

UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

Efecto de la carga de frutos sobre el crecimiento, desempeño fisiológico, producción de la planta y composición bioquímica de la almendra de *Coffea arabica* L

Andrés Felipe León Burgos

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía
Bogotá, Colombia

2023

Efecto de la carga de frutos sobre el crecimiento, desempeño fisiológico, producción de la planta y composición bioquímica de la almendra de *Coffea arabica* L

Andrés Felipe León Burgos

Tesis o trabajo de investigación presentada(o) como requisito parcial para optar al título
de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director (a):

PhD. Helber Enrique Balaguera López

Codirector (a):

M.Sc. José Raúl Rendón Sáenz

Línea de Investigación: Fisiología de cultivos

Grupo de Investigación: Agronomía-Cenicafé

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agrarias, Departamento de Agronomía

Bogotá, Colombia

2023

Dedicatoria

*A mis padres Gladys y Luis, hermana Luisa,
por su apoyo incondicional, amor y compañía, y en
especial, a mi Luna por alegrar mis días*

Declaración de obra original

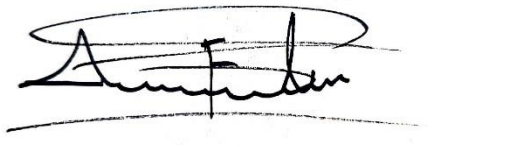
Yo declaro lo siguiente:

He leído el Acuerdo 035 de 2003 del Consejo Académico de la Universidad Nacional. «Reglamento sobre propiedad intelectual» y la Normatividad Nacional relacionada al respeto de los derechos de autor. Esta disertación representa mi trabajo original, excepto donde he reconocido las ideas, las palabras, o materiales de otros autores.

Cuando se han presentado ideas o palabras de otros autores en esta disertación, he realizado su respectivo reconocimiento aplicando correctamente los esquemas de citas y referencias bibliográficas en el estilo requerido.

He obtenido el permiso del autor o editor para incluir cualquier material con derechos de autor (por ejemplo, tablas, figuras, instrumentos de encuesta o grandes porciones de texto).

Por último, he sometido esta disertación a la herramienta de integridad académica, definida por la universidad.

A handwritten signature in black ink, appearing to read 'Andrés Felipe León Burgos', written over a horizontal line.

Nombre: Andrés Felipe León Burgos

Fecha: 23 de noviembre del 2023

Agradecimientos

Deseo expresar mis sinceros agradecimientos:

A la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia y en su nombre al Centro Nacional de Investigaciones de Café – Cenicafé, por su apoyo en la financiación del proyecto de investigación asociado a la disciplina de Fitotecnia con código FIT102035.

A los tutores Helber Enrique Balaguera López y José Raúl Rendón Sáenz, por su guía, amistad, colaboración y valiosa dirección durante el transcurso de la maestría y trabajo de investigación.

A los doctores Álvaro Gaitán Bustamente, José Ricardo Acuña y Siavosh Sadeghian Khalajabadi, por su apoyo y asesoramiento durante la planeación y formulación del trabajo de investigación.

A Luis Carlos Imbachi Quinchua y Rubén Darío Medina, por su asesoramiento y apoyo en los métodos y análisis estadísticos del presente trabajo de investigación.

Un agradecimiento muy especial, a los compañeros Alexander Jaramillo Jiménez, Valentina Osorio Pérez, Carlos Andrés Unigarro Muñoz, Vanessa Catalina Díaz y Aristóteles Ortiz, por su apoyo y asesoría en los métodos analíticos empleados para las mediciones realizadas en el presente estudio.

A Oscar Jaime Loaiza y Luis Miguel Constantino por el registro fotográfico, y a Ninibeth Sarmiento por el suministro de los datos climáticos de la estación meteorológica.

Por último, quiero agradecer a la Disciplina de Experimentación de Cenicafé, en particular, a Carlos Gonzalo Mejía y Jhon Félix Trejos Pinzón por su apoyo en el manejo agronómico del cultivo en campo.

