 45,6 mm mensuales, es decir, fue menor al 40% del requerimiento hídrico del cacao; el cual debe estar entre 100 y 150 mm mensuales (Leite y Valle, 2000; Espinal *et al.*, 2005; Rojas *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012; ICCO, 2013); además, previo a esta evaluación, se tuvieron precipitaciones menores de 10

mm mensuales, en cada uno de los tres meses inmediatamente anteriores (2,9 mm en diciembre de 2012; 3,4 en enero y 7,6 mm en febrero de 2013), lo que se reflejó en tasas de crecimiento negativas como evidencia de la deshidratación de tejidos; como lo mencionan Balasimha (1987); Orchard y Saltos (1988); Zuidema *et al.* (2005); Medrano *et al.* (2007); Tezara *et al.* (2009) y López (2011), el cacao es influenciado por un complejo de factores ambientales, particularmente la precipitación, por lo que esta especie vegetal presenta alta susceptibilidad a la deficiencia de agua; después de ocho semanas sin lluvias, el contenido de humedad del suelo disminuye y a las diez semanas los síntomas de estrés aparecen, lo que limita el crecimiento del vegetal.

Tabla 1-7. Efecto de la edad del cacao en el diámetro del injerto, bajo distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Diámetro del injerto (mm)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	13,1±4,8a	10,8±3,4a	14,4±5,4a	13,1±3,7a
3.153,3 (Oct./2012)	17,4±5,1b	16,8±4,4b	19,7±7,3b	18,9±3,7b
3.621,0 (Dic./2012)	22,5±5,5c	20,3±8,0c	25,8±11,6c	22,5±1,4c
4.513,5 (Mar./2013)	29,3±7,5c	19,3±14,2c	26,5±8,3c	21,5±12,9c

Promedios ± desviación estándar. Las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Tabla 1-8. Velocidad de crecimiento del diámetro del injerto de cacao, bajo distintos manejos del dosel y arreglos espaciales. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Tasa de crecimiento en el diámetro del injerto (GDD <sub>acum.</sub> /mm)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
3.153,3 (Oct./2012)	0,006	0,009	0,008	0,008
3.621,0 (Dic./2012)	0,011	0,008	0,013	0,008
4.513,5 (Mar./2013)	0,008	-0,001	0,001	-0,001

SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Similares resultados fueron reportados por García (2014) con plántulas de cacao de tres meses de injertación y en plantas de un año de establecidas en campo bajo condiciones del bosque seco tropical, luego de 60 días de déficit hídrico el crecimiento y diámetro del tallo disminuyeron significativamente en comparación con plantas cultivadas en humedad del suelo a capacidad de campo; dichos efectos fueron atribuidos a la disminución de la fotosíntesis y menor velocidad de translocación de asimilados por el déficit hídrico. De la misma manera lo concluyeron Cao *et al.* (2009) quienes indicaron que el crecimiento en el diámetro del tallo de cacao fue afectado negativamente, bajo periodos de sequía.

Además, esta respuesta del diámetro del tallo puede ser producto, posiblemente, por la pérdida de presión de turgencia celular, deshidratación del órgano, más no como disminución de su crecimiento, es decir una estrategia adaptativa para sobrellevar el estrés hídrico, asegurar la supervivencia de la especie, aumentar la disponibilidad de agua en otros órganos vegetales que sean

más prioritarios, tal como lo describen Almeida *et al.* (2002); Benavides (2002); Reigosa *et al.* (2004) y Medrano *et al.* (2007) debido a que el agua no siempre está disponible, las plantas por procesos de selección han desarrollado evolutivamente adaptaciones, mecanismos y respuestas bajo condiciones de estrés hídrico más o menos intenso.

Lo anterior, en búsqueda de la mayor eficiencia en el uso del agua, a través de ajuste osmótico y regulación estomática (Raja Harun y Hardwick, 1988a; Balasimha, 1988; Almeida *et al.*, 2002), modificaciones morfo-fisiológicas y disminución del área foliar (Orchard y Saltos, 1988; Benavides, 2002; Reigosa *et al.*, 2004), reducción de la asimilación neta y cambios en la distribución de carbono (Hutcheon, 1977; Deng *et al.*, 1989), menor floración y rendimiento (Sale, 1970; Khan *et al.*, 1988). No obstante, la escasa información encontrada al respecto, llevan a concluir que la investigación sobre las relaciones hídricas en cacao, aun es incipiente, concordando con lo reportado por Almeida *et al.* (2002) y Carr y Lockwood (2011).

Por otra parte, los mayores diámetros del injerto se encontraron entre 26,5 y 29,3 mm, mientras que los menores estuvieron en el orden de 10,8 y 13,1 mm, constituidos por las últimas y primeras edades del cacao, respectivamente (Tabla 1-7). Al igual que la altura, el mayor engrosamiento del diámetro del injerto se presentó en el manejo ortotrópico en SSM, con excepción de manejo plagiotrópico en SSM a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, aunque sin diferencias estadísticas.

## 1.2.5 Ramificación

En cuanto a los manejos del dosel, los arreglos espaciales y sus posibles interacciones, no se presentaron diferencias estadísticas en la cantidad de ramas primarias (Tabla 1-9). Sin embargo, con respecto a las secundarias, terciarias y cuaternarias, se exhibieron diferencias por efecto de la edad del cacao; además, en las ramas cuaternarias, se presentó diferencia debido al arreglo espacial.

Como se muestra en la Tabla 1-10, luego de realizar la prueba de comparación de medias de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para el efecto de la edad del cacao con relación a la cantidad de ramas secundarias, terciarias y cuaternarias, se encontraron diferencias significativas, en todos los casos a favor de 5.470, GDD<sub>acum.</sub>, con respecto al anterior tiempo térmico (4.645,3 GDD<sub>acum.</sub>). El número de ramas secundarias, terciarias y cuaternarias se incrementó en promedio 34,6; 28,8 y 66,7%, respectivamente; es decir, independientemente de los tratamientos, se presentó un crecimiento significativo en la cantidad de dichas ramificaciones, como era de esperarse, por el normal crecimiento vegetativo del cacao, siendo más marcado el porcentaje de aumento en las ramas cuaternarias.

También, esta respuesta puede estar influenciada por la disponibilidad de agua, ya que, en los 4.645,3 GDD<sub>acum.</sub>, apenas se iniciaba el invierno, y se llegaba de una época de verano, en la cual se tuvieron precipitaciones menores de 10 mm mensuales en cada uno de los tres meses inmediatamente anteriores, lo que pudo afectar el crecimiento de estos órganos. Mientras que, a los 5.470,1 GDD<sub>acum.</sub>, la precipitación acumulada que recibió el cultivo durante el periodo de invierno de los tres meses anteriores, superó los 248 mm; aunque es bajo en comparación con el requerimiento del cultivo, esta oferta hídrica, pudo desencadenar mejores crecimientos en las ramificaciones.

Tabla 1-9. Análisis de varianza sobre la ramificación de injertos de cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Efecto	Cantidad de ramas			
	Primarias	Secundarias	Terciarias	Cuaternarias
Manejo del dosel	0,448	0,083	0,806	0,196
Arreglo espacial	0,797	0,591	0,238	0,030*
Manejo del dosel x Arreglo espacial	0,448	0,672	0,673	0,590
Edad del cacao	0,337	<,0001*	0,0008*	0,0006*
Manejo del dosel x Edad del cacao	0,337	0,182	0,335	0,624
Arreglo espacial x Edad del cacao	0,337	0,389	0,368	0,827
Manejo del dosel x Arreglo espacial x Edad del cacao	0,337	0,515	0,710	0,702

\* Diferencias significativas (P<0,05).

Debido a que, la precipitación es uno de los factores ambientales que más influye en el crecimiento y desarrollo vegetativo del cacao; tal como lo mencionan Hutcheon (1977); Balasimha (1987); Orchard y Saltos (1988); Deng *et al.* (1989); Gonzáles (2008) y Tezara *et al.* (2009) el crecimiento del cacao está afectado por un conjunto de factores ambientales, particularmente la precipitación; puesto que esta especie es muy sensible a la sequía; el estrés hídrico afecta los más importantes determinantes fisiológicos del rendimiento como: arquitectura del dosel, área foliar, rendimiento fotosintético, transpiración, regulación estomática, uso eficiente del agua y asimilación neta de carbono, así como la distribución de fotoasimilados entre fuente y vertedero.

Además, Alvim (1981); Siqueira *et al.* (1987); Balasimha *et al.* (1991); Balasimha (1999); Gonzáles (2008) y Enríquez (2010) mencionan que la disponibilidad de agua y su distribución durante todo el año es el principal factor responsable de las diferencias productivas del cacao, como es evidente para el caso de la producción de mazorcas, las cuales sobresalen con dos picos de cosecha durante el año, coincidiendo con los meses posteriores a las altas precipitaciones.

Por su parte, las ramas secundarias presentaron mayores ramificaciones en manejo plagiotrópico, en SSM y SDM, tanto en 4.645,3 GDD<sub>acum.</sub>, como en 5.470,1 GDD<sub>acum.</sub>, en comparación con el manejo ortotrópico (Tabla 1-10); inverso a lo ocurrido para las ramas cuaternarias, en las cuales, se encontraron mayores ramificaciones en manejo ortotrópico, en SSM, en los dos tiempos térmicos, y las menores ramificaciones en SDM de ambos manejos. Mientras tanto, las ramificaciones terciarias, mostraron la mayor cantidad de ramas a los 4.645,3 GDD<sub>acum.</sub>, en el manejo plagiotrópico en SSM, y se invirtió la situación a los 5.470,1 GDD<sub>acum.</sub>, en este tiempo térmico, se observó una tendencia a mayor ramificación en manejo ortotrópico, aunque todo lo anterior sin diferencias significativas.

Tabla 1-10. Efecto de la edad del cacao sobre las ramificaciones, bajo distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Cantidad de ramas			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
	Secundarias			
4.645,3(Mar./2013)	23±4,4a	23±3,6a	19±6,8a	20±5,9a
5.470,1(Jun./2013)	37±10,3b	37±9,8b	25±5,7b	31±8,3b
	Terciarias			
4.645,3(Mar./2013)	49±27,1a	35±7,1a	43±16,3a	36±7,1a
5.470,1(Jun./2013)	57±15,9b	53±13,0b	61±12,3b	58±14,5b
	Cuaternarias			
4.645,3(Mar./2013)	6±6,1a	2±1,5a	11±5,8a	2±1,6a
5.470,1(Jun./2013)	17±11,3b	10±8,8b	22±7,2b	14±7,8b

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Con respecto al efecto del arreglo espacial sobre la cantidad de ramas cuaternarias, la comparación de medias de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) mostró que en SSM se presentó una mayor ramificación (Tabla 1-11), entre 6 y 22 ramas en comparación con 2 y 14 encontradas en SDM. Tal como se discutió previamente, en el caso de la altura del cacao, esto, posiblemente debido a que el vegetal en SSM, por tener menor sombreado, se favoreció el mayor desarrollo de ramas, o de crecimiento de órganos aéreos, similar a los resultados de Baligar *et al.* (2005) en plantas de cacao en estados tempranos de desarrollo.

Por otra parte, aunque sin diferencias estadísticas, se presentaron mayores cantidades de ramas cuaternarias en el manejo ortotrópico, entre 11 a 22, en comparación con el plagiotrópico, entre 6 a 17, tanto en SSM como en SDM, a excepción de este último a 4.645,3 GDD<sub>acum.</sub>, en donde solo se presentaron 2 ramas en ambos manejos del dosel (Tabla 1-11).

Tabla 1-11. Efecto del arreglo espacial de melina sobre la ramificación cuaternaria del cacao, bajo distintos manejos del dosel, en el bs-T. Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Arreglo espacial de Melina	Cantidad de ramas cuaternarias			
	Manejo plagiotrópico (GDD <sub>acum.</sub> )		Manejo ortotrópico (GDD <sub>acum.</sub> )	
	4.645,3	5.470,1	4.645,3	5.470,1
Surco Sencillo	6±6,1a	17±11,3a	11±5,8a	22±7,2a
Surco Doble	2±1,5b	10±8,8b	2±1,6b	14±7,8b

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey.

## 1.2.6 Biomasa y su distribución

Con la información obtenida en el *lote biomasa*, tanto de construcción de biomasa de cada órgano vegetal (raíces, tallo, ramas y hojas), como de crecimiento del cacao (altura de la planta, cantidad de ramas y diámetro del tallo), se determinó, a través de un análisis de regresión múltiple, las siguientes ecuaciones, las cuales se ajustaron mejor al modelo (rectilíneo, cuadrático o cúbico), para estimar la biomasa total y de cada órgano del *lote dosel*.

$$\text{Raíz principal} = 105,319 + 1,455 (x_1) - 12,870 (x_2) - 5,282 (x_3)$$

$$\text{Raíces laterales} = 100,418 - 0,545 (x_1) + 30,698 (x_2) + 0,525 (x_3)$$

$$\text{Tallo} = 36,037 + 3,579 (x_1) - 29,004 (x_2) - 13,863 (x_3)$$

$$\text{Ramas} = -29,627 + 0,013 (x_1) + 5,548 (x_2) + 4,539 (x_3)$$

$$\text{Hojas} = 42,347 - 0,619 (x_1) - 8,592 (x_2) + 9,967 (x_3)$$

$$\text{Biomasa total} = 254,545 + 3,884 (x_1) - 14,265 (x_2) - 4,114 (x_3)$$

En donde:  $x_1$  = altura de la planta del cacao,  $x_2$  = cantidad de ramas y,  $x_3$  = diámetro del injerto

Al analizar de manera independiente la evolución de la biomasa de cada órgano vegetal, se encontraron diferencias significativas, únicamente por efecto de la edad del cacao; mientras que el manejo del dosel, arreglo espacial y sus posibles interacciones no mostraron diferencias estadísticas (Tabla 1-12). Lo cual quiere decir, que la evolución en la acumulación de biomasa para cada uno de los órganos fue distinta a medida que transcurrió la fase vegetativa, independientemente de los tratamientos.

Por su parte, la biomasa total del árbol de cacao, presentó significancia estadística en la interacción: manejo del dosel x arreglo espacial x edad del cacao. Mientras que, la biomasa podada, únicamente presentó significancia estadística en la interacción: arreglo espacial x edad del cacao, y sin diferencia entre los manejos del dosel (Tabla 1-12).

### 1.2.6.1 Raíces

Tanto, las raíces principales como laterales, presentaron diferencias significativas entre las edades del vegetal (Tabla 1-12). Sin embargo, los manejos de la arquitectura del dosel, arreglo espacial y posibles interacciones no presentaron diferencias estadísticas; es decir, la respuesta de acumulación de biomasa en el sistema radical, fue diferente a medida que se desarrolló la fase vegetativa, independiente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para las edades del cacao, se encontró incremento en la acumulación de biomasa en la raíz principal a medida que transcurrió la

fase vegetativa; con excepción, a los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>, donde el crecimiento no fue significativo (Tabla 1-13). Esto posiblemente, como consecuencia de un tiempo seco, en el cual se tuvo una precipitación menor de 5 mm mensuales y aunque en el mes previo a la evaluación se contó con 201,4 mm, ésta no se distribuyó de manera uniforme; lo que se reflejó en un bajo crecimiento, y nuevamente reactivado a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, con el inicio del periodo lluvioso.

Tabla 1-12. Análisis de varianza para la acumulación de biomasa en cada órgano del árbol de cacao, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Efecto	Raíz principal	Raíces laterales	Tallo	Ramas	Hojas	Biomasa total	Biomasa podada
Manejo del dosel	0,271	0,117	0,269	0,743	0,571	0,404	0,980
Arreglo espacial	0,830	0,775	0,872	0,225	0,435	0,433	0,016
Manejo del dosel x Arreglo espacial	0,590	0,696	0,591	0,853	0,923	0,667	0,769
Edad del cacao	<,0001*	<,0001*	0,0003*	<,0001*	<,0001*	<,0001	<,0001
Manejo del dosel x Edad del cacao	0,770	0,888	0,784	0,901	0,900	0,780	0,651
Arreglo espacial x Edad del cacao	0,969	0,821	0,982	0,175	0,561	0,363	0,021*
Manejo del dosel x Arreglo espacial x Edad del cacao	0,333	0,199	0,305	0,851	0,827	0,046*	0,340

\* Diferencias significativa (P<0,05)

Tal como lo mencionan Alvim (1977); Medrano *et al.* (2007) y Enríquez (2010) quienes afirman que los procesos de crecimiento del cacao, la actividad de la RubisCo, acumulación de fotoasimilados en hojas y su transporte a las raíces, son afectados por la baja disponibilidad de agua y distribución de la precipitación, ya que esta especie es extremadamente sensible a las reducciones de humedad del suelo. Aunque por otra parte, Frimpong *et al.* (1996) reportan que plantas de cacao cuando son tolerantes al tiempo seco pueden presentar incremento en el peso seco de las raíces.

Durante el tiempo de la investigación, las mayores acumulaciones de biomasa en raíz principal fueron entre 243,3 y 269,2 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 171,5 y 179,2 g (Tabla 1-13). Igualmente, la mayor acumulación de biomasa se presentó con el manejo ortotrópico tanto en SSM como SDM, en comparación con el manejo plagiotrópico que presentó la menor acumulación en SDM, aunque sin diferencias estadísticas.

Por su parte, las raíces laterales según la prueba de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para la edad del cacao (Tabla 1-14) mostraron una respuesta inversa a la raíz principal; es decir, la acumulación de biomasa disminuyó significativamente a medida que transcurrió la fase vegetativa, con excepción a los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>, en los cuales, la acumulación no varió con respecto al anterior tiempo térmico (3.153,3 GDD<sub>acum.</sub>).

Tabla 1-13. Efecto de la edad del cacao en la acumulación de biomasa en raíz principal, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa en raíz principal (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	171,5±38,1a	179,2±37,7a	195,0±23,6a	180,1±6,8a
3.153,3 (Oct./2012)	195,7±28,1b	192,7±34,7b	208,1±29,9b	209,6±17,8b
3.621,0 (Dic./2012)	205,1±27,3b	187,4±13,6b	202,1±37,3b	209,0±18,3b
4.513,5 (Mar./2013)	239,1±62,0c	208,9±45,2c	243,3±68,6c	269,2±54,4c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Esta respuesta, inversa a la raíz principal podría atribuirse a que las raíces laterales, junto con los pelos absorbentes, son estructuras de vida corta, de continua renovación dada su función en la absorción de agua y nutrientes; en comparación con la raíz principal, que aunque tiene la mayor proporción de biomasa del sistema radical, su función más importante es brindar sostenimiento y anclaje a la planta, por lo cual tienden a acumular más biomasa (Fageria *et al.*, 2006). Además, esto puede ser una adaptación del vegetal al estrés por déficit hídrico, ya que en este periodo inició la época de verano, con precipitaciones menores a 5 mm mensuales.