Resumen

Efecto de la carga de frutos sobre el crecimiento, desempeño fisiológico, producción de la planta y composición bioquímica de la almendra de *Coffea arabica* L

El incremento de la carga de frutos en las plantas de café, afecta el crecimiento vegetativo, las concentraciones de nutrientes, clorofilas y azúcares solubles a nivel foliar, y la composición bioquímica de las almendras. El objetivo de esta investigación fue evaluar el efecto de la carga de frutos sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas de *C. arabica*, en etapa de producción, en un cultivo ubicado en la zona central cafetera colombiana. Se empleó plantas de la variedad "Cenicafé 1" de tres años de edad después de establecidas en campo, las cuales, se sometieron a nueve tratamientos con diferentes intensidades de cargas de frutos aplicados en toda la planta (desde el 20% hasta 100%), bajo un diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones. Se realizaron mediciones de crecimiento vegetativo y reproductivo, intercambio de gases, concentración de nutrientes, clorofilas y azúcares solubles en las hojas, acumulación de biomasa seca y mediciones bioquímicas en las almendras. Se determinó que con cargas de frutos del 100% se afectó de manera significativa y con disminuciones el crecimiento vegetativo aéreo, el contenido de clorofilas foliar, concentraciones de macronutrientes y micronutrientes, así como la relación del área foliar específica-RAE, área foliar específica-AFE y cantidad de frutos mal formados. Asimismo, se observaron disminuciones lineales de la tasa de crecimiento de las ramas, azúcares solubles en hojas y almendras, reducciones de ácidos orgánicos y alcaloides en las almendras. Con estos resultados se evidenció el efecto de las altas cargas de frutos en el desempeño fisiológico y crecimiento vegetativo de la planta, así como en la composición bioquímica de las almendras de la variedad "Cenicafé 1" ampliamente sembrada en la caficultura de Colombia.

Palabras clave: relación área foliar por fruto, intercambio de gases foliar, azúcares solubles, partición de masa seca, contenido bioquímico en granos

Abstract

Effect of the fruit load on growth, physiological performance, plant production, and bean biochemical composition of *Coffea arabica* L

The increased fruit loads in the coffee trees affects the vegetative growth, the concentrations of nutrients, chlorophylls, and soluble sugars at the foliar level, as well as the biochemical composition of the bean. The objective of this research was to evaluate the effect of fruit load on the growth and development of *C. arabica* coffee plants at the production stage located in the central Colombian coffee zone. The evaluations were carried out on three-year-old "Cenicafé 1" variety plants established under field conditions and were subjected to nine treatments with different intensities of fruit loads applied whole-plant-level (20% until 100%) under a completely randomized experimental design with six repetitions. Measurements of vegetative and reproductive growth, gas exchange, and content of nutrients, chlorophylls, and soluble sugars in the leaves were performed; additionally, the accumulation of dry biomass and bean biochemical content also were analyzed. It was determined that with 100%-fruit loads, the vegetative shoot growth, the concentrations of chlorophylls, macronutrients, and micronutrients, and the specific leaf area ratio-LAR were significantly affected, as well as the significant increase of the specific leaf area-SLA and malformed fruits were reported. Likewise, linear decreases in the growth rate of the branches, soluble sugars in leaves and beans, and reductions in organic acids and alkaloids are evident. The results indicated that the high fruit loads alter the physiological performance and vegetative plant growth, and biochemical composition of beans from coffee cv "Cenicafé 1" plants widely sown in the coffee growing areas of Colombian

Keywords: leaf-to-fruit ratio, leaf gas exchanges, soluble sugars, dry mass partitioning, bean biochemical content

Contenido

	Pág.
Introducción	19
Bibliografía	24
Capítulo 1: Comportamiento del crecimiento de las plantas de café de acuerdo con la carga de frutos.	27
1.1 Resumen	27
1.2 Introducción	28
1.3 Materiales y métodos	30
1.3.1. Área de estudio, material vegetal y condiciones de crecimiento	30
1.3.2. Diseño experimental y tratamientos	33
1.3.3. Mediciones	34
1.3.3.1. Crecimiento de órganos vegetativos	34
1.3.3.2. Crecimiento de órganos reproductivos	35
1.3.4. Análisis estadísticos	36
1.4 Resultados	36
1.4.1 Crecimiento y desarrollo de órganos vegetativos	36
1.4.2 Crecimiento y desarrollo de órganos reproductivos	40
1.5 Discusión	42
1.6 Conclusiones	46
1.7 Referencias	47
Capítulo 2: Desempeño fotosintético, estatus nutricional y partición de biomasa seca de las plantas de café en respuesta a la carga de frutos.	51
2.1. Resumen	51
2.2. Introducción	52
2.3. Materiales y métodos	54
2.3.1. Condiciones climáticas	54
2.3.2. Mediciones	55
2.3.2.1. Intercambio de gases	55
2.3.2.2. Análisis nutricional foliar	56
2.3.2.3. Determinación de clorofilas y azúcares solubles totales	57
2.3.2.4. Medidas de crecimiento	58
2.3.3. Análisis estadísticos	58
2.4. Resultados	59
2.4.1. Intercambio de gases foliar	59
2.4.2. Estatus nutricional, contenido de clorofilas y azúcares solubles a nivel foliar	62