Como lo reportan Kummerow *et al.* (1982); Medeiros *et al.* (1987); Silva y Kummerow (1998) y Muñoz y Beer (2001) el periodo promedio de vida funcional de las raíces finas es corto, entre 3 días con un rango de 1 a 10 días; pero, en compensación, tienen altas tasas de renovación y su crecimiento y distribución está estrechamente correlacionado con la frecuencia de la precipitación.

Asimismo, la mayor cantidad de raíces finas se concentra en los primeros 0,10 m de profundidad; donde el número de éstas es menor en meses secos y mayor en los más húmedos (Kummerow *et al.*, 1982; Leite y Cadima, 1991; Muñoz y Beer, 2001); en consecuencia, este incremento temporal de raíces finas parece ser parte normal del ciclo fenológico del cacao. No obstante, Moser *et al.* (2010) encontraron que en plantas de cacao en producción expuestas a déficit hídrico no disminuyeron significativamente la biomasa de las raíces finas, pero si la producción de grano.

Tabla 1-14. Efecto de la edad del cacao en la acumulación de biomasa en raíces laterales, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa en raíces laterales (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	127,8±32,7a	115,2±29,2a	97,6±15,6a	92,2±17,1a
3.153,3 (Oct./2012)	105,9±27,4b	101,6±30,3b	85,1±20,1b	72,7±23,8b
3.621,0 (Dic./2012)	95,0±31,4b	98,4±36,9b	78,5±24,5b	74,2±19,7b
4.513,5 (Mar./2013)	72,5±43,3c	91,8±40,8c	68,5±42,3c	53,0±13,4c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Igualmente, como lo describen Muñoz y Beer (2001) la renovación de raíces laterales (finas) puede contribuir de manera significativa en el reciclaje de nutrientes en sistemas agroforestales con cacao, donde la competencia por agua y nutrientes entre los árboles y el cultivo dependen del patrón temporal del crecimiento de las nuevas raíces finas, debido a que la capacidad del vegetal para absorber agua y nutrientes depende, entre otros factores, de la dinámica de estas raíces (tasas de mortalidad y nuevo crecimiento) así como su variación en el tiempo. A la par, las plantas de cacao, como muchas especies del trópico tienen fases alternadas de crecimiento de raíces y brotes (Taylor y Hadley, 1988; Beer *et al.*, 1990).

Las mayores acumulaciones de biomasa en raíces laterales fueron entre 115,2 y 127,8 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 53,0 y 68,5 g, durante el tiempo de la investigación (Tabla 1-14). Resultados similares los encontraron para raíces finas Kummerow *et al.* (1981); Kummerow *et al.* (1982) y Silva y Kummerow (1998), en cacao de once años de edad con diferentes especies arbóreas de sombrero.

Adicional, se presentó el mayor desarrollo de este órgano en manejo plagiotrópico, tanto en SSM como en SDM, en comparación con el manejo ortotrópico, en todos los tiempos térmicos. Además, el manejo plagiotrópico en SDM tuvo la mayor acumulación de biomasa en las raíces laterales, con 98,4 y 91,8 g en 3.621,0 y 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, respectivamente (Tabla 1-13); lo anterior es importante, teniendo en cuenta que este periodo corresponde a la época de verano, en la cual se tuvieron precipitaciones menores de 10 mm mensuales, durante tres meses consecutivos, lo que representó una respuesta adaptativa del vegetal al estrés por déficit hídrico.

### 1.2.6.2 Tallo

La acumulación de biomasa, en este órgano, presentó diferencias significativas entre las edades del vegetal. Sin embargo, los manejos de la arquitectura del dosel, los arreglos espaciales y sus posibles interacciones no presentaron diferencias (Tabla 1-12); es decir, la respuesta de crecimiento en la biomasa del tallo, fue diferente a medida que se desarrolló la fase vegetativa, independiente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para las edades del cacao, se encontró incremento en la acumulación de biomasa en el tallo, a medida que transcurrió la fase vegetativa; con excepción, a los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>, en el cual, la acumulación no fue significativa (Tabla 1-15); posiblemente, como consecuencia de un tiempo seco, en el cual se tuvo una precipitación menor de 5 mm mensuales y aunque en el mes previo a la evaluación se contó con 201,4 mm, ésta no se distribuyó de manera uniforme; lo que se reflejó en una pausa en el crecimiento de este órgano o menor acumulación de su biomasa, incluso por debajo del anterior tiempo térmico (3.153,3 GDD<sub>acum.</sub>), producto de la deshidratación del tallo, similar a lo que ocurrió con el diámetro del injerto en un periodo de verano de tres meses consecutivos.

Resultados similares fueron reportados por Cao *et al.* (2009) y García (2014) en plántulas y plantas de cacao establecidas bajo condiciones de déficit hídrico, el crecimiento del tallo disminuyó significativamente en comparación con plantas cultivadas en humedad del suelo a capacidad de campo; dichos efectos fueron atribuidos a la disminución de la fotosíntesis, transpiración y menor velocidad de translocación de asimilados.

Tabla 1-15. Efecto de la edad del cacao en la acumulación de biomasa en el tallo, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa en el tallo (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	194,7±88,8a	214,4±90,6a	249,4±54,8a	212,6±19,8a
3.153,3 (Oct./2012)	249,8±65,0b	242,2±81,7b	277,0±69,3b	280,2±40,1b
3.621,0 (Dic./2012)	268,5±61,4b	226,3±30,3b	257,1±89,8b	276,2±43,5b
4.513,5 (Mar./2013)	346,3±148,3c	280,1±116,2c	358,4±167,0c	425,0±145,1c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

También, la menor acumulación de biomasa del tallo en el periodo de sequía, puede ser producto posiblemente por la pérdida de presión de turgencia celular, deshidratación del órgano, más no como disminución de su crecimiento; es decir, una estrategia adaptativa para sobrellevar el estrés hídrico, asegurar la supervivencia de la especie, aumentar la disponibilidad de agua en otros órganos vegetales que sean más prioritarios como ramas, hojas y raíces, tal como lo describen Almeida *et al.* (2002); Benavides (2002); Reigosa *et al.* (2004); Medrano *et al.* (2007) y Cotta *et al.* (2008).

Debido a que el agua no siempre está disponible, las plantas por procesos de selección han desarrollado evolutivamente, adaptaciones, mecanismos y respuestas bajo condiciones de estrés hídrico más o menos intenso, buscando la mayor eficiencia en el uso del agua, a través de ajuste osmótico y regulación estomática (Raja Harun y Hardwick, 1988a; Balasimha, 1988; Almeida *et al.*, 2002), modificaciones morfo-fisiológicas (Orchard y Saltos, 1988; Benavides, 2002; Reigosa *et al.*, 2004), disminución de la asimilación neta y cambios en la distribución de carbono (Hutcheon, 1977; Deng *et al.*, 1989; García, 2014), menor floración y rendimiento (Sale, 1970; Khan *et al.*, 1988).

No obstante, Moser *et al.* (2010) encontraron que en plantas de cacao en etapa de producción y expuestas a déficit hídrico, no disminuyeron significativamente la biomasa del tallo, pero si la producción de grano.

Las mayores acumulaciones de biomasa en tallo se encontraron entre 358,4 y 425,0 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 194,7 y 212,6 g, durante el tiempo de la investigación (Tabla 1-15). Igualmente, el manejo ortotrópico en SSM, presentó la mayor acumulación de biomasa a los 2.462,1 GDD<sub>acum.</sub>, en las posteriores edades, la mayor acumulación se dio en el manejo ortotrópico en SDM, y la menor biomasa se presentó en el manejo plagiotrópico en este último arreglo espacial, aunque sin diferencias estadísticas.

### 1.2.6.3 Ramas

Este órgano vegetal, presentó diferencias significativas entre las edades del cacao. Sin embargo, los manejos de la arquitectura del dosel, arreglo espacial y posibles interacciones no presentaron diferencias (Tabla 1-12); es decir, la respuesta de acumulación de biomasa en las ramas, fue diferente a medida que se desarrolló la fase vegetativa, independiente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para las edades del cacao, se encontró incremento en la acumulación de biomasa en las ramas a medida que transcurrió la fase vegetativa; no obstante a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, este crecimiento no fue significativo (Tabla 1-16). Esto posiblemente, como consecuencia de un periodo seco, donde se tuvo una precipitación menor de 10 mm mensuales durante cada uno de los tres meses previos, lo que se reflejó en una menor acumulación de biomasa, incluso podría deberse a la deshidratación de dichos órganos.

Cabe resaltar que, a diferencia del tallo, los cuales presentaron menor acumulación de biomasa bajo condiciones iniciales de déficit hídrico, las ramas no mostraron este comportamiento al inicio del periodo seco, sino luego de transcurrido tres meses consecutivos de baja precipitación, lo cual muestra que en cacao la distribución de agua y asimilados es menos restringida a los órganos nuevos o de activo crecimiento, como la formación de nuevas ramas. De manera similar a lo descrito por Almeida *et al.* (2002); Benavides (2002); Reigosa *et al.* (2004); Medrano *et al.* (2007) y Cotta *et al.* (2008) las plantas generan una estrategia adaptativa para sobrellevar el estrés hídrico y aumentar la disponibilidad de agua en órganos vegetales más prioritarios como ramas, hojas y raíces.

Tabla 1-16. Efecto de la edad del cacao en la acumulación de biomasa en ramas, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa en ramas (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	46,5±20,3a	33,4±13,6a	48,7±25,1a	39,6±15,7a
3.153,3 (Oct./2012)	65,3±22,8b	60,7±17,6b	72,9±33,7b	66,4±15,0b
3.621,0 (Dic./2012)	88,8±23,1c	76,9±32,3c	100,7±53,4c	84,2±7,0c
4.513,5 (Mar./2013)	119,9±33,3c	72,3±63,4c	105,7±36,7c	80,5±58,1c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

De igual manera, el crecimiento no significativo de las ramas en el periodo de sequía, puede estar relacionado con la activación de los periodos de alternancia y quiescencia de las yemas apicales de las ramas debido al ciclo regular de acumulación y reducción de promotores de crecimiento y componentes inhibidores en la yema, específicamente ABA y citoquininas, así como lo reportan Alvim (1960); Alvim *et al.* (1974 a y b); Orchard *et al.* (1980); Orchard *et al.* (1981) y Abo-Hamed *et al.* (1981) la transición desde la inactividad del crecimiento apical de una rama al inicio de un nuevo ciclo de flujo ocurre después de bajar el déficit hídrico.

Las mayores acumulaciones de biomasa en ramas se encontraron entre 105,7 y 119,9 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 33,4 y 39,6 g, durante el tiempo de la investigación (Tabla 1-16). Igualmente, se presentaron las más altas acumulaciones de biomasa en el manejo ortotrópico en SSM para las tres primeras edades del cacao; pero, en la última, es decir a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, fue superada por el manejo plagiotrópico en SSM, y las menores acumulaciones se dieron en manejo plagiotrópico en SDM en todos los tiempos térmicos, aunque sin diferencias estadísticas.

### 1.2.6.4 Hojas

Este órgano vegetal, presentó diferencias significativas entre las edades del cacao. Sin embargo, los manejos de la arquitectura del dosel, arreglo espacial y posibles interacciones no presentaron diferencias (Tabla 1-12); es decir, la acumulación de biomasa en las hojas fue diferente a medida que se desarrolló la fase vegetativa, independiente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para las edades del cacao, se encontró incremento en la acumulación de biomasa en las hojas, a medida que transcurrió la fase vegetativa; no obstante, luego de los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>, el crecimiento no fue significativo (Tabla 1-17); posiblemente, como consecuencia de un mes seco, el cual no alcanzó a cubrir el 40% del requerimiento hídrico del cultivo, además del periodo de verano, donde se tuvo una precipitación menor de 5 mm mensuales, durante cada uno de los tres meses previos; ello se reflejó en una menor acumulación de biomasa en las hojas, incluso por debajo del anterior tiempo térmico (3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>), producto de la deshidratación del órgano, similar a lo ocurrido con el tallo, ramas y diámetro del injerto, en este mismo periodo de sequía.

Tal como se discutió anteriormente, el crecimiento del cacao es influenciado fuertemente por un complejo de factores ambientales, particularmente la precipitación, temperatura y el viento, en consecuencia el cultivo presenta baja tolerancia al déficit hídrico; los meses con menos de 100 mm afecta negativamente la arquitectura del dosel, brotación y peso seco de las hojas (Balasimha, 1987; Frimpong *et al.* 1996; Almeida y Valle, 2007; López, 2011; Araque *et al.*, 2012).

De la misma manera, se ha reportado que los flujos de crecimiento del cacao, especialmente la emisión de hojas se inactivan con periodos de sequía y comienzan nuevamente luego de las primeras lluvias (Sale, 1968; Alvim, 1977; Alvim *et al.*, 1974a; Almeida *et al.*, 1987). No obstante, Moser *et al.* (2010) reportaron que cacao en fase de producción, las hojas expuestas a déficit hídrico, no mostraron disminuciones significativas en la biomasa; pero, si redujo significativamente la producción de grano.

Además, la acumulación no significativa de biomasa en hojas a los 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, puede también deberse a la abscisión de estos órganos, producto del déficit hídrico, como lo describen Alvim y Alvim (1978); Habib-Ur-Rehman y Muhammad (2005); Medrano *et al.* (2007); Almeida y Valle (2010) y Araque *et al.* (2012) la escasez de agua en el suelo, la alta temperatura y alta radiación causan una intensa caída de hojas del tercio medio y superior del dosel del cacao.

Bajo estas condiciones, los anteriores investigadores, mencionan que se presenta cierre estomático, disminuye la asimilación de CO<sub>2</sub> y transpiración, lo que produce una acumulación excesiva de los intermediarios de la cadena de transporte de electrones, ocasionando exceso de excitación de los centros de reacción de las clorofilas, fotoinhibición y fotooxidación; lo cual hace conveniente limitar la captación de energía radiante y/o disipar el excedente a través de la presencia de estructuras reflectoras, capas de ceras, cambio de posición de las hojas y un mecanismo adicional para cumplir el mismo efecto es la caída total o parcial de las hojas durante el periodo seco, de tal manera que se reduzca la pérdida de agua por la planta como una adaptación a condiciones adversas de radiación y agua.

Las mayores acumulaciones de biomasa en hojas se encontraron entre 171,9 y 176,1 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 62,8 y 76,4 g, durante el tiempo de la investigación (Tabla 1-17). Igualmente, las más altas acumulaciones de biomasa se presentaron con el manejo ortotrópico tanto en SSM como SDM, a excepción de la última edad del cultivo (4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>), en la cual,

se presentó la mayor acumulación en el manejo plagiotrópico e igualmente en este manejo se dieron las menores acumulaciones en SDM en todas las edades del cultivo.

Tabla 1-17. Efecto de la edad del cacao en la acumulación de biomasa en hojas, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa en hojas (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	76,4±28,7a	62,8±28,2a	87,5±35,2a	90,6±35,3a
3.153,3 (Oct./2012)	103,3±33,1b	102,9±31,7b	122,4±48,5b	122,6±28,4b
3.621,0 (Dic./2012)	138,7±38,5c	132,4±71,0c	171,9±87,2c	146,9±9,6c
4.513,5 (Mar./2013)	176,1±52,3c	115,2±123,4c	156,2±69,8c	114,2±124,4c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

### 1.2.6.5 Acumulación y distribución de biomasa total

La acumulación de biomasa total presentó diferencias significativas para la interacción: manejo del dosel x arreglo espacial x edad del cacao (Tabla 1-12).

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para dicha interacción, se encontró que las diferencias se debieron principalmente a la edad del cacao. Para todos los tratamientos se presentó incremento en la acumulación de biomasa total a medida que transcurrió la fase vegetativa (Tabla 1-18), con excepción, a los 3.621,0 GDD<sub>acum.</sub>, cuyos crecimientos no fueron significativos. Posiblemente, como consecuencia de un mes seco, el cual no alcanzó a cubrir el 40% del requerimiento hídrico del cultivo, y aunque en el mes previo a la evaluación se contó con 201,4 mm, ésta no se distribuyó de manera uniforme; lo que se reflejó en una menor acumulación de biomasa total.

Como se discutió anteriormente para cada uno de los órganos vegetales, los factores ambientales presentaron una fuerte influencia sobre el crecimiento y desarrollo del cacao, especialmente en esta investigación se marca la escasa precipitación que generó un déficit hídrico, el cual afectó negativamente la acumulación de biomasa total. Igual a lo concluido por Vose (1984); Baligar y Fageria (1997) y Baligar *et al.* (2005) en cacao, el crecimiento y desarrollo de esta especie son profundamente influenciados por un complejo de determinantes genéticos, fisiológicos y morfológicos y sus interacciones con las variables ambientales, los cuales afectan intensamente la habilidad del cacao para absorber, transportar y utilizar agua y nutrientes.

Además, esta respuesta puede deberse a los flujos de crecimiento endógenos del cacao, los que están sincronizados y correlacionados, alrededor del 80% con factores climáticos entre ellos, la alternancia de periodos secos y lluviosos, lo que disminuye significativamente la fotosíntesis neta y el crecimiento y desarrollo de nuevos flujos vegetativos, como lo describen Greathouse *et al.* (1971); Orchard *et al.* (1980); Almeida *et al.* (1987); Carr y Lockwood (2011) y García (2014).

Tabla 1-18. Acumulación de biomasa total, en respuesta a distintos manejos del dosel, arreglos espaciales y edades del cacao en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Acumulación de biomasa total (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
2.462,1 (Ago./2012)	616,9±137,2a	605,2±108,2a	678,3±109,6a	615,2±26,2a
3.153,3 (Oct./2012)	720,1±113,8b	700,2±117,6b	765,5±140,7b	751,7±76,5b
3.621,0 (Dic./2012)	796,2±116,9b	721,6±93,2b	810,4±170,9bc	790,7±45,9b
4.513,5 (Mar./2013)	954,0±198,9c	768,6±134,6b	932,2±197,9c	942,1±48,4c

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

También, el aumento de temperatura incide sobre el turgor celular, expansión foliar, absorción de nutrientes, producción de MS, crecimiento y desarrollo aéreo y radical de la planta, reducción de la fotosíntesis neta asociada a alteración del PSII y daño en la membrana tilacoidal, aunque en gran medida la fase reproductiva es más sensible que la vegetativa para el caso de tomate en invernadero, como lo reportan Camejo *et al.* (2005) y Pascale y Stanghellini (2011). Mientras que en cacao, la temperatura promedio para el adecuado desarrollo del cultivo, de acuerdo con Pinzón *et al.* (2012) e ICCO (2013) se encuentra entre 24 - 28°C; en la presente investigación, la máxima promedia (34,1°C) superó este rango en más de 6°C.

Durante el tiempo de la investigación, las mayores acumulaciones de biomasa total se encontraron entre 942,1 y 954,0 g, mientras que las menores estuvieron alrededor de 605,2 y 615,2 g (Tabla 1-18). Además, las más altas acumulaciones de biomasa total en cada edad del cacao se presentaron en SSM en los dos manejos del dosel, a excepción de 4.513,5 GDD acum., en el manejo ortotrópico, aunque sin diferencias estadísticas.

Como se muestra en la Tabla 1-19, en la distribución de la biomasa, tanto en el manejo plagiotrópico como ortotrópico del dosel, el sistema radical fue en promedio la principal fuente de acumulación de biomasa de toda la planta (39,5%), seguido por el tallo (35,6%) y en menor proporción hojas (15,5%) y ramas (9,3%); lo cual, evidencia que en la fase vegetativa del cacao, la construcción de biomasa se centra en los órganos de anclaje y sostenimiento, con el 71% de la biomasa acumulada entre raíces y tallo.

Estos resultados fueron divergentes a los encontrados por Cotta *et al.* (2008) quienes reportaron que en cacao de seis años, la MS se concentró principalmente en las ramas (40,9%), seguida por hojas (19,6%), raíces laterales (15,7%), raíz pivotante (12,9%) y tallo (11,8%); posiblemente debido al manejo y las condiciones ambientales diferentes de Brasil, especialmente la influencia del clima cálido húmedo. Igualmente, siguiendo el mismo orden, aunque con porcentajes diferentes, Teixeira *et al.* (1994) observaron que la distribución de MS fue mayor en la copa (66%), seguido del sistema radical 18% y tallo 16%.

Mientras que en cacaotales de 15 años de establecidos, se presentó menor porcentaje de MS en hojas y raíces, en cambio aumentó el porcentaje en el tallo (Cotta *et al.*, 2008); lo que comprueba que en los primeros años ocurre mayor acumulación de MS en las raíces. También cabe resaltar que los porcentajes de MS de las ramas y hojas obtenidos en la presente investigación, pueden diferir a lo reportado en trabajos anteriores, por efecto de los tratamientos de manejos del dosel (podas).

Tabla 1-19. Distribución porcentual de biomasa en cada órgano del cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Biomasa (%) en el manejo plagiotrópico del dosel								
Órgano vegetal	Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> ) y Arreglo espacial*							
	2.462,1		3.153,3		3.621,0		4.513,5	
	SSM	SDM	SSM	SDM	SSM	SDM	SSM	SDM
<i>Parte aérea</i>								
Hojas	12,4	10,4	14,3	14,7	17,4	18,4	18,5	15,0
Tallo	31,6	35,4	34,7	34,6	33,7	31,4	36,3	36,5
Ramas	7,5	5,5	9,1	8,7	11,2	10,7	12,6	9,4
Subtotal	51,5	51,3	58,1	58,0	62,3	60,4	67,3	60,9
<i>Parte subterránea</i>								
Raíz principal	27,8	29,6	27,2	27,5	25,8	26,0	25,1	27,2
Raíces laterales	20,7	19,0	14,7	14,5	11,9	13,6	7,6	12,0
Subtotal	48,5	48,7	41,9	42,0	37,7	39,6	32,7	39,1
Biomasa (%) en el manejo ortotrópico del dosel								
Órgano vegetal	Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> ) y Arreglo espacial*							
	2.462,1		3.153,3		3.621,0		4.513,5	
	SSM	SDM	SSM	SDM	SSM	SDM	SSM	SDM
<i>Parte aérea</i>								
Hojas	12,9	14,7	16,0	16,3	21,2	18,6	16,8	12,1
Tallo	36,8	34,6	36,2	37,3	31,7	34,9	38,5	45,1
Ramas	7,2	6,4	9,5	8,8	12,4	10,6	11,3	8,5
Subtotal	56,9	55,7	61,7	62,4	65,4	64,2	66,5	65,8
<i>Parte subterránea</i>								
Raíz principal	28,8	29,3	27,2	27,9	24,9	26,4	26,1	28,6
Raíces laterales	14,4	15,0	11,1	9,7	9,7	9,4	7,4	5,6
Subtotal	43,1	44,3	38,3	37,6	34,6	35,8	33,5	34,2

\*Arreglo espacial: SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

Por otra parte, debido a las condiciones de escasa precipitación durante la investigación, la distribución de biomasa también puede cambiar, tal como lo discutió García (2014) en su trabajo con plántulas de cacao, la acumulación y distribución de MS tanto en hojas, tallos y raíces disminuyó significativamente bajo condiciones de sequía prolongada (60 días); lo cual atribuyo a que el déficit hídrico alteró el intercambio de gases, con el cierre estomático, disminución de la fotosíntesis neta, turgencia celular necesaria para la elongación de los tejidos, lo que afectó directamente la asignación de MS entre las diversas estructuras de la planta.

Mostrando como prioridad para la distribución de MS, las hojas con 42 a 45%, seguido por las raíces entre 31 y 33% y los tallos entre 21 y 25% del peso seco total; resultados diferentes a los encontrados en el presente estudio, quizás por el periodo de sequía más extenso (> 90 días) y diferente avance en el estado de desarrollo vegetativo. No obstante, el porcentaje de biomasa radical se encuentra en el rango promedio (11 a 54%) para especies tropicales, de acuerdo a lo mencionado por Orrego *et al.* (2003).

La distribución porcentual de la biomasa de las hojas y ramas se incrementó en la medida que transcurrió la fase vegetativa del cacao, y en consecuencia, presentó una reducción porcentual para

los demás órganos. De tal manera que las hojas en promedio acumularon 12,6%; 15,4; 18,9 y 15,6% de biomasa a los 2.462,1; 3.153,3; 3.621,0 y 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, respectivamente.

Igualmente, las ramas presentaron similar comportamiento, con la acumulación en biomasa de 6,7%; 9,0; 11,2 y 10,5% en los mismos GDD<sub>acum.</sub>. Mientras que las raíces laterales perdieron porcentaje de acumulación de biomasa a medida que transcurrió el crecimiento del cacao, al descender de 17,3% a 12,5; 11,1 y 8,1% de biomasa, entre los 2.462,1; 3.153,3; 3.621,0 y 4.513,5 GDD<sub>acum.</sub>, respectivamente.

Por su parte, de manera general la raíz principal y el tallo permanecieron relativamente constantes, con 28,9%; 27,4; 25,8 y 26,7% de biomasa de la raíz principal, y la acumulación en el tallo fue 34,6%; 35,7 y 33,0% en las tres primeras edades y presentó un aumento al final de la fase vegetativa (39,2%).

Este comportamiento posiblemente, es debido a la dinámica natural del crecimiento vegetal; en la cual, primero se establece el sistema radical, a través de la formación de los pelos absorbentes y crecimiento horizontal de raíces, con el fin de dar anclaje a la planta y absorber agua y nutrientes; luego, el desarrollo de la parte aérea; tallo, ramas y hojas, los cuales, incrementaron el porcentaje de su biomasa con el objetivo de aumentar la síntesis de fotoasimilados, y generar a su vez, mayor crecimiento y desarrollo vegetal, lo que concuerda con los estadios fenológicos del cacao descritos por Niemenak *et al.* (2010).

De la misma manera lo describen Schumacher (1996) y Cotta *et al.* (2008) durante la fase inicial de desarrollo del árbol, gran parte de los carbohidratos es direccionado a la producción de raíces y copa (hojas y ramas), con el paso del tiempo, la producción de biomasa del tallo aumenta y la copa disminuye gradualmente. Similar a lo reportado por Teixeira *et al.* (1994) y Cotta *et al.* (2008) y discutido anteriormente para la mayor acumulación de MS en copa y raíces, incluso este comportamiento ha sido observado en especies forestales como caucho y eucalipto (Teixeira *et al.*, 1994; Ladeira *et al.*, 2001).

Por su parte las raíces laterales disminuyeron su porcentaje de acumulación de biomasa posiblemente debido a que, junto con los pelos absorbentes son estructuras de vida corta, es decir se encuentran constantemente en renovación, dado que están involucrados en la absorción de agua y nutrientes, y quizás ese continuo cambio les haga perder parte de su biomasa, tal como se discutió previamente, este comportamiento también puede ser una respuesta del vegetal al estrés por déficit hídrico, debido al periodo de sequía presente durante la investigación.

Estos resultados son similares a lo mencionado por Kummerow *et al.* (1982); Medeiros *et al.* (1987); Silva y Kummerow (1998) y Muñoz y Beer (2001), quienes encontraron que, el periodo promedio de vida funcional de las raíces finas es corto, entre 3 días con un rango de 1 a 10 días; pero, en compensación, tienen altas tasas de renovación y su crecimiento y distribución está estrechamente correlacionado con la frecuencia de la precipitación; igualmente, el número de éstas es menor en meses secos y mayor en meses más húmedos (Kummerow *et al.*, 1982; Leite y Cadima, 1991; Muñoz y Beer, 2001).

Para el caso de la raíz principal y tallo, cuyos porcentajes de biomasa acumulada permanecieron relativamente constantes, tal vez relacionado con sus funciones principales de anclaje, almacenamiento de fotoasimilados y sostenimiento del vegetal. No obstante, en la última edad del cacao se incrementó el porcentaje de biomasa en el tallo; probablemente, debido a las mayores reservas de fotoasimilados resultantes de la más robusta maquinaria fotosintética formada en el transcurso de toda la etapa de desarrollo vegetativa, tal como lo describen Sleight *et al.* (1984) y

Niemenak *et al.* (2010), el crecimiento del tallo logra su fase de máximo tamaño y maduración fisiológica cuando los meristemos apicales detienen su crecimiento al finalizar la fase vegetativa.

### 1.2.6.6 Biomasa podada

La biomasa podada presentó diferencias significativas para la interacción: arreglo espacial x edad del cacao (Tabla 1-12).

Al realizar la prueba de comparación de medias de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para dicha interacción, se encontró que las diferencias estuvieron marcadas por la edad del cacao más que por el arreglo espacial; en consecuencia, la mayor biomasa podada se presentó a los 7.241,8 GDD<sub>acum.</sub>, la cual sobrepasó en más de dos veces la cantidad del anterior tiempo térmico (Tabla 1-20), posiblemente, producto del crecimiento vegetativo del cacao.

Tabla 1-20. Biomasa podada del cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Biomasa podada (g)			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
6.116,9 (Ago./2013)	626,9±239,4a	480,1±270,1a	552,5±84,8a	490,9±259,5a
7.241,8 (Dic./2013)	1.284,6±450,6b	892,1±282,8b	1.426,3±222,6b	824,5±196,6b

Promedios ± desviación estándar. Para todos los casos, las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

La más alta biomasa podada alcanzó los 1.284 y 1.426 g, a 7.241,8 GDD acum., y la menor estuvo alrededor de 480 y 490 g, en 6.116,9 GDD<sub>acum.</sub>, estas diferencias significativas son debidas al desarrollo del vegetal. Con respecto a los arreglos espaciales, en cada tiempo térmico presentaron mayor biomasa podada en SSM en comparación con SDM; lógicamente por la mayor cantidad de individuos por área, aunque estas diferencias no fueron significativas estadísticamente, incluso, no se presentaron grandes variaciones en la inversión de jornales para la labor de manejo del dosel.

No obstante, se incluyó en el presente trabajo para conocimiento de la cantidad de biomasa retirada del cultivo, debido a que la biomasa podada hace parte de la acumulación de biomasa para el caso de tejidos aéreos que conforman el dosel o copa del árbol como es el caso de ramas y hojas; lo cual puede influir en el porcentaje de acumulación y distribución de MS en los diferentes órganos de la planta.

## 1.3 Conclusiones

Los resultados mostraron grandes similitudes en el crecimiento del cacao en fase vegetativa, por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en los dos arreglos espaciales, en el bosque seco tropical; esto quiere decir que bajo las condiciones del estudio, cualquiera de las dos estrategias de manejo puede ser seleccionada para un adecuado crecimiento con la finalidad de obtener cacaotales para altos rendimientos.

El cacao bajo las dos formaciones del dosel en condiciones del bosque seco tropical alcanzó al finalizar la fase vegetativa una altura entre 210 y 220 cm, el diámetro del injerto duplicó su crecimiento, pasando de 10,8 – 13,1mm a 26,5 – 29,3mm; mientras que la cantidad de ramas secundarias, terciarias y cuaternarias se incrementaron en 34,6%; 28,8 y 66,7% respectivamente.

La acumulación de biomasa total superó los 950,0 g., siendo el sistema radical la principal fuente de acumulación con 39,5%, seguido por el tallo 35,6% y en menores proporciones, hojas 15,5% y ramas 9,3%; lo cual evidencia que en la fase vegetativa del cacao, la construcción de biomasa se centra en los órganos de anclaje y sostenimiento con el 71% de biomasa acumulada entre raíces y tallo.

La escasa precipitación presentada durante este trabajo generó déficit hídrico para el cultivo, lo que tuvo un fuerte efecto en la reducción del crecimiento del cacao en su fase vegetativa, tal como se evidenció en todas las variables evaluadas.

# Capítulo 2. Intercambio de gases del cacao, bajo los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en el bosque seco tropical

## 2.1 Materiales y métodos

### 2.1.1 Localización

La investigación se realizó en la Estación Agraria Cotové, de la Universidad Nacional de Colombia – Sede Medellín; ubicada en la vereda El Espinal, municipio Santafé de Antioquia, localizada geográficamente a 6° 33' 32" N y 77° 04' 51" O, a una altitud de 560 m, 60% de humedad relativa, temperatura promedio de 27°C y, precipitación anual de 1.031 mm (Barreiro y Páez, 1986); éstas características clasifican la zona de vida como bosque seco Tropical (bs-T) según Holdridge (1978).

### 2.1.2 Suelos

En la Tabla 2-1, se muestra el análisis químico de los suelos de la plantación.

Tabla 2-1. Características químicas del suelo donde está plantado el sistema productivo del cacao, en la Estación Agraria Cotové.

Textura	pH			MO (%)	Al (cmol kg <sup>-1</sup> )	CE (dS m <sup>-1</sup> )	CICE (cmol kg <sup>-1</sup> )					
FAr	6,9			5,4	0,0	0,30	25,79					
Bases Intercambiables (cmol kg <sup>-1</sup> )				Microelementos (mg kg <sup>-1</sup> )							P	S
Ca	Mg	K	Na	Mn	Fe	Zn	Cu	B	(mg kg <sup>-1</sup> )			
16,54	9,59	0,40	0,20	1,7	12	1,5	2,8	0,34	29,4	4,4		

Métodos de análisis, textura: Bouyoucos; pH: Potenciómetro, relación suelo-agua 1:25, M.O: Walkley-Black modificado, P: Bray II, S y B: Fosfato monocálcico, Al: extracción con KCl 1N, Bases de intercambio: Acetato de amonio, Microelementos: Olsen modificado. Fuente: Laboratorio de suelos CORPOICA 2010.

### 2.1.3 Clima

La temperatura ambiental durante la investigación y promedia histórica de la Estación Agraria Cotové, se muestra en la Figura 2-1.

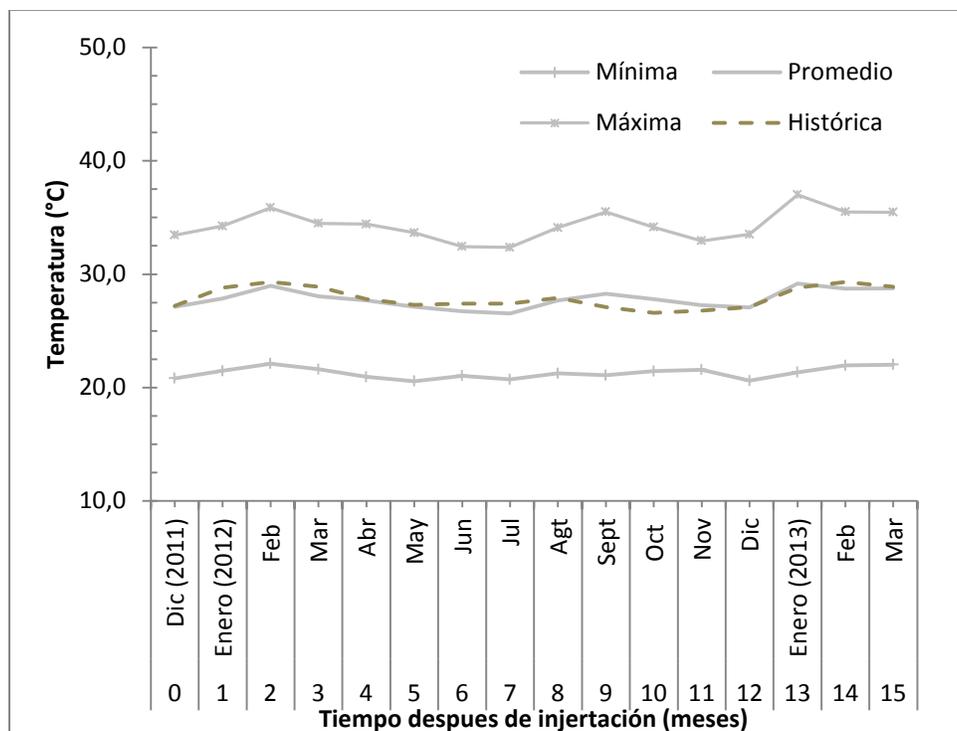


Figura 2-1. Temperatura ambiental durante la investigación y promedio histórico (1994-2005) en la Estación Agraria Cotové. Fuente: IDEAM. 2011-2013.

La precipitación mensual durante la investigación y promedia histórica en la Estación Agraria Cotové, se presenta en la Figura 2-2.

### 2.1.4 Material vegetal

*Theobroma cacao* L., es el componente agrícola principal del sistema de producción. Para el experimento se utilizó como patrón IMC-67, el cual se injertó con cuatro clones de cacao de alta productividad y adaptados a las condiciones del bs-T: ICS 95, TSH-565, CCN 51 e ICS 60. Por su parte, el maderable *Gmelina arborea* Roxb., generó el sombrío permanente que requiere el cacao.

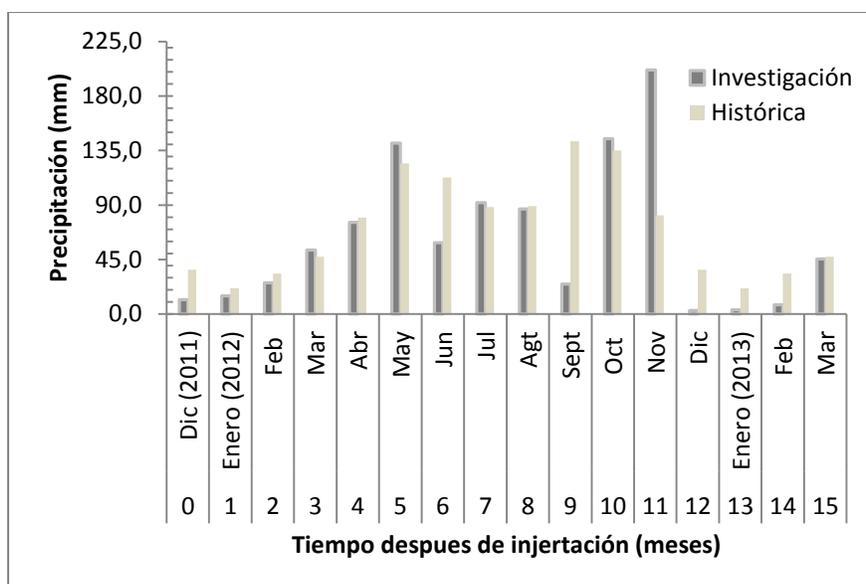


Figura 2-2. Precipitación mensual durante la investigación y promedia histórica (1990-2005) en la Estación Agraria Cotové. Fuente: IDEAM. 2011-2013.

## 2.1.5 Diseño experimental

Las evaluaciones se realizaron en el lote de producción de cacao, de la Estación Agraria Cotové, denominado “lote dosel” de 4,3 ha. Cada unidad experimental constó de 860 m<sup>2</sup> (21 m x 41 m), en la cual, se identificaron, cuatro plantas seleccionadas en zigzag y al azar por cada tratamiento, excluyendo los individuos situados en los bordes. El sistema de producción fue establecido en bloques completos al azar, bajo un arreglo espacial en triangulo de 3 x 3 m; con el forestal distanciado en barreras a 21 m, bajo dos arreglos espaciales (Tabla 2-2), lo que generó Surcos: Sencillo (SSM) y Doble de Melina (SDM).

Tabla 2-2. Distribución espacial de cacao y melina en la Estación Agraria Cotové.

Especie	Densidad de población (árboles/ha)	
<i>Theobroma cacao</i> L.	1.210	1.037
<i>Gmelina arborea</i> Roxb.	168*	336**

\* Surco Sencillo de Melina, \*\* Surco Doble de Melina

La formación del dosel del cacao se realizó a través de dos estímulos de crecimiento: plagiotrópico y ortotrópico, conforme lo describen Ryugo (1993); Gil-Albert (1997); Gil (1999); Paredes (2004); Palencia y Galvis (2007) y Aranzazu (2012), así:

*Crecimiento plagiotrópico:* se realizó la poda del dosel del cacao, manteniendo en promedio, cinco ramas por árbol (Figura 2-3a), las que se seleccionaron por su vigor, distribución, formación a una altura y orientación conveniente en el árbol; con un ángulo de inserción con respecto a la horizontal, entre 30 y 60°. Las intervenciones fueron mínimas en la copa del árbol, asegurando un follaje abundante; además, se eliminaron brotes laterales (chupones) del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas.

*Crecimiento ortotrópico*: se realizó la poda de la copa del cacao, conservando en promedio, tres ramas por cada árbol (Figura 2-3b), elegidas por su vigor, distribución, formación a una altura y orientación conveniente en el árbol; con un ángulo de inserción con respecto a la horizontal, entre 60 y 90°; se suprimió chupones del patrón, ramas entrecruzadas, enfermas o demasiado juntas, favoreciendo una copa ligera o menos frondosa.



Figura 2-3. Modelo de crecimiento plagiotrópico (a) y ortotrópico (b) del dosel del cacao.

Para el cálculo de la edad de los injertos, expresados como tiempo térmico, dado en Grados Día de Desarrollo acumulados ( $GDD_{acum.}$ ), se siguió el método de onda senoidal, detallado previamente por Murray (2008); para el cual, se utilizó como temperatura base inferior y superior 18 y 30°C, respectivamente, sugeridas por ICCO (2013).

La información recolectada se analizó con el software estadístico SAS®, versión 9.2 (SAS Institute Inc., 2003), donde se utilizó un diseño en bloques completos al azar con medidas repetidas, y cuatro repeticiones. Para la comparación de medias se utilizó la prueba de Tukey, con un nivel de significancia de 0,05.

### 2.1.6 Variables de evaluación

Se adelantaron seguimientos trimestrales, en cuatro individuos por tratamiento, en el tejido foliar maduro de cada uno de ellos, ubicado en una de las ramas principales, de la parte media del dosel y en un espacio de tiempo entre las 8:00 y 11:00 am, para lo cual se utilizó el equipo analizador infrarrojo de gases, PPSystems TPS-2 Portable Photosynthesis System, con el que se evaluaron las siguientes variables:

- ✓ Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA, como flujo fotónico fotosintético, en  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),
- ✓ Conductancia estomática ( $g_s$ , en  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),
- ✓ Transpiración (E, en  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),
- ✓ Fotosíntesis (A, en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Se calculó la Eficiencia en el Uso del Agua (EUA, en  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mediante la relación: Fotosíntesis/Transpiración.

## 2.2 Resultados y discusión

Ante todo se resalta que este es uno de los primeros trabajos que se han adelantado para conocer como ocurre el intercambio de gases en el dosel del cacao en el bosque seco tropical. En consecuencia, inicialmente, se describirán los hábitats lumínicos del sistema de cultivo; producto de los diferentes manejos del dosel de cacao y los arreglos espaciales. Posteriormente, se analizarán los efectos de dichos hábitats sobre el intercambio gaseoso y eficiencia en el uso del agua.

### 2.2.1 Suelos

El suelo en el análisis del laboratorio (Tabla 2-1) se definió con textura franco arcillosa, pH neutro, sin problemas de acidez por aluminio y con buen contenido de bases intercambiables. Según Gómez (2005) se identificaron deficiencias de B, Zn y Mn y algunos desbalances entre nutrientes, como en el caso de las relaciones K/Mg, Ca/Mg y Ca+Mg/K.

### 2.2.2 Clima

Durante la investigación, las temperaturas, mínima, promedia y máxima, fueron 21,3°C; 27,6 y 33,9°C, respectivamente. Sobresalieron tres “picos” de máxima temperatura en los meses de febrero (35,9°C) y septiembre (35,5°C) del 2012 y enero (37,0°C) del 2013 (Figura 2-1 y Tabla 2-3). Las temperaturas mínimas, exhibieron un comportamiento más constante. Mientras que, la temperatura promedia estuvo por encima de la histórica (1994-2005) durante cuatro de los quince meses de la investigación.

Como se aprecia en la Tabla 2-3, el termoperíodo de la plantación fluctuó entre 11,4°C y 15,7°C; los máximos termoperíodos se asociaron a los picos de máxima temperatura en los meses de febrero (13,8 °C) y septiembre (14,4 °C) de 2012 y enero (15,7 °C) de 2013. Igualmente, los mínimos termoperíodos se relacionaron con las mínimas temperaturas en junio (11,4 °C), julio (11,6 °C) y noviembre (11,4 °C) del 2012.

El tiempo térmico, también se asoció con los máximos termoperíodos. La mayor acumulación de Grados Días de Desarrollo ( $GDD_{acum.}$ ), se presentó en los meses de enero de 2013 (346  $GDD_{acum.}$ ), marzo del mismo año y febrero de 2012, con 320 y 318  $GDD_{acum.}$ , respectivamente. Mientras que la

menor acumulación de GDD se presentó en los meses de junio (262 GDD<sub>acum.</sub>), julio (265 GDD<sub>acum.</sub>) y noviembre (278 GDD<sub>acum.</sub>) de 2012, lo cual coincidió con los mínimos termoperíodos (Tabla 2-3).

Tabla 2-3 Oscilación entre las temperaturas promedias, máxima diurna y mínima nocturna (termoperíodo), tiempo térmico y precipitación, durante la investigación en la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

Tiempo (mes)	Edad del Cacao		Termoperíodo (°C)	Temperatura		Precipitación (mm)
	Cronológica (mdi*)	Térmica (GDD <sub>acum.</sub> **)		Min. (°C)	Max.	
Diciembre (2011)	0	283,1	12,6	20,8	33,4	11,8
Enero (2012)	1	588,9	12,8	21,5	34,2	15,1
Febrero	2	907,4	13,8	22,1	35,9	25,9
Marzo	3	1.219,0	12,9	21,6	34,5	52,8
Abril	4	1.509,5	13,5	21,0	34,4	75,6
Mayo	5	1.792,2	13,1	20,6	33,7	141,1
Junio	6	2.054,4	11,4	21,0	32,4	58,8
Julio	7	2.319,4	11,6	20,7	32,4	91,9
Agosto	8	2.619,4	12,9	21,3	34,1	86,8
Septiembre	9	2.928,1	14,4	21,1	35,5	24,8
Octubre	10	3.231,9	12,7	21,5	34,1	144,9
Noviembre	11	3.509,7	11,4	21,6	32,9	201,4
Diciembre	12	3.790,8	12,9	20,6	33,5	2,9
Enero (2013)	13	4.137,5	15,7	21,4	37,0	3,4
Febrero	14	4.437,7	13,5	22,0	35,5	7,6
Marzo	15	4.758,6	13,5	22,0	35,5	45,6

\*mdi = meses después de injertación. \*\* GDD<sub>acum.</sub> = Grados Día de Desarrollo acumulados.

La precipitación (Figura 2-2 y Tabla 2-3) presentó registros más bajos que la promedia histórica (1990-2005) en once de los quince meses evaluados; con mayor diferencia en diciembre de 2011, junio, septiembre y diciembre de 2012 y en enero y febrero del año 2013; en especial, diciembre de 2012, enero y febrero de 2013, fueron tres meses muy secos, con periodos menores de 10 mm cada uno.

La precipitación acumulada durante la investigación fue 990,4 mm; de allí que, solo tres meses compensaron el requerimiento hídrico mensual aproximado del cultivo (mayo, octubre y noviembre de 2012), tres cubrieron el 50% (abril, julio y agosto de 2012) y los restantes meses, aportaron menos del 40%, que de acuerdo con Almeida *et al.* (1987); Leite y Valle (2000); Espinal *et al.* (2005); Rojas *et al.* (2009); Pinzón *et al.* (2012) e ICCO (2013) la precipitación promedia anual para un adecuado desarrollo y buenas producciones del cultivo debe estar alrededor de 1.800 mm, bien distribuida a lo largo del año.

Se resalta que, la humedad relativa y la precipitación promedia anual de la Estación Agraria Cotové, tal como se describió anteriormente, fueron menores a los requerimientos del cacao (Barreiro y Páez, 1986; Espinal *et al.*, 2005; Valle, 2007; Rojas *et al.*, 2009; Pinzón *et al.*, 2012; ICCO, 2013),

además, la precipitación promedia estuvo muy por debajo de la histórica, durante el periodo de la investigación se presentó un déficit hídrico de 1.260 mm con respecto a la demanda del cultivo.

### 2.2.3 Hábitats lumínicos del sistema de cultivo

Como se aprecia en la Figura 2-3a, el mayor desarrollo de la arquitectura de la copa del cacao se generó en el manejo plagiotrópico del dosel; por lo que se esperaba la más baja intensidad lumínica, producto del autosombreamiento. En el otro extremo, el hábitat lumínico con más alta irradiación por menor desarrollo del dosel (Figura 2-3b), se esperaba en el manejo ortotrópico del dosel de cacao (menor autosombreamiento).

Paralelamente, un arreglo espacial en SSM, constituye menor sombreado del maderable hacia el cacao; inversamente, con un arreglo espacial en SDM, representa un mayor sombreado por parte de esta última especie al cultivo.

Como se analizará más adelante, se espera que estos cuatro ambientes tuvieran un efecto sobre la regulación estomática y en el intercambio gaseoso del cacao.

### Radiación Fotosintéticamente Activa (RFA)

No obstante a lo anterior, en la Tabla 2-4 se aprecia que, en la RFA no se encontraron diferencias significativas en los manejos plagiotrópico y ortotrópico, el arreglo espacial y sus posibles interacciones. Sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas para la edad del vegetal; es decir, la respuesta para esta variable fue diferente a medida que transcurrió la fase vegetativa, independiente de los tratamientos.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para las edades del cacao, las más bajas intensidades de RFA se encontraron a 4.548,7  $GDD_{acum.}$  (342 y 658  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) difiriendo significativamente con respecto a las dos anteriores edades (Tabla 2-5); es decir, a los 2.724,2 y 3.639,0  $GDD_{acum.}$  (1.052 y 1.672  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) las cuales, entre ellas no variaron estadísticamente, posiblemente debido a que en 4.548,7  $GDD_{acum.}$  (marzo), se presentó más nubosidad ligada al inicio del invierno, lo que representó menores intensidades de RFA, en comparación con los anteriores tiempos térmicos que fueron meses de verano (septiembre y diciembre); es decir, meses más despejados (Figura 2-2), coincidiendo también con los picos máximos de temperatura durante la investigación (33,5 y 35,5°C), como se muestra en la Tabla 2-3.

En la Tabla 2-5 se observa que, la más alta RFA de todas las edades, se presentó a 2.724,2  $GDD_{acum.}$ , con 1.672,4  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en el manejo ortotrópico en SSM, y en este mismo tiempo térmico las RFA fueron mayores, a excepción del manejo plagiotrópico en SDM; mientras que, a los 3.639,0  $GDD_{acum.}$ , exhibió la segunda en intensidad y con valores entre 1.208,3 y 1.566,6  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; es decir, más constantes que en los otros tiempos térmicos.

Por su parte, a los 4.548,7  $GDD_{acum.}$ , mostraron las menores cantidades de RFA, con 342,8 y 658,3  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en SSM en los dos manejos del dosel y tres edades del cultivo; igualmente en SDM fueron mayores las RFA en comparación con SSM, tanto en manejo plagiotrópico como ortotrópico; aunque todas las comparaciones entre los manejos resultaron sin diferencias estadísticas, similar a lo que ocurrió con los arreglos espaciales.

Tabla 2-4. Análisis de varianza del intercambio de gases en plantas de cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel, en el bs-T de la Estación Agraria Cotové. 2011-2013.

<b>Efecto</b>	<b>RFA</b> ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	<b>g<sub>s</sub></b> ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	<b>E</b> ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	<b>A</b> ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	<b>EUA</b> ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}/\text{mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
Manejo dosel	0,597	0,210	0,476	0,079	0,584
Arreglo espacial	0,626	0,230	0,516	0,049	0,007*
Manejo dosel x Arreglo espacial	0,647	0,329	0,793	0,201	0,456
Edad del cacao	0,009*	0,0001*	0,0004*	<,0001	0,180
Manejo dosel x Edad del cacao	0,497	0,208	0,366	0,745	0,311
Arreglo espacial x Edad del cacao	0,069	0,234	0,447	0,424	0,117
Manejo dosel x Arreglo espacial x Edad del cacao	0,528	0,320	0,570	0,037*	0,676

\* Diferencias significativa ( $P < 0,05$ ). RFA = Radiación Fotosintéticamente Activa; g<sub>s</sub> = Conductancia estomática; E = Transpiración; A = Fotosíntesis; EUA = Eficiencia en el Uso del Agua.

Además, aunque sin diferencias estadísticas, por los resultados encontrados en las primeras edades, 2.724,2 y 3.639,0 GDD<sub>acum.</sub>, se presume un efecto del hábitat lumínico sobre la intensidad de la RFA; ya que, las más altas radiaciones incidieron sobre el cacao con manejo ortotrópico en SSM, el cual recibía menos autosombreamiento y menos sombreado del maderable, es decir menores condiciones umbrófilas. Lo anterior, posiblemente lleva a pensar que también se presentó un estrés por luminosidad, lo cual incidió sobre el intercambio gaseoso del cacao, como se verá más adelante.

Teniendo en cuenta la importancia de la RFA en el comportamiento fisiológico de las especies, se esperaría que en esta investigación se genere dicha influencia en todas las variables ecofisiológicas evaluadas y en las distintas edades. Por ejemplo, se asume que la fotosíntesis podría verse afectada debido a que su tasa en cacao como en otras especies del trópico, se satura a densidades de flujo fotónico entre 250 y 750  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , intensidades que constituyen entre 15 y 30% de la radiación total del medio día y de la alcanzada en esta investigación, cerca del 95% de la máxima fotosíntesis es obtenida con menos o igual a la mitad de esta densidad de flujo (Baker y Hardwick, 1973; Okali y Owusu, 1975; Hutcheon, 1976; Owusu, 1978; Joly, 1988; Raja Harun y Hardwick, 1988a; Balasimha *et al.*, 1991; DaMatta *et al.*, 2001; DaMatta, 2007; Barrera, 2006; Vespa, 2008; Baligar *et al.*, 2008).

Una evidencia de esta saturación y de la baja tolerancia a la alta radiación es el menor tiempo de vida promedio de las hojas; ya que estas pasan de 450 a 250 días en plantas bajo sombra y a plena exposición solar, respectivamente (Alvim y Alvim, 1978; Muller *et al.*, 1992). Adicional al tiempo de vida de las hojas, si la RFA sobrepasa los 1000 – 1800  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , o 30% de la radiación global, se daña el mecanismo fotosintético de la hoja, especialmente cuando se asocia con escasez de agua, lo que genera disminución de la fotosíntesis hasta 4  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y/o tienen grandes resistencias de las raíces a la absorción de agua; lo que ocasiona cierres estomáticos tempranos y, consecuentemente, menores tasas de asimilación de CO<sub>2</sub>, ya que es una especie incapaz de adaptarse a altas intensidades de radiación (Alvim y Pereira, 1965; Okali y Owusu, 1975; Hutcheon, 1976; Raja Harun y Hardwick, 1988a; Galyuon *et al.*, 1996a; Serrano y Biehl, 1996; Huxley, 2001; Mielke *et al.*, 2005; DaMatta, 2007; Gonzáles, 2008; Jaimez *et al.*, 2008).

Tabla 2-5. Intercambio de gases en plantas de cacao, en respuesta a distintos manejos del dosel y arreglos espaciales en la Estación Agraria Cotové. 2012-2013.

Edad del cacao (GDD <sub>acum.</sub> )	Intercambio gaseoso del dosel de cacao			
	Manejo plagiotrópico		Manejo ortotrópico	
	SSM	SDM	SSM	SDM
	Radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
2.724,2	1.328,3±420,87a	1.052,0±502,55a	1.672,4±426,08a	1.287,5±763,66a
3.639,0	1.299,9±390,77a	1.447,1±165,23a	1.566,6±341,28a	1.208,3±325,99a
4.548,7	658,3±379,04b	1.070,0±605,27b	342,8±389,63b	1.095,0±532,29b
	Conductancia estomática ( $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
2.724,2	14,4±15,63a	25,1±28,44a	15,1±11,99a	73,0±80,40a
3.639,0	20,8±12,60b	20,3±9,03b	35,4±17,59b	23,3±12,26b
4.548,7	8,4±15,93c	3,8±1,36c	5,9±7,70c	5,7±5,82c
	Transpiración ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
2.724,2	0,4±0,4a	0,7±0,8a	0,5±0,3a	1,0±1,0a
3.639,0	0,5±0,4a	0,5±0,2a	0,8±0,5a	0,6±0,2a
4.548,7	0,2±0,4b	0,2±0,1b	0,2±0,05b	0,3±0,1b
	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )			
2.724,2	3,6±1,87a	4,7±2,38a	3,7±1,67a	9,0±5,09a
3.639,0	7,2±2,93a	10,2±5,09a	8,7±3,47a	9,1±3,97a
4.548,7	13,3±3,91b	17,5±1,98b	18,1±3,16b	15,3±0,72b

Promedios  $\pm$  desviación estándar. Las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre arreglos espaciales, resultaron significativa al 5%, acorde con la prueba de Tukey. SSM = Surco Sencillo de Melina, SDM = Surco Doble de Melina.

En el mismo orden de ideas, investigadores como Serrano y Biehl (1996); Mejía (2000); Isaac *et al.* (2007) y Enríquez (2010) consideran que el cacao es una planta típica de sombra, la cual se fotoinhibe por altas intensidades lumínicas, especialmente al medio día; sin embargo, fisiológicamente puede aclimatarse a diferentes ambientes de luz bajo ciertos límites, al disminuir su capacidad fotosintética, por un autosombreamiento ocasionado por continuos flujos foliares, para lo cual requiere del suministro adecuado de agua y nutrientes.

A pesar que el cacao es umbrófila, al intensificar las prácticas agronómicas, como manejo de agua y nutrientes, se obtiene mayor rendimiento al sol que a la sombra; de tal manera, que se aprovecha el potencial productivo de la planta y se genera un sistema de producción eficiente (Leite, 2006; Leite *et al.*, 2009; Enríquez, 2010; Leite *et al.*, 2010); lo cual está en concordancia con lo reportado por Alvim (1958) y Muller y Valle (2012) quienes afirman que el cacao no es una planta de sombra, sino una especie que tolera sombrero.

Igualmente, dentro del análisis del comportamiento ecofisiológico del cacao vale la pena tener en cuenta la relación entre la RFA y las condiciones ambientales, específicamente la escasa precipitación presentada durante la investigación. Así como lo menciona Tezara *et al.* (2009), aunque son escasos los trabajos de campo sobre el efecto del déficit hídrico, alta irradiancia y el conocimiento sobre la plasticidad fisiológica del cacao, como posible estrategia para responder a la reducción del *status* hídrico en el suelo.

Baligar *et al.* (2008), mencionan que investigaciones en laboratorio e invernadero, muestran baja asimilación de CO<sub>2</sub>, menor conductancia estomática, debido a la alta sensibilidad al déficit hídrico en el suelo y a la alta irradiancia; ya que esta especie evolucionó en ambientes caracterizados por su alta precipitación y reducida disponibilidad de luz (Baligar *et al.*, 2008).

Por su parte, Pereyra (2007) y Pereyra *et al.* (2007) encontraron diferencias en las características fisiológicas entre época de lluvia con la de sequía; lo que aporta a la hipótesis de la existencia de una alta plasticidad fenotípica y/o fisiológica entre cultivares de cacao; entre éstas se pueden citar, la asimilación de CO<sub>2</sub> bajo distintas condiciones de luminosidad, cierre estomático en épocas de poca disponibilidad de agua, ajuste osmótico y disminución del contenido de clorofila en altas radiaciones (Guers, 1974; Galyuon *et al.*, 1996b; Daymond, 2000; Almeida *et al.*, 2002; Daymond y Hadley, 2004; Rada *et al.*, 2005; Barrera, 2006; Almeida y Valle, 2007; Vespa, 2008; Carr y Lockwood, 2011). De la misma manera Zuidema *et al.* (2005) y Almeida y Valle (2007) resaltan que el 70% de las variaciones en el rendimiento durante periodos secos son explicados por la precipitación y radiación.

Wood y Lass (2001); Serrano y Biehl (1996); Baligar *et al.* (2005) y Almeida y Valle (2007) mencionan que los factores ambientales ejercen una fuerte influencia en el desarrollo del cacao en estadios tempranos, como también en el crecimiento vegetativo, la interceptación de luz y fotosíntesis. El rendimiento del cacao y la interceptación de luz están estrechamente relacionados; así se tiene que Joly (1988) y DaMatta *et al.* (2001) señalan que el cacao muestra incrementos en la tasa fotosintética, en la medida que se incrementa la RFA de 400 a 750  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , cuando la disponibilidad de nutrientes no es limitada; es decir para una alta producción de cacao a libre exposición se requiere buen manejo hídrico y nutricional (Cunningham y Burridge, 1960; Okali y Owusu, 1975; DaMatta *et al.*, 2001; Baligar *et al.*, 2005; Almeida y Valle, 2007).

Por su parte, Baligar *et al.* (2005, 2008) encontraron, bajo condiciones de invernadero que RFA inferiores a 1050  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  favorecen el crecimiento vegetal del cacao en estadios tempranos de desarrollo; no obstante, sobrepasar este flujo, o exceder los 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , afecta negativamente la fotosíntesis neta, acumulación de materia seca, absorción de nutrientes y su tasa de eficiencia de uso.

Resultados similares a esta investigación fueron encontrados por García (2014) en cacao bajo cubierta y condiciones del bs-T de Tolima. La RFA fue el factor climático que más incidió en el intercambio de gases; en la medida que la radiación aumentó, también se incrementó la conductancia estomática y el flujo de transpiración; de la misma manera, este investigador encontró una alta correlación entre RFA y fotosíntesis, en la cual, la fotosíntesis fue proporcional a la RFA, con las máximas tasas a 283  $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondientes entre 4,8 y 4,3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . No obstante, la apertura y cierre estomático fue limitada por el flujo de radiación sobre todo acentuada por la duración del déficit hídrico, lo que indujo a cierres estomáticos tempranos y disminución en las tasas de intercambio gaseoso, especialmente en plantas sometidas a mayor tiempo de estrés hídrico.

## 2.2.4 Hábitat lumínico y su efecto en el intercambio gaseoso del dosel de cacao

### Conductancia estomática ( $g_s$ )

No se encontraron diferencias significativas para los manejos plagiotrópico y ortotrópico, los arreglos espaciales y sus posibles interacciones. Sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas para la edad del cacao; es decir, la respuesta de la  $g_s$  fue diferente a medida que transcurrió la fase vegetativa, independiente de los tratamientos (Tabla 2-4).

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para las edades del cacao, la  $g_s$  presentó diferencias significativas en todas ellas (Tabla 2-5). Así se tiene que, las menores conductancias ( $3,8 - 8,4 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) se apreciaron a los  $4.548,7 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ , ello indicó un alto grado de cierre estomático. Mientras que, en  $2.724,2$  y  $3.639,0 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ , se aprecian amplias variaciones en el grado de apertura estomática, con tasas entre  $14,4$  y  $73,0 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

En la Tabla 2-5 se observa que, a medida que la RFA fue mayor a  $1.200 \text{ } \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , es decir en  $2.724,2$  y  $3.639,0 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ , la  $g_s$  superó los  $14 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo que representó una apertura estomática intermedia, mientras que, en RFA inferiores a  $1.100 \text{ } \mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , como las presentadas en  $4.548,7 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ , la  $g_s$  no alcanzó los  $9 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , lo que constituyó un cierre parcial de estomas; es decir, en todas las edades del cacao, bajo las condiciones de precipitación del bosque seco tropical mencionadas anteriormente, se presentó una relación directa entre RFA y  $g_s$ ; estos resultados coinciden con lo reportado por Cao *et al.* (2009); el cual, menciona que en épocas secas, la mayoría de especies vegetales muestran una fuerte reducción de la  $g_s$  frente a una corta exposición al sol, en comparación con períodos húmedos, tal como se ha encontrado en esta investigación, en  $4.548,7 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ .

No obstante, en los primeros tiempos térmicos se esperaba una  $g_s$  baja; es decir, un cierre parcial de estomas para evitar la pérdida de agua por la alta radiación; no obstante, la disponibilidad hídrica, debido a la precipitación presentada en los dos meses previos (Tabla 2-3), hizo que la conductancia fuera alta. Por el contrario, a los  $4.548,7 \text{ GDD}_{\text{acum.}}$ , tanto la RFA como la  $g_s$  fueron las menores, posiblemente debido a que en este periodo, correspondiente a los primeros días de marzo; aunque se iniciaba la época de lluvias, fue un comportamiento que reflejó los tres meses previos de verano, los que no alcanzaron a cubrir el 10% de los requerimientos hídricos y por lo tanto la disponibilidad de agua fue limitada, forzando al vegetal a regular mucho más la apertura estomática.

Las tasas de conductancia estomática encontradas en la presente investigación están dentro de los rangos reportados por otros investigadores, Pereyra (2007), menciona que entre épocas lluviosas y secas la  $g_s$  bajó entre  $73,1$  y  $144,3$  a  $48,0$  y  $134,1 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , respectivamente, este cierre estomático conllevó a disminución en la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  de  $3,95$  y  $4,43 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en épocas lluviosas, a  $2,38$  y  $2,98 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en épocas secas.

En este trabajo se encontró que el déficit hídrico afectó el intercambio de gases en plantas de cacao; especialmente en la transpiración (E), esto, posiblemente se haya presentado como respuesta de ajuste osmótico; es decir, como estrategia para mantener el turgor bajo condiciones de baja disponibilidad de agua; además, el déficit hídrico ocasionó un cierre estomático, disminuyendo la  $g_s$ , e incrementando la fotosíntesis (A), contrario a lo reportado por Cao *et al.* (2009) y García (2014), quienes mencionan que la A se afectó negativamente; posiblemente, esta divergencia de resultados debido a que, en nuestra investigación aunque el déficit hídrico estuvo marcado, se

presentó una baja precipitación que pudo hacer que el cacao la aprovechara de manera eficaz, tal como se observa más adelante en la mayor eficiencia en el uso del agua en estas épocas.

Jaimez *et al.* (2008) muestran que la  $g_s$  disminuye en la medida que la radiación sobrepasa los 1000  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , debido a los efectos fotoinhibitorios del exceso de radiación; no obstante, estos resultados son contrarios a lo encontrado en esta investigación, ya que en los dos primeros tiempos térmicos el flujo fotónico superó los 1052  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  llegando hasta alcanzar los 1.672  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tabla 2-5) y la conductancia fue la mayor, mientras que en las menores RFA (342 - 658  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) las conductancias también fueron las menores, posiblemente debido a la disponibilidad hídrica en las dos primeras edades y la escases en la última, lo que conllevó a una respuesta adaptativa diferente.

Similar a lo encontrado por Rada *et al.* (2005), en cacao de 4 años de edad, la  $g_s$  disminuyó significativamente a medida que aumentó el estrés hídrico, al pasar de 45 - 58  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a 30 - 40  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , de 3 a 12 días sin agua, respectivamente, y mostró una marcada reducción a los 25 días (25 - 35  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Lo cual es una evidencia del ajuste osmótico en plantas de cacao sometidas a estrés hídrico; de igual manera, la menor apertura estomática debido a la menor  $g_s$  condujo a reducciones en las tasas de E (-39%) y asimilación de  $\text{CO}_2$  (-25%) en plantas severamente estresadas.

Resultados similares en café fueron obtenidos por Kumar y Tieszen (1980) y Almeida y Maestri (1997), quienes también mencionan que, adicional al cierre estomático producto del ajuste osmótico por el déficit hídrico, se afectan otros procesos fisiológicos; entre estos, la fotosíntesis y transpiración, ocasiona cambios metabólicos, morfológicos y en la actividad fotoquímica del fotosistema II, descenso del potencial hídrico y transporte de asimilados, aumento de la síntesis de ácido abscísico y eficiencia en el uso del agua, y disminución del crecimiento y desarrollo (Kaiser, 1982; Sena Gomes *et al.*, 1987; Balasimha, 1988; Deng *et al.*, 1990; Rada *et al.*, 2005; Medrano *et al.*, 2007; Gonzáles, 2008; Tezara *et al.*, 2008a; Almeida y Valle, 2010; García, 2014).

De manera semejante a esta investigación fueron reportados por García (2014) en cacao bajo cubierta y condiciones del bs-T de Tolima; la RFA incidió en la apertura estomática, en la medida que la radiación aumentó, también se incrementó la conductancia estomática de 114,8 a 241,2  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , al pasar de 10 a 200  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , a primeras horas de la mañana (6:00 a 8:00 am). En la tarde (1:00 a 6:00 pm) el proceso se invierte, al disminuir la RFA (de 200 a < 15  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) la planta cierra sus estomas, disminuye la  $g_s$  hasta 40,6  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Igualmente la radiación aumentó el flujo de transpiración; y encontró una alta correlación entre RFA y fotosíntesis, en la cual, esta fue proporcional a la RFA, con las máximas tasas a 283  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , correspondientes entre 4,8 y 4,3  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

No obstante, la apertura y cierre estomático fue limitada por el flujo de radiación sobre todo acentuada por la duración del déficit hídrico, lo que indujo a cierres estomáticos tempranos, disminuyendo  $g_s$  y las tasas de intercambio gaseoso (E, asimilación de  $\text{CO}_2$ ), especialmente en plantas sometidas a mayor tiempo de estrés hídrico. La fotosíntesis también fue afectada con el déficit hídrico, al bajar de 4,82 a 6,43  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en condiciones de humedad del suelo a capacidad de campo a 3,6 y 4,6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en 2 meses con 0% agua disponible (García, 2014).

En la presente investigación la  $g_s$  fue inversamente proporcional al estrés hídrico; respuesta similar obtenida por García (2014), ya que, las mayores  $g_s$  (entre 0,9 y 1,4  $\text{cm s}^{-1}$ ) se presentaron con buen contenido de humedad en el suelo (CC), mientras que las menores tasas (entre 0,5 y 1,0  $\text{cm s}^{-1}$ ) en

condiciones de déficit hídrico (0% agua disponible); es decir, a medida que se incrementó el estrés hídrico la  $g_s$  disminuyó.

En la presente investigación el cierre estomático parcial producto del déficit hídrico, condujo a una reducción de E y de la asimilación de CO<sub>2</sub>, como una posible estrategia para sobrellevar las condiciones de estrés; resultados obtenidos también por Machado *et al.* (1981); Rada *et al.* (2005) y Pallardy (2008), en plantas de cacao en fase vegetativa bajo condiciones de escasez prolongada de agua. De igual manera Almeida *et al.* (2002) y Araque *et al.* (2012), con trabajos en plántulas de cacao de 5 meses de edad, bajo estrés hídrico, concluyeron que la resistencia a la sequía ocurre a través de un ajuste osmótico y resaltan que en etapas iniciales de establecimiento del cultivo, son más vulnerables a situaciones de extrema sequía y afecta negativamente su crecimiento.

De la misma manera Balasimha (1987), menciona que la regulación del cierre estomático, alta elasticidad foliar, mantenimiento del turgor de las hojas y mejor actividad metabólica bajo estrés son atributos de accesiones de cacao tolerantes a la sequía. Baligar *et al.* (2008), encontraron una respuesta similar en cacao de 5 años de edad, en los cuales la conductancia estomática se redujo en más de 30% en épocas secas, es decir, pasó de 32 y 100 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> a 20 y 340 mol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> en épocas lluviosas; mientras que árboles mayores a 30 años presentaron mejor desempeño fotosintético, con menor  $g_s$  pero manteniendo una tasa fotosintética similar.

No obstante, Joly (1988); Joly y Hahn (1989); Deng *et al.* (1990) y Daymond *et al.* (2011), mencionan que variaciones de la  $g_s$  en cacao bajo déficit hídrico pueden explicar cambios (disminución) en A y E. También es conocido que un mecanismo eficiente de regulación estomática como la disminución de la E, bajo estrés hídrico, puede ser una importante estrategia de aclimatación contra la sequía (Balasimha, 1988); no obstante, Raja Harun y Hardwick (1988a y b) resalta que el cierre estomático no es un control eficiente de la E, debido a la alta E cuticular y a que las hojas de cacao no muestran alta resistencia estomática bajo estrés hídrico y baja HR.

Esta respuesta al déficit hídrico y alta radiación puede ser también propia de las características evolutivas del vegetal, el cual se desarrolla en regiones de buena precipitación y sombreado, tal como lo describen Alvim (1977); Orchard y Saltos (1988); Wood y Lass (2001) y Baligar *et al.* (2008), la alta sensibilidad al déficit hídrico en el suelo, alta irradiancia, baja tasa de asimilación de CO<sub>2</sub>, reducida conductancia estomática, se presentan debido al ambiente natural en el cual evolucionó el cacao, es decir en zonas de selvas tropicales con alta precipitación y reducida disponibilidad de luz.

En la presente investigación la  $g_s$  se relacionó directamente con la precipitación, es decir, en periodos lluviosos la  $g_s$  fue mayor, igual que lo describe Medrano *et al.* (2007) en plantas de vid; la  $g_s$  es sensible al estatus hídrico en el suelo, en la medida que se disminuye la disponibilidad de agua en 30%, la  $g_s$  disminuye a < 150 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>; y sin limitantes hídricas (100% de disponibilidad de agua) la  $g_s$  supera los 250 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>. Igualmente, Sicher *et al.* (2012) como producto del ajuste osmótico de los vegetales, en cebada encontraron que la  $g_s$ , A y el crecimiento se reactivaron (aumentaron) luego de la rehidratación del suelo.

En esta investigación, posiblemente las plantas de cacao con altas tasas de A y EUA presentan una buena posibilidad de crecer y adaptarse a condiciones adversas de disponibilidad hídrica, igual que lo reportan Medrano *et al.* (2007) en plantas de vid y trigo, sugiriendo que, con altas tasas tanto de EUA como de A, presentan gran posibilidad de alcanzar altas tasas de crecimiento en condiciones de baja disponibilidad hídrica.

Igualmente, se encontraron diferencias en la  $g_s$  debido a la RFA y déficit hídrico, en condiciones de baja disponibilidad hídrica, la conductancia estomática disminuye y la E se reduce para evitar la pérdida de turgencia de los tejidos foliares, tal como lo describen Doorenbos y Pruitt (1984); Benavides (2002); Azcón-Bieto y Talón (2008) y Skirycz e Inzé (2010); pero, contrario a lo reportado en cacao por Baligar *et al.* (2008) quienes al variar la RFA, entre 50, 400 y 1500  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , no encontraron diferencias significativas en las variables de intercambio gaseoso (E y  $g_s$ ) en condiciones no limitantes de disponibilidad de agua, lo cual quiere decir que bajo estas circunstancias, el factor hídrico es más relevante que la RFA cuando se consideran al tiempo RFA y déficit hídrico como en el presente trabajo.

## Transpiración (E)

No se encontraron diferencias significativas en la E para los manejos plagiotrópico y ortotrópico, los arreglos espaciales y sus posibles interacciones. Sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas para la edad del cacao; es decir, la respuesta para la transpiración fue diferente a medida que transcurrió la fase vegetativa, independiente de los tratamientos (Tabla 2-4).

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para las edades del cacao, se encontró que la E permaneció sin variaciones importantes en los dos primeros estados de desarrollo del vegetal, con tasas entre 0,4 y 1,0  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , con promedio de 0,62  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; y disminuyó significativamente a los 4.548,7  $\text{GDD}_{\text{acum.}}$ , en el orden de 0,2  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tabla 2-5). Esta respuesta del cacao fue similar a lo observado anteriormente con la  $g_s$ , posiblemente, debido al déficit hídrico de los tres meses previos a dicha edad; lo que acumulado no superó el 20% del requerimiento hídrico y conllevó a regular la E.

A los 2.724,2  $\text{GDD}_{\text{acum.}}$ , en SDM, se presentaron las mayores tasas de E, 0,7 y 1,0  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , lo que concordó con el más alto grado de apertura estomática, y lo contrario sucedió en SSM en ambos manejos del dosel, es decir, las menores transpiraciones, 0,4 y 0,5  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , estuvieron en bajos niveles de apertura estomática (Tabla 2-5).

A los 3.639,0  $\text{GDD}_{\text{acum.}}$ , la E fue más constante, con la mayor tasa, 0,8  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en SSM del manejo ortotrópico, lo cual fue de la mano con la más alta apertura estomática (35,4  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), para esta edad.

En cambio, a los 4.548,7  $\text{GDD}_{\text{acum.}}$ , la E fue la más baja de todas las edades, en promedio 0,22  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , lo que coincidió con el alto grado de cierre estomático (3,8 – 8,4  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y las menores tasas de RFA (342,8 – 1.095  $\mu\text{mol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); aunque todas las comparaciones entre los manejos del dosel resultaron sin diferencias estadísticas, similar a lo que ocurrió con los arreglos espaciales.

En esta investigación la E disminuyó con el estrés hídrico, muy relacionado con el cierre estomático parcial, generado por la disminución de la  $g_s$ , esto posiblemente como una estrategia de reducir la pérdida de agua, sobre todo teniendo en cuenta que el cacao es altamente susceptible a la deshidratación (Leite *et al.*, 1980; Orchard y Saltos, 1988; Joly y Hahn, 1989; Deng *et al.*, 1990; DaMatta, 2003; Daymond *et al.*, 2011). Similar a lo descrito por Rada *et al.* (2005), en plantas jóvenes de cacao severamente estresadas (25 días sin agua) la E disminuyó en un 39% y también la tasa de asimilación de  $\text{CO}_2$  aunque en menor proporción (25%), la E bajó de 1 y 1,8  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , al inicio del estrés (3 días) a 1 y 1,1  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en promedio a los 25 días; no obstante en el presente trabajo, la A y la eficiencia en el uso del agua aumentaron, es decir coincidiendo en que, el cierre estomático afecta la E en mayor proporción que la asimilación de  $\text{CO}_2$ .

Encontraron igual comportamiento Joly (1988); Balasimha y Rajagopal (1988); Balasimha *et al.* (1991) y Rada *et al.* (2005) en plantas jóvenes de cacao, reportando, entre otros, que la E disminuye linealmente en la medida que se intensifica el estrés, atribuyéndole al ajuste osmótico, el mecanismo regulador de la pérdida de agua por el cacao en déficit hídrico.

Tanto la longitud de los periodos de sequía, el sombrero, la orientación de las hojas y la temperatura afectan los procesos fisiológicos, entre ellos la E (Okali y Owusu, 1975; Abo-Hamed *et al.*, 1983; Beer, 1987; Beer *et al.*, 1998; Balasimha, 1999; Balasimha *et al.*, 1991; Anim-Kwapong, 2003; Lambers *et al.*, 2008; Taiz y Zeiger, 2010). De la misma manera, Tezara *et al.* (2008b) y García (2014), aunque obtuvieron tasas más altas (0,5 y 2,6 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> el primero y entre 0,7 y 0,9 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> el segundo investigador) el comportamiento de la E en cacao en condiciones de déficit hídrico fue acorde a lo encontrado en esta investigación, incluso este último autor reporta una disminución del 39% en la tasa transpiratoria, sobrepasando en 14% la disminución de la A; mientras que Cao *et al.*, (2009) bajo periodos de sequía, encontraron, al contrario, un aumento de la E y gs.

Independiente del adecuado suministro de agua desde el suelo, las plantas de cacao sufren déficit hídrico interno cuando la E de la hoja excede la capacidad de absorción de agua por las raíces, tal como se ha reportado en cacao, café, banano, papaya y té (DaMatta, 2007), lo cual puede generar una acumulación de ABA e inactivar el crecimiento de las yemas apicales (Orchard *et al.*, 1980; Abo-Hamed *et al.*, 1983).

## Fotosíntesis (A)

Para la actividad de la fotosíntesis en plantas de cacao en fase vegetativa, se presentó interacción significativa entre los manejos del dosel x arreglo espacial x edad del cacao (Tabla 2-4).

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ) para la anterior interacción, se encontró que las diferencias fueron influenciadas principalmente por la edad del cacao, como se puede apreciar en la Tabla 2-5.

La A se incrementó a medida que transcurrió la fase vegetativa; no obstante, el aumento en su tasa solo fue significativo a los 4.548,7 GDD<sub>acum.</sub>, con tasas entre 13,3 y 18,1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; mientras que, para 2.724,2 y 3.639,0 GDD<sub>acum.</sub>, la A estuvo entre 3,6 y 10,2  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 2-5); esta respuesta, posiblemente, debido a una adaptación del vegetal, intentando utilizar de manera más eficiente los escasos recursos presentes, como las menores RFA, en altos grados de cierre estomático (gs), muy baja E y déficit hídrico, debido a que en este tiempo térmico, correspondió a los primeros días de marzo; aunque se iniciaba el invierno, fue un comportamiento que reflejó los tres meses previos de verano, en comparación con las anteriores edades del cacao que provenían de periodos con al menos dos meses de buena precipitación.

Asimismo, en el manejo ortotrópico en SDM, se presentó la mayor tasa de A, para los 2.724,2 GDD<sub>acum.</sub>, con 9,0  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 2-5), lo que coincidió con los mayores grados de apertura estomática y transpiración (73,0 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> y 1,0 mmol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>, respectivamente); igualmente, en SSM se presentaron similares tasas de A (3,6 y 3,7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), aun con RFA de 1.328,3 y 1.672,4  $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y en valores intermedios, tanto de RFA (1.052,0  $\mu\text{mol fotonos m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), como de apertura estomática (25,1 mol H<sub>2</sub>O m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>), la A también fue intermedia con tasas de 4.7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ .

En los 3.639,0 GDD<sub>acum.</sub>, se presentó una A entre 7,2 y 10,2  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , en aperturas estomáticas oscilantes entre 20,3 y 35,4  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con las mayores tasas de A en SDM, y una intermedia A; 8,7  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , con la mayor apertura estomática (35,4  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en el manejo ortotrópico en SSM (Tabla 2-5).

Mientras que en 4.548,7 GDD<sub>acum.</sub>, la A fluctuó entre 13,3 y 18,1  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , las cuales son las mayores tasas de todos los tiempos térmicos; incluso, ésta última es la más alta A, lo que indica una adaptación del vegetal a condiciones adversas, la cual se destaca porque se presentó con la menor disponibilidad hídrica, alto grado de cierre estomático y menor transpiración (Tabla 2-5); es decir, con una  $g_s$  de 5,9  $\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y 0,2  $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  de E en el manejo ortotrópico en SSM; no obstante, en el plagiotrópico en SDM se exhibió una tasa muy similar (17,5  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

En la presente investigación, la A fue la más alta en la medida que el déficit hídrico se acentuó, mientras que el intercambio gaseoso (E y  $g_s$ ) fue el menor, resultados que difieren a lo reportado en cacao por Joly (1988); Joly y Hahn (1989); Tezara *et al.* (2007a, b); Pereyra (2007); Cao *et al.*, (2009) y Tezara *et al.* (2009), quienes mencionan que la A disminuye con el periodo seco en comparación con el lluvioso; inclusive hasta en un 55%, debido al cierre parcial de estomas y a la disminución de la transpiración e intercambio gaseoso (Boyer, 1982; Benavides, 2002; DaMatta, 2003; DaMatta, 2007; Lambers *et al.*, 2008; Azcón-Bieto y Talón, 2008; Skirycz e Inzé, 2010; Taiz y Zeiger, 2010; García, 2014); igualmente, al compararlo con otras especies, la disminución puede ser del orden de 56 a 96% (Tezara *et al.*, 2008a).

Por otra parte, la A se encontró entre 13,3 y 18,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Tabla 2-5), tasas que fueron muy superiores a las indicadas por otros investigadores bajo condiciones similares, tales como Joly (1988); Pereyra (2007); Almeida y Valle (2007); Baligar *et al.* (2008); Tezara *et al.* (2009); Araque *et al.* (2012) y Acheampong *et al.* (2013), quienes reportan para sequía, tasas entre 2,38 y 2,98  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , y 3,95 a 4,43  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en época lluviosa. Rada *et al.* (2005) encontró significativamente intensidades menores en la medida que incrementaron los días de estrés hídrico, con A entre 0,4 y 1,9  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ; y entre 1,8 y 2,2  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en periodos iniciales de déficit de agua.

Por su parte Tezara *et al.* (2008b) encontraron A entre 1,4 y 5,4  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , Tezara *et al.* (2007a, b) entre 4,5 y 4,8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , García (2014) encontró tasas de A entre 4,82 y 6,43  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , para periodos lluviosos y descendieron entre 3,56 y 4,6  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  en estrés hídrico de 8 semanas; y Frimpong *et al.* (1996), en plántulas de cacao en vivero no encontró diferencias.

En estas investigaciones se observa que hay una amplia variación en el comportamiento de la A bajo condiciones de estrés hídrico; posiblemente debido a la naturaleza compleja de este estrés en campo (Brugnoli y Lauteri, 1991; Xu y Shen, 2005; DaMatta, 2007; Pallardy, 2008); sin embargo, en todos los casos, se concluyó que este déficit produjo un cierre estomático parcial, el cual seguramente afectó otros procesos fisiológicos como la fotosíntesis, especialmente la actividad fotoquímica del fotosistema II, daño de la membrana tilacoidal y RubisCo (Kaiser, 1982; Joly, 1988; Joly y Hahn, 1989; Deng *et al.*, 1990; Camejo *et al.*, 2005; Rada *et al.*, 2005; Medrano *et al.*, 2007; Pereyra, 2007; Tezara *et al.*, 2008a; Lambers *et al.*, 2008; Pallardy, 2008; Taiz y Zeiger, 2010; Daymond *et al.*, 2011).

Similar a lo que se presentó en esta investigación; no obstante, la respuesta del vegetal en su intento por sobrellevar la condición de estrés, posiblemente fue aprovechar al máximo los escasos recursos disponibles como el agua que sumados a la buena RFA podría generar tasas fotosintéticas más altas (Joly, 1988; DaMatta *et al.*, 2001; Gonzáles, 2008; García, 2014). Como lo reporta Tezara *et al.* (2009) quienes encontraron una alta plasticidad fisiológica en respuesta a la sequía, con A entre 1,3

y  $6,0 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , especialmente el cultivar “criollo” de 5 años no disminuyó con la sequía, contrario a los cacao “Forasteros” y “Trinitarios”; al incrementar la edad, los árboles mostraron mejor desempeño fotosintético con menor  $g_s$  pero manteniendo una tasa fotosintética similar.

Además, en la presente investigación, aunque se disminuyó significativamente la  $g_s$ , con una mínima entre  $3,8$  y  $5,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Tabla 2-5), éstas tasas son muy altas en comparación con las reportadas por Tezara *et al.* (2008a) en especies arbustivas y arbóreas xerófitas, quienes mencionan conductancias mínimas de  $0,05$  a  $0,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y máximas de  $0,4 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en periodos secos y lluviosos, respectivamente, lo que quiere decir que a pesar de las diferencias entre especies, el cierre de estomas parcial no representa la nula asimilación de  $\text{CO}_2$ , sino que también puede ser alta como en este trabajo, lo que en parte explicaría las mayores tasas de  $A$  encontradas.

De acuerdo con DaMatta (2007), naturalmente el cacao junto con el café y los cítricos, presenta muy baja productividad, con tasas fotosintéticas las cuales, rara vez superan los  $10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (DaMatta, 2003), en contraste con especies altamente productivas como la papaya, banano y yuca, cuya  $A$  esta entre  $30$  y  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , para esta última especie (El-Sharkawy y Cock, 1990; El-Sharkawy *et al.*, 1992); es decir, es inferior entre  $10$  a  $30\%$  a las reportadas para otros cultivos, como maíz, papa, manzana, algodón, tabaco y caucho (Alvim, 1977; DaMatta, 2007; Gonzáles, 2008); adicional a lo anterior, el cultivo es muy sensible a la sequía, el estrés hídrico afecta esta importante variable determinante fisiológica del rendimiento (Balasimha, 1987; García, 2014); es decir el comportamiento fisiológico, crecimiento vegetativo y reproductivo está influenciado aún más, por factores ambientales, particularmente la precipitación, tal como se encontró en esta investigación.

Por otra parte, teniendo en cuenta que mayores radiaciones conllevan a más altas temperaturas, la temperatura máxima de la investigación ( $34,1^\circ\text{C}$ ) estuvo  $6^\circ\text{C}$  por encima del rango adecuado ( $24$ - $28^\circ\text{C}$ ) para el proceso de fotosíntesis (Pinzón *et al.*, 2012; ICCO, 2013), posiblemente, aparte del déficit hídrico, esta sea una de las causas por las cuales la fotosíntesis en los dos primeros tiempos térmicos haya disminuido. Tal como lo demostraron Rawson y Gómez (2000); Fageria *et al.* (2006) y Pallardy (2008), la fotosíntesis alcanza ciertos incrementos hasta cierta temperatura del aire ( $T$  del aire crítica), a partir la cual, la fotosíntesis comienza a disminuir. Igualmente, Amorim y Valle (1993) y Daymond y Hadley (2004) mencionan que el cacao en fase de crecimiento vegetativo, presenta una variabilidad genética en respuesta al estrés por temperatura; en altas temperaturas la conductancia estomática y el movimiento de agua son mayores, es decir, es menor la resistencia al movimiento del agua y mayores las tasas de asimilación de  $\text{CO}_2$ , tal como se encontró en esta investigación.

### 2.2.5 Eficiencia en el Uso del agua (EUA)

No se encontraron diferencias significativas para los manejos plagiotrópico y ortotrópico, la edad del cacao, y sus posibles interacciones. Sin embargo, se presentaron diferencias estadísticas para el arreglo espacial (Tabla 2-4), es decir, la respuesta para la eficiencia en el uso del agua; fue diferente, producto del SSM y SDM.

Al realizar la prueba de comparación de promedios de Tukey ( $\alpha=0,05$ ), para los dos arreglos espaciales (Tabla 2-6), se encontró que el cacao plantado en SSM, presentó una significativa mayor EUA, aunque con tasas muy variables ( $7,4$  y  $90,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), en comparación con el SDM, el cual mostró una menor eficiencia ( $6,7 - 87,5 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}/\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ).

Tabla 2-6. Eficiencia en el uso del agua en cacao, bajo distintos manejos del dosel y arreglos espaciales, en la Estación Agraria Cotové. 2012-2013.

Arreglo espacial de Melina	Eficiencia en el uso del agua ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1} / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )					
	Manejo plagiotrópico (GDD <sub>acum.</sub> )			Manejo ortotrópico (GDD <sub>acum.</sub> )		
	2.724,2	3.639,0	4.548,7	2.724,2	3.639,0	4.548,7
Surco Doble	6,7±2,9a	20,4±25,4a	87,5±19,8a	9±5a	15,1±19,8a	51±7,2a
Surco Sencillo	9±4,7b	14,4±7,3b	66,5±9,8b	7,4±5,5b	10,8±6,9b	90,5±63,2b

Promedios  $\pm$  desviación estándar. Las medias de una columna seguidas de una letra común denotan diferencias no significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey. Ninguna de las comparaciones a lo largo de filas, esto es, entre manejos de dosel y entre edades del cacao, resultaron significativas al 5%, acorde con la prueba de Tukey.

La mayor EUA del cacao en SSM, posiblemente como resultado de una menor competencia con el forestal, por el aprovechamiento de los escasos recursos; en este caso, espacio y agua, cuya disponibilidad de esta última fue muy limitada en once de los quince meses evaluados; de allí que solo tres meses compensaron el requerimiento hídrico mensual del cultivo. Lo anterior reflejaría que plantas de cacao en fase vegetativa de desarrollo, presentaron una baja competencia con melina cuando el recurso hídrico en el suelo fue escaso.

Estos resultados, posiblemente reflejan las ventajas competitivas de melina sobre cacao en la EUA; ya que esta es un maderable catalogado como una de las especies de mayor y rápido crecimiento en comparación con otras de interés forestal, aun en regiones secas (Calvo-Alvarado *et al.*, 2007); ello, sumado al déficit hídrico presentado durante toda la investigación, mostró al cacao con mayor eficiencia en el uso del agua cuando el arreglo espacial fue en SSM, es decir, con la menor cantidad del forestal.

Similar a la presente investigación, Joly y Hahn (1989); Deng *et al.* (1990); Pereyra (2007) y Tezara *et al.* (2009), en cacao encontraron que no se presentaron diferencias significativas en la EUA entre las épocas de sequía y lluvia; pero, si, una alta variabilidad, con tasas entre 1,6 y 5,8  $\text{mmol mol}^{-1}$ , para la primera época y entre 1,7 y 5,1  $\text{mmol mol}^{-1}$ , para la última; siendo los cultivares “criollos” los que presentaron las más altas tasas de EUA.

Sin embargo, García (2014) reportó tasas menores (entre 0,85 y 0,87  $\mu\text{molCO}_2/\text{mmolH}_2\text{O}$ ), pero con igual tendencia; no obstante, otros investigadores como Rada *et al.* (2005), encontraron que la EUA fue mayor a medida que aumentó el estrés por déficit hídrico, con registros entre 1,19  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ ; mientras que con menor estrés, se redujo significativamente hasta 0,98  $\text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$ .

Cao *et al.* (2009) también identificaron este comportamiento con tasas diferentes; las que fluctuaron entre 3,17 - 3,72 en épocas de sequía, a 2,53  $\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$  en época lluviosa; posiblemente, debido a que el cacao presenta ajustes osmóticos en la medida que el déficit de agua es mayor; lo que se refleja en diferentes EUA, incluso entre cultivares (Rada *et al.*, 2005; Pereyra, 2007; Pereyra *et al.*, 2007); aunque, por otro lado, en condiciones de sequía extrema las plantas se vuelven menos eficientes en el uso del agua (Flexas *et al.*, 2004; Medrano *et al.*, 2007).

Por otra parte, Taiz y Zeiger (2010), expresan que el manejo de la arquitectura del dosel del cacao influye en la cantidad de radiación que llega y es absorbida por la planta; de allí que, también varíen los procesos subsiguientes, como la formación de ATP y NADPH, utilizados en la construcción de

carbohidratos en la fotosíntesis, liberación de oxígeno al ambiente y procesos de fotomorfogénesis; sin embargo, en la presente investigación no se presentaron diferencias significativas entre los dos tipos de manejos del dosel, para todas las variables de intercambio gaseoso evaluadas en la fase vegetativa del cacao; posiblemente, debido a que el principal factor influyente en la respuesta fue el déficit hídrico presente durante todo el trabajo.

## 2.3 Conclusiones

Los resultados mostraron grandes similitudes en el intercambio de gases del cacao en la fase vegetativa, por efecto de los manejos plagiotrópico y ortotrópico del dosel en los dos arreglos espaciales, en el bosque seco tropical; esto quiere decir que bajo las condiciones del presente estudio, cualquiera de las dos estrategias de manejo puede ser seleccionada para un eficiente desempeño en el intercambio gaseoso del dosel, con miras a proveer altos rendimientos en formación de biomasa.

Condiciones particulares de este trabajo, permitieron conocer la dinámica y regulación en el intercambio de gases en el dosel del cacao, así a los 4.548  $GDD_{acum.}$ , con 3 meses por debajo de 10 mm de precipitación mensual cada uno, se presentaron las menores conductancias estomáticas (3,8 a  $8,4 \text{ mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), generando como respuesta las menores transpiraciones ( $0,2 - 0,3 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ); es decir un alto grado de cierre estomático, reguló la transpiración; no obstante, el vegetal aprovechó al máximo la captura de  $\text{CO}_2$ , lo que se reflejó en las más altas tasas de fotosíntesis ( $13,3 - 18,1 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ).

El normal crecimiento del vegetal hizo que la edad del cacao fuera en donde se presentaran las diferencias significativas en la mayoría de variables evaluadas. No obstante, el intercambio gaseoso del cacao tuvo un fuerte efecto debido a la escasa precipitación presentada durante la investigación, producto del déficit hídrico del cultivo.

## Bibliografía

- Abo-Hamed, S.; H. Collin and K. Hardwick. 1983. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao* L.). VII. Growth, orientation, surface structure and water loss from developing flush leaves. *New Phytol.* 95:9-17.
- Acheampong, K.; P. Hadley and A. Daymond. 2013. Photosynthetic activity and early growth of four cacao genotypes as influenced by different shade regimes under west african dry and wet season conditions. *Experimental Agriculture.* (49): 31-42.
- Almeida, H.; R. Machado; N. Villa Nova e W. Silva. 1987. Influência de elementos meteorológicos no lançamento foliar do cacau. *Rev. Theobroma* 17:163-174.
- Almeida, A. and M. Maestri. 1997. Photosynthetic oxygen evolution by four *Coffea arabica* genotypes subjected to a dehydration/rehydration cycle. *J. Hort. Sci.* 72: 593-599.
- Almeida, A.; R. Brito; M. Aguilar and R. Valle. 2002. Water relations aspects of *Theobroma cacao* L. clones. *Agrotrópica* 14:35-44.
- Almeida, A. and R. Valle. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Braz. J. Plant Physiol.*, 19 (4): 425 – 448.
- Almeida, A and R. Valle. 2010. Cacao: Ecophysiology of growth and production. En: *Ecophysiology of Tropical Tree Crops.* Damatta, F. (ed). Dept. Of Plant Biology, Brazil. Vicosa, Brazil. pp. 37-70.
- Alvim, P. 1958. El problema del sombreado del cacao bajo el punto de vista fisiológico. *Perú. Agronomía.* 25: 34-42.
- Alvim, P. e C. Pereira. 1965. Sombra e espaçamento nas plantações de cacau no estado da Bahia e Centro de Pesquisas do Cacau. In: *Relatório Anual, Ceplac/Cepec, Ilhéus, Brasil,* pp.18-19.
- Alvim, P. 1977. Cacao. Chapter 10. In: *Ecophysiology of Tropical Crops.* P.T. Alvin and T.T-Kozlowski (ed.) Academic Press. New York. pp. 279 – 313.
- Alvim, P. and R. Alvim. 1978. Relation of climate to growth periodicity in tropical trees. In: Tomlinson PB, Zimmermann MH. (eds), *Tropical Trees as Living Systems,* Cambridge University Press, Cambridge. pp.445-464.

- Alvim, P. 1981. Recent studies on environmental physiology of cacao. En: Proceedings of the 7th International Cacao Research Conference. Lagos, Kenya. pp. 85-88.
- Amorim, S. e R. Valle. 1993. Absorção e resistência ao movimento da água no cacaueiro. Pesq. Agropec. Bras. 28: 907-913.
- Anim-Kwapong, G. 2003. Potential of some neotropical Albizia species as shade trees when replanting cacao in Ghana. Agrofor. Syst. 58:185-193.
- Aranzazu, F.; N. Martínez, G. Palencia, R. Coronado y D. Rincón. 2009. Cacao: Manejo del recurso genético para incrementar la producción y productividad del sistema de cacao en Colombia. Unión temporal cacao de Colombia uno. Fedecacao, Corpoica. 128 p.
- Aranzazu, F. 2012. Capacitación sobre formación de la arquitectura de árboles de cacao. Federación Nacional de Cacaoteros. San Jerónimo, Antioquia. Comunicación personal, junio de 2012.
- Araque, O.; R. Jaimez; W. Tezara; I. Coronel; R. Urich and W. Espinoza. 2012. Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile criollo cacao cultivars (*Theobroma cacao*) during dry and wet seasons. Experimental Agriculture. (48): 513-522.
- Ariza, A. 2006. El cacao en cifras. Federación Nacional de Cacaoteros. Fedecacao. Bogotá. 34 p.
- Azcón-Bieto, J. y M. Talón. 2008. Fundamentos de fisiología vegetal. Segunda/Ed. ISBN: 9788448151683. McGraw Hill/Interamericana de España. 656 p.
- Baker, N. and K. Hardwick. 1973. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). I. Development of chlorophyll and photosynthetic activity. New Phytol. 72:1315-1324.
- Balasinha, D. 1987. Cocoa. Chapter 13. In: Tree crop physiology. Developments in Agricultural and Managed – Forest Ecology 18. M. Sethuraj and S. Raghavendra (Editors). Elsevier Science Publishers B.V. ISBN 0-444-42841-0. Amsterdam, The Netherlands. pp. 263 – 285.
- Balasinha, D. 1988. Water relations, growth and other indicators of plant water stress in cocoa under drought. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987. Santo Domingo, Dominican Republic. pp. 215-217.
- Balasinha, D.; y V. Rajagopal. 1988. Stomatal responses of cocoa (*Theobroma cacao*) to climatic factors. Indian J. Agric. Sci. 58: 213-216.
- Balasinha, D.; E. Daniel and P. Bhat. 1991. Influence of environmental factor son photosynthesis in cocoa trees. Agricultural and Forest Meteorology 55: 15-21.
- Balasinha, D. 1999. Stress physiology of cocoa. J. Plantation Crops. 27: 1-8.
- Baligar, V.; J. Bunce; B. Bailey; R. Machado and A. Pomella. 2005. Carbon dioxide and photosynthetic Photon flux density effects on growth and mineral uptake of cacao. WFL. Publisher, Science and Technology. Journal of Food, Agriculture & Environment Vol. 3 (2): 142 – 147.

- Baligar, V.; J. Bunce; R. Machado and M. Elson. 2008. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica*. 46 (2): 216-221.
- Barreiro, H. y E. Páez. 1986. Análisis del régimen de lluvias de la estación experimental “El Espinal” Centro Cotové. Trabajo de grado. Ingeniero Agrónomo. Universidad Nacional de Colombia. Facultad de Ciencias Agropecuarias. Medellín, 110 p.
- Barrera, G. 2006. Respuestas de la clorofila a y la fotosíntesis al déficit hídrico y diferentes condiciones de luz en dos variedades de cacao (*Theobroma cacao* L.). Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 66 p.
- Bartley, B. 2005. The genetic diversity of cacao and its utilization. Wallingford. UK: CABI Publishing. 341 p.
- Batista, L. 2009. Guía técnica. El cultivo de Cacao. Centro para el Desarrollo Agropecuario y Forestal, Inc. (CEDAF). Santo Domingo, República Dominicana. 250 p.
- Beer, J. 1987. Advantages, disadvantages and desirable characteristics of shade trees for coffee, cacao and tea. *Agrofor. Syst.* 5:3-13.
- Beer, J.; A. Bonneman; W. Chávez; H. Fassbender; A. Imbach and I. Martel. 1990. Modelling agroforestry systems of cacao (*Theobroma cacao*) with laurel (*Cordia alliodora*) or poró (*Erythrina poeppigiana*) in Costa Rica. V. Productivity indices, organic material models and sustainability over ten years. *Agrofor. Syst.* 12:229-249.
- Beer, J.; R. Muschler; D. Kass and E. Somarriba. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agrofor. Syst.* 38:139-164.
- Benavides, M. 2002. Ecofisiología y bioquímica del estrés en plantas. Departamento de Horticultura. Departamento de Horticultura. Universidad Autónoma Agraria Antonio Navarro, Buenavista, Saltillo. México. 228 p.
- Bernardes, S. 1987. Fotossíntese no dossel das plantas cultivadas. En: Castro, P.; S. Ferreira, e T. Yamada. Eds. Ecofisiologia da produção agrícola. Associação Brasileira para Pesquisa da Potassa e do Fosfato. Piracicaba, SP. p 13 – 48.
- Boyer, J. 1982. Plant productivity and environment. *Science*. 218: 443-448.
- Brugnoli, E. and M. Lauteri. 1991. Effects of salinity on stomatal conductance, photosynthetic capacity, and carbon isotope discrimination of salt-Tolerant (*Gossypium hirsutum* L.) And salt-sensitive (*Phaseolus vulgaris* L.) C3 non-halophytes. *Plant physiol.* (95): 628-635.
- Brunnet, F. 2001. Evaluación técnica de cinco sistemas de poda de árboles adultos de palto (*Persea americana* Mill.) cv. Hass en la zona de Quillota. Chile. 144 p.
- Calvo-Alvarado, J.; D. Arias, and D. Richter. 2007. Early growth performance of native and introduced fast growing tree species in wet to sub-humid climates of the southern region of Costa Rica. *Forest ecology and management*. 242. N° 2-3. 227–235.

- Camejo, D.; P. Rodríguez; M. Ángeles Morales; M. Dell'amico; A. Torrecillas and J. Alarcón. 2005. High temperature effects on photosynthetic activity of two tomato cultivars with different heat susceptibility. *Journal of Plant Physiology*. (162): 281-289.
- Cao, J.; E. Boone; M. Aguilar; P. Siqueira; S. Souza; F. Folli and D. Pinto. 2009. Physiological characteristics and growth of grafts of *Theobroma cacao* L. bred under different doses of water retaining polymers and submitted to a cycle of moisture deficit. En: 16TH International cocoa Research Conference. Towards rational cocoa production and efficient use for a sustainable world cocoa economy. Denpasar, Bali. Indonesia. pp. 341-359.
- Carr, M. and G. Lockwood. 2011. The water relations and irrigation requirements of cocoa (*Theobroma cacao* L.): A review. *Experimental Agriculture*. 47. 653-676.
- Clay, P.; K. Young and E. Taylor. 2006. Effect of heat unit accumulation on cotton defoliation, lint yield and fiber quality. *Arizona Cotton Report*. P-145: 245-250.
- Coletto, J. 1989. Crecimiento y desarrollo de las especies frutales. Ediciones Mundi-Prensa. Madrid, España. 140 p.
- Cunningham, R. and J. Burridge. 1960. The growth of cacao (*Theobroma cacao*) with and without shade. *Ann. Bot.* 24:458-462.
- DaMatta, F.; R. Loos; R. Rodrigues and R. Barros. 2001. Actual and potential photosynthetic rates of tropical crop species *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 13:24-32
- DaMatta, F. 2003. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. In: Hemantaranjan, A. (ed). Scientific Publishers, Jodhpur. *Advances in Plant Physiology* (5): 227-265.
- DaMatta, F. 2007. Ecophysiology of tropical tree crops: an introduction. Departamento de Biologia Vegetal, Universidade Federal de Viçosa. MG, Brasil. *Braz. J. Plant Physiol.* 19 (4): 239 – 244.
- Daymond, A. 2000. An investigation into physiological parameters underlying yield variation between different varieties of cocoa (*Theobroma cacao* L.). Ph.D. Thesis. Department of Horticulture. The University of Reading. United Kingdom. 200 p.
- Daymond, A. and P. Hadley. 2004. The effects of temperature and light integral on early vegetative growth and chlorophyll fluorescence of four contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Ann. Appl. Biol.* 145:257-262.
- Daymond, A.; P. Tricker and P. Hadley. 2011. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum.* (55): 99-104.
- Deng, X.; R. Joly and D. Hahn. 1989. Effects of plant water deficit on the daily carbon balance of leaves of cacao seedlings. *Physiol. Plant.* 77:407-412.
- Deng, X.; R. Joly and D. Hahn. 1990. The influence of plant water deficit on distribution of <sup>14</sup>C-labelled assimilates in cacao seedlings. *Ann. Bot.* 66: 211-217.

- Doorenbos, J. y W. Pruitt. 1984. Las necesidades de agua de los cultivos. Estudio Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la Agricultura-FAO: Riego y drenaje N° 24. Roma Italia. 181 p.
- DNP. 2012a. Cacao: Superficie cosechada, producción y rendimiento obtenido por departamento, años agrícolas 1997-2008. En: Anuario estadístico del sector agropecuario. Departamento Nacional de Planeación-DNP y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá, Colombia. Disponible en: [www.dnp.gov.co](http://www.dnp.gov.co), consulta: mayo de 2012.
- DNP. 2012b. Superficie total y aprovechamiento de la tierra 2008. En: Anuario estadístico del sector agropecuario. Departamento Nacional de Planeación-DNP y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá, Colombia. Disponible en: [www.dnp.gov.co](http://www.dnp.gov.co), consulta: mayo de 2012.
- El-Sharkawy, M. and J. Cock. 1990. Photosynthesis of cassava (*Manihot esculenta*). *Exp. Agric.* 26: 325-340.
- El-Sharkawy, M.; S. Tafur and L. Cadavid. 1992. Potential photosynthesis of cassava as affected by growth conditions. *Crop Sci.* 32:1336-1342.
- Enríquez, G. 2010. Cacao orgánico. Guía para productores ecuatorianos. Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias - INIAP. 2da Edición. Quito. Ecuador. pp. 277-330.
- Espinal, C., H. Martínez y L. Ortiz. 2005. La cadena del cacao en Colombia. Una mirada global de su estructura y dinámica 1991-2005. Documento de trabajo N° 58. Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural, Observatorio Agrocadenas Colombia e Instituto Interamericano de Cooperación Agropecuaria-IICA. Colombia. 51p.
- Fageria, N.; V. Baligar and R. Clark. 2006. *Physiology of crop production*. Food Products Press. New York. 345 p.
- Flexas, J.; J. Bota; F. Loreto; G. Cornic and T. Sharkey. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C3 plants. *Plant Biology.* (6): 269-279.
- Frimpong, E.; Y. Adu-Ampomah and A. Karimu. 1996. Efforts to breed for drought resistant cacao in Ghana. *Proceedings of the 12th International Cacao Research Conference*. Bahía, Brasil. p. 24-25.
- Galyuon, I.; C. McDavid; F. Lopez and J. Spence. 1996a. The effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): I. Growth and leaf adaptations. *Trop. Agric.* 73:23-28.
- Galyuon, I.; C. McDavid; F. Lopez and J. Spence. 1996b. The effects of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tropical Agriculture.* 73:29-33.
- García, J. 2014. Caracterización de las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de déficit hídrico. Universidad Nacional de Colombia, Escuela de posgrados- Programa de doctorado. Bogotá, Colombia. 166 p.

- Gil-Albert, F. 1997. Tratado de arboricultura frutal. Poda de frutales. Coedición Ministerio de Agricultura, Pesca y Alimentación. Vol. 5 Ediciones Mundi-Prensa, Madrid, España. 214 p.
- Gil, G. 1999. Fruticultura, el potencial productivo. 2da. Edición. Grupo Alfa-omega. México. 341p.
- Gil, G. 2000. El potencial productivo. Santiago, Ediciones Universidad Católica de Chile. 342 p.
- Gómez, M. 2005. Guía técnica para el manejo nutricional de los cultivos: Diagnostico, interpretación y recomendación de planes de fertilización. Microfertisa. Bogotá. 52p.
- Gómez, M.; L. González, L. Bravo, M. Vaquero, S. Bastida y F. Sánchez. 2011. Efectos beneficiosos del chocolate en la salud cardiovascular. Nutr Hosp. 26 (2): 289-292.
- Gonzáles, F. 2008. Ecofisiología del cacao. Universidad Nacional Agraria de la Selva. Tingo María. Perú. 8 p.
- Guers, J. 1974. Influence des conditions d'éclairément et de temperature sur la teneur en chlorophylles et l'activité photosynthétique des feuilles de cacaoyer. Café, Cacao, Thé. 18:157-166.
- Holdridge, L. 1978. Ecología basada en zonas de vida. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura-IIICA. San José, Costa Rica. 216 p.
- Hoyos, D.; J. Morales, H. Chavarría, A. Montoya, G. Correa y S. Jaramillo. 2012. Acumulación de Grados-Día en un cultivo de Pepino (*Cucumis sativus* L.) en un modelo de producción aeropónico. Revista Facultad Nacional de Agronomía. Medellín. 65(1): 6389-6398.
- Hutcheon, W. 1976. Photosynthesis of cacao. In: Annual Report, Cocoa Res. Inst., Ghana, 1973-74: 186-190.
- Hutcheon, W. 1977. Growth and photosynthesis of cocoa in relation to environmental and internal factors. In: Proc. 5th Int. Cocoa Res. Conf., Ibadan, Nigeria, pp. 222-232.
- Huxley, P. 2001. Multipurpose trees: biological and ecological aspects relevant to their selection and use. In: Last FT (ed). Elsevier, Amsterdam. Tree Crop Ecosystems. pp.19-74.
- ICCO. 2013. Growing cocoa. International Cocoa Organization - ICCO. London. United Kingdom. 4p.
- Isaac, M.; F. Ulzen-Appiah; V. Timmer and S. Quashie-Sam. 2007. Early growth and nutritional response to resource competition in cocoa-shade intercropped systems. Plant Soil. 298: 243-254.
- Jaimez, R.; W. Tezara; I. Coronel y R. Urich. 2008. Ecofisiología del cacao (*Theobroma cacao*): su manejo en el sistema agroforestal. Sugerencias para su mejoramiento en Venezuela. Revista Forestal Venezolana. 52 (2) 253 – 258.

- Joly, R. 1988. Physiological adaptations for maintaining photosynthesis under water stress in cacao. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987. Santo Domingo, Dominican Republic. pp. 199-203.
- Joly, R. and D. Hahn. 1989. Net CO<sub>2</sub> assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. Photosynth. Res. 21: 151-159.
- Kaiser, W. 1982. Correlation between changes in photosynthetic activity and changes in total protoplasm volume in leaf tissue from hidromeso and xerophytes under osmotic stress. Planta. 153: 430-435.
- Khan, M.; G. Patterson and B. Matlick. 1988. Effect of supplemental water supplied through drip irrigation on cocoa yield at Lunningbird, Hershey, Ltd., Belize, C.A. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987. Santo Domingo, Dominican Republic. pp.185-191.
- Kumar, D. and L. Tieszen. 1980. Photosynthesis in *Coffea arabiga*. II. Effects of water stress. Exp. Agr. 6: 21-27.
- Kummerow, J.; A. Kummerow and P. Alvim. 1981. Root biomass in a mature cacao (*Theobroma cacao* L.) plantation. Rev. Theobroma 11:77-86.
- Kummerow, J.; M. Kummerow and W. Silva. 1982. Fine-root growth dynamics in cacao (T. cacao). Plant Soil 65:193-201.
- Lambers, H.; F. Chapin III and T. Pons. 2008. Plant physiological ecology. Second edition. Springer. New York. 604 p.
- Leite, R.; R. Alvim and P. Alvim. 1980. Ação do vento e da radiação solar na ruptura do pulvino foliar do cacauzeiro. Rev. Theobroma 104:235-251.
- Leite, J. and A. Cadima. 1991. Rainwater, water table and soil moisture in a hillslope. In: Proc. Int. Conf. Rain Water Cistern Syst., Keelung, Taiwan, pp. 381-386.
- Leite, J. e R. Valle. 2000. Relações entre a precipitação, o lençol freático e a produção de cacau na Bahia. Agrotrópica 12:67-74.
- Leite, J. 2006. Cacauzeiro: Propagação por estacas caulinares e plantio no semi-árido do estado da Bahia. Tese Doutor em Agronomia. Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, São Paulo – Brasil. 90 p.
- Leite, J.; F. Varrejo; O. Feite; S. Andrade; M. Nascimento; M. Lima and R. Valle. 2009. Production of cocoa in semi-arid regions in Brazil. En: 16TH International coca Research Conference. Towards rational cocoa production and efficient use for a sustainable world cocoa economy. Denpasar, Bali. Indonesia. pp. 174-185.
- Leite, J.; E. Fonseca; O. Feiler; G. Sodre; R. Valle; P. Marrocos e M. Nascimento. 2010. Cultivo do cacauzeiro nas regiões semi-áridas no Brasil: verdades e mitos. Sociedade Brasileira de Fruticultura- SBF. 14 p.

- López, P. 2011. Programa estratégico para el desarrollo rural sustentable de la región sur – sureste de México: Trópico Húmedo. Paquete tecnológico cacao (*Theobroma cacao* L.) producción de planta. Sagarpa. Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias – Inifap. Centro de Investigación Regional – Golfo Centro. Campo Experimental Huimanguillo, Tabasco. México. 8 p.
- Machado, R.; P. Alvim e L. Milde. 1981. Reações fisiológicas do cacauero a deficiência de água no solo. En: Proceeding 7th International Cocoa Research Conference. Douala, Cameroun-1979. 702 p.
- Medeiros, Z.; W. Silva e M. Vogel. 1987. Atividades das raízes finas de cacaueros em função da hidroperiodicidade. Rev. Theobroma 17:233-241.
- Medrano, H.; J. Bota; J. Cifre; J. Flexas; M. Ribas-Carbó y J. Gulías. 2007. Eficiencia en el uso del agua por las plantas. Investigaciones Geográficas, ISSN: 0213-4691. Instituto Universitario de Geografía. Universidad de Alicante. (43). 63 – 84.
- Mejía F. 2000. Aspectos ecofisiológicos relacionados con el cultivo de cacao. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria- CORPOICA. En: Tecnología para el mejoramiento del sistema de producción de cacao. Bucaramanga, Colombia. pp. 26-32.
- Mielke, M.; A. Almeida and F. Gomes. 2005. Photosynthetic traits of five neotropical rainforest tree species: interactions between light response curves and leaf-to-air vapour pressure deficit. Braz. Arch. Biol. Technol. 48:815-824.
- Minambiente. 2000. Primer informe nacional de Implementación de la Convención de las Naciones Unidas de Lucha contra la desertificación y la sequía. Ministerio del Medio Ambiente-Minambiente. Colombia. 84 p.
- Moser, G.; C. Leuschner; D. Hertel; D. Hölscher; M Köhler; D. Leitner; B. Michalzik; E. Prihastanti; S. Tjitrosemito and L. Schwendenmann. 2010. Response of cocoa trees (*Theobroma cacao*) to a 13-month desiccation period in Sulawesi, Indonesia. Agroforestry Systems. (79): 171-187.
- Muller, M.; P. Serrano-Minar and B. Biehl. 1992. Photosynthetic characteristics during development of leaves of *Theobroma cacao* L. Acta Physiologiae Plantarum 85(3): 132-140.
- Muller, M. e B. Biehl. 1993. Mudanças na capacidade fotossintética de folhas de cacauero (*Theobroma cacao* L.) influenciadas pela intensidade de luz durante o período de vida. En: Proceedings 11th International cocoa research conference. Yamoussoukro, Republique de Cote D'ivoire. pp. 597-605.
- Muller, M. e R. Valle. 2012. Ecofisiologia do cultivo do cacauero pp. 31 – 66. En: Valle, R. ed. Ciência, tecnologia e manejo do cacauero, 2ed. Brasília, DF. CEPLAC/CEPEC/SEFIS. 688 p.
- Muñoz, F. and J. Beer. 2001. Fine root dynamics of shaded cacao plantations in Costa Rica. Agrofor. Syst. 51:119-130.

- Murray, M. 2008. Using degree days to time treatments for insect pests. Fact Sheet. Utah State University Extension and Utah Plant Pest Diagnostic Laboratory, IPM. 05-08. 5 p.
- Niemenak, N.; C. Cilas; C. Rohsius; H. Bleiholder; U. Meier and R. Lieberei. 2010. Phenological growth stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH scale. Journal compilation. Association of Applied Biologists. ISSN 0003-4746. Ann Appl Biol (156): 13 – 24.
- Okali, D. and J. Owusu. 1975. Growth analysis and photosynthetic rates of cocoa (*Theobroma cacao* L.) seedlings in relation to varying shade and nutrient regimes. Ghana J. Agric. Sci. 8:51-67.
- Orchard, J.; H. Collin and K. Hardwich. 1980. Biochemical and physiological aspects of leaf development in cocoa (*Theobroma cacao*). IV. Changes in growth inhibitors. Plant Sci. Lett. 18:299-305.
- Orchard, J. and M. Saltos. 1988. The growth and water status of cacao during its first year of establishment under different methods of soil water management. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference. Santo Domingo, Dominican Republic. pp. 193-198.
- Owusu, J. 1978. Light requirements of cocoa: a review. In: Proc. Int. Conf. Cocoa and Coconuts, Kuala Lumpur, Malaysia, pp.112-121.
- Palencia, G. y I. Galvis. 2007. Cultivo de cacao, preguntas y respuestas del sistema productivo del cacao. Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria-Corpoica. 28 p.
- Pallardy, S. 2008. Physiology of woody plants. 3rd ed. Academic Press. Burlington. pp. 107 – 166.
- Paredes. M. 2004. Manual del cultivo de cacao. Ministerio de Agricultura del Perú. Programa para el desarrollo de la Amazonia-Proamazonia. 83 p.
- Pascual, V.; R. Valls y R. Solá. 2009. Cacao y chocolate: ¿un placer cardiosaludable?. Clinica e Investigación en Arteriosclerosis. Vol. 21 (4). pp. 198-209.
- Pereyra, G. 2007. Eficiencia de uso de Agua en diferentes cultivares de germoplasma de cacao (*Theobroma cacao* L.) en Venezuela. Trabajo especial de grado. Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. 64 p.
- Pereyra, G.; V. Villalobos; O. Rondón; I. Chacón; R. Jaimez y W. Tezara. 2007. Intercambio gaseoso en diferentes cultivares de cacao. XVII Congreso de Botánica de Venezuela. Maracaibo, Venezuela. pp. 669-672
- Pessaraki, M. 2002. Handbook of plant and crop physiology. Second Edition. Marcel Decker Inc. New York. 973 p.
- Pinzón, J.; J. Rojas, F. Rojas, O. Ramírez, F. Moreno y G. Castro. 2012. Guía técnica para el cultivo del cacao. 5ta edición. Federación Nacional de Cacaoteros. Bogotá, 192 p.

- Posada, M.; V. Pineda y A. Correal. 2001. El chocolate y salud cardiovascular. Revista Perspectivas en nutrición humana. Universidad de Antioquia. N° 4. ISSN 0124-4108.
- Qadir, G.; M. Cheema, F. Hassan, M. Ashraf and M. Wahid. 2007. Relationship of heat units accumulation and fatty acid composition in sunflower. Pakistan Journal of Agricultural Sciences 44(1): 24-29.
- Rada, F.; R. Jaimez; C. García-Núñez; A. Azócar and M. Ramírez. 2005. Water relations and gas exchange in *Theobroma cacao* var. Guasare under periods of water deficit. Rev. Fac. Agron. (LUZ). 22: 112 – 120.
- Raja Harun, R. and K. Hardwick. 1988a. The effect of prolonged exposure to different light intensities on the photosynthesis of cocoa leaves. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987. Santo Domingo, Dominican Republic. pp. 205-209.
- Raja Harun, R. and K. Hardwick. 1988b. The effect of different temperatures and water vapour pressure deficits on photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. In: Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987. Santo Domingo, Dominican Republic. pp. 211-214.
- Rawson, H. and H. Gómez. 2000. Irrigated wheat. Managing your crop. Food and Agriculture Organization of the United Nations. ISBN 92-5-104488-0. Rome, Italy. 120 p.
- Reigosa, M.; N. Pedrol; y A. Sánchez. 2004. La Ecofisiología vegetal una ciencia de síntesis. Thomson. ISBN: 84-9732-267-3. 1216 p.
- Rojas, F.; E. Sacristán y J. Peinado. 2009. Guía ambiental para el cultivo del cacao. Federación Nacional de Cacaoteros y Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural. Bogotá. 110 p.
- Rojas, J. 2012. Actualidad del Cacao en Colombia, Federación Nacional de Cacaoteros-Fedecacao, Bucaramanga, Colombia. 33 p.
- Riaño, N.; G. Tangarife, O. Osorio, J. Giraldo, C. Ospina, D. Obando, L. Gómez y L. Jaramillo. 2005. Crecimiento de especies forestales en el trópico- CREF. V. 1.0. Modelo de crecimiento y captura de carbono para especies forestales en el trópico. Centro Nacional de Investigaciones de Café- Cenicafé. Fondo Nacional del Café. Manizales, Colombia. 51 p.
- Ryugo, K. 1993. Fruticultura: ciencia y arte. Editorial AGT. S.A. México. 460 p.
- Sale, P. 1970. Growth, flowering, and fruiting of cacao under controlled soil moisture conditions. J. Hort. Sci. 45:99-118.
- SAS. Institute Inc. 2003. Proceedings of the Twenty-Eighth Annual SAS® Users Group International Conference. Cary, NC: SAS Institute Inc.
- Sena Gomes, A.; T. Kozlowski and P. Reich. 1987. Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. catongo seedlings to air humidity. New Phytol. 107:591-602.

- Serrano, P. and B. Biehl. 1996. Light stress on cocoa (*Theobroma cacao* L.) fluorometric measurements under different light conditions in the field. Proceedings of the 12th International Cocoa Research Conference Salvador, Bahia. Braz. 17-23 November. pp. 583-588.
- Sicher, R.; D. Timlin and B. Bailey. 2012. Responses of growth and primary metabolism of water-stressed barley roots to rehydration. *Journal of plant physiology*. (169): 686-695.
- Silva, W. and J. Kummerow. 1998. Fine-root growth and longevity in a cacao (*Theobroma cacao* L.) plantation. *Agrotropica* 10:31-34.
- Siqueira, P.; M. Muller e A. Pinho. 1987. Efeito da irrigação na produtividade do cacauzeiro. *Anais do XVI congresso Brasileiro de Engenharia Agrícola*. pp. 116-127.
- Skirycz, A. and D. Inzé. 2010. More from less: plant growth under limited water. *Current Opinion in Biotechnology* (21): 197-203.
- Snyder, R.; D. Spano; C. Cesaraccio and P. Duce. 1999. Determining degree-day thresholds from field observations. *International Journal of Biometereology*. 42: 177-182.
- Somarriba, E. 2004. ¿Cómo evaluar y mejorar el dosel de sombra en cacaotales?. *Revista Agroforestería en las Américas* No 41-42. pp. 122 -130.
- Stassen, P.; B. Snijder and Z. Bard. 1999. Results obtained by pruning overcrowded avocado orchards. *Revista Chapingo*. 5: 165-171.
- Suárez, Y. y F. Aranzazu. 2010. Manejo de las enfermedades del cacao (*Theobroma cacao* L.) en Colombia, con énfasis en monilia (*Moniliophthora roreri*). *Unión temporal de cacao-Colombia dos*. Corpoica y Federación Nacional de Cacaoteros. 90 p.
- Taiz, L. and E. Zeiger. 2010. *Plant physiology*. Sinauer Associates. Fifth Edition. New York. 782p.
- Taylor, S. and P. Hadley. 1988. Relation between root and shoot growth in cocoa (*Theobroma cacao*) grown under different shade regimes. In: *Proceeding: 10th international Cocoa Research Conference-1987*. Santo Domingo, Dominican Republic. pp.77-183.
- Tezara, W., O. Marín; G. Pereyra; V. Villalobos; I. Coronel; R. Urich; E. Rengifo and E. Medina. 2007a. Variación estacional del intercambio gaseoso de siete especies de xerófitas en la península de Paraguaná. *VII Congreso Venezolano de Ecología*, Puerto Ordaz.
- Tezara, W.; O. Marín; R. Colombo; S. Irazábal; G. Pereyra and V. Villalobos. 2007b. Variación en la respuesta fotosintética a la sequía en especies de un mismo género en tres diferentes formas de vida. *IV Congreso Colombiano de Botánica*. Medellín, Colombia. 22-27 de Abril.
- Tezara, W.; S. Driscoll and D. Lawlor. 2008a. Partitioning of photosynthetic electron flow between CO<sub>2</sub> assimilation and O<sub>2</sub> reduction in sunflower plants under water deficit. *Photosynthetica* 46 (1): 127-134.

- Tezara, W.; G. Pereyra; O. Marín; V. Villalobos; S. Irazábal; A. González; R. Colombo; R. Urich; I. Coronel y A. Herrera. 2008b. Variación interespecífica en la respuesta fotosintética en diferentes formas de vida en zonas áridas y eficiencia de uso de agua en 32 accesiones de cacao. Memorias del Instituto de Biología Experimental. Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. Caracas, Venezuela. Ediciones IBE. (5): 233 – 236.
- Tezara, W.; I. Coronel; R. Urich; O. Marín; R. Jaimez y L. Chacón. 2009. Plasticidad ecofisiológica de árboles de cacao (*Theobroma cacao* L.) en diferentes ambientes de Venezuela. III CLAE e IX CEB, São Lourenço – MG. Brasil. 5 p.
- Valle, R. 2007. Ciência, tecnologia e manejo do cacauero. Ilhéus. ISBN 8560830006. CEPLAC/CEPEC. Brasil. 467 p.
- Vespa, A. 2008. Relaciones hídricas e intercambio gaseoso en *Theobroma cacao* en dos tipos de suelos. Trabajo especial de grado. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela. 69 p.
- Wolstenholme, B. 1987. Some aspects of avocado research world-wide. South African Avocado growers Association Yearbook. 10: 8-11.
- Wood, G. and R. Lass. 2001. Environment. In: Wood, G. and R. Lass. Cocoa. 4th edition. Wiley-Blackwell. ISBN: 978 0 632 06398–7. pp. 38 – 78.
- Xu, D. and Y. Shen. 2005. External and Internal Factors Responsible for Midday Depression of Photosynthesis. En: Pessaraki, M. (ed.). Handbook of Photosynthesis. CRC Press Taylor & Francis Group. FL. USA. pp. 451-459.
- Zuidema, P.; P. Leffelaar; W. Gerritsma; L. Mommer and N. Anten. 2005. A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): model presentation, validation and application. Agric. Syst. 84:195-225.