2.4.3. Dinámica de acumulación de biomasa seca e índices de crecimiento	67
2.5. Discusión	71
2.6. Conclusiones.....	78
2.7. Referencias.....	78
Capítulo 3: Producción de café y composición bioquímica de la almendra en función de la carga de frutos.....	82
3.1. Resumen.....	82
3.2. Introducción.....	83
3.3. Materiales y métodos.....	85
3.3.1. Producción por planta.....	85
3.3.2. Determinación de compuestos bioquímicos.....	85
3.3.2.1. Preparación de las muestras.....	85
3.3.2.2. Azúcares solubles	86
3.3.2.3. Ácidos orgánicos.....	87
3.3.2.4. Alcaloides	87
3.3.3 Análisis estadísticos	88
3.4 Resultados.....	88
3.4.1. Rendimientos por planta.....	88
3.4.2. Concentraciones de azúcares, ácidos orgánicos y alcaloides en las almendras	90
3.5. Discusión	95
3.6. Conclusiones	99
3.7. Referencias	99
Conclusiones generales	103
Modelo conceptual.....	104
Perspectivas	107

Lista de figuras

	Pág.1.
Figura 1. Variaciones del brillo solar (a), precipitación (b), temperatura media-Tmedia (c), temperatura máxima-Tmáx (d) y humedad relativa (e) según el tiempo transcurrido desde el inicio de los tratamientos. Cada punto representa la media (n=30) ± error estándar ...	31
Figura 2. Efecto de la carga de frutos en el número de hojas totales-NHT (a), área foliar-AF (b) y relación del área foliar sobre fruto-RAF/F (c) en función de los días de desarrollo del fruto-DDF. Las mediciones de crecimiento fueron realizadas en las ramas de los árboles de café crecidos en campo. Cada punto representa la media (n=24) ± error estándar. Para cada tiempo de desarrollo del fruto, los asteriscos denotan diferencias entre los tratamientos según prueba Tukey (p< 0,05).	37
Figura 3. Efecto de la carga de frutos en el número de nudos totales-NNVT (a), número de hojas totales-NHT (b), área foliar-AF (c) y relación del área foliar sobre el fruto-RAF/F (d) en la etapa de madurez fisiológica (BBCH79). Las mediciones de crecimiento fueron realizadas en las ramas de los árboles de café crecidos en campo. Los datos representan la media (n=24) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey (p< 0,05)	39
Figura 4. Tasa absoluta promedio de la longitud de las ramas plagiotrópicas en función de la carga de frutos durante la etapa de madurez fisiológica (BBCH79). Cada punto representa la media (n=24).	40
Figura 5. Número de frutos por rama durante la etapa de maduración de cosecha según la carga de frutos. Cada barra representa la media (n=24) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Games-Howell's (p< 0,05).	41
Figura 6. Peso del fruto (a) y diámetro del fruto (b) según la carga de frutos. Las mediciones fueron realizadas durante el estado de maduración de cosecha (BBCH88). Cada barra representa la media (n=6) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey (p< 0,05).	41
Figura 7. Porcentaje de vaneamiento según la carga de frutos. Las mediciones fueron realizadas durante el estado de maduración de cosecha (BBCH88). Cada barra representa la media (n=6) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey (p< 0,05).	42
Figura 8. Condiciones de radiación fotosintéticamente activa-RFA (a), brillo solar (b), temperatura media-Tmedia (c) y déficit de presión de vapor-DPV (D) según la escala fenológica del desarrollo del fruto.....	55

- Figura 9.** Respuesta de la carga de frutos en las tasas fotosintéticas-A (a), conductancia estomática-gs (b), concentración de carbono intracelular-Ci (c), transpiración-T (d) y uso eficiente del agua extrínseco-UEAe (e) de acuerdo con las etapas fenológicas del desarrollo del fruto. Cada barra representa la media (n=8) ± error estándar. En los recuadros se muestran los valores promedio de A, gs, Ci, T y UEAe. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tiempo fenológico del desarrollo del fruto según la prueba Tukey ($p < 0,05$)..... 61
- Figura 10.** Efecto de la carga de frutos en la concentración foliar de nitrógeno-N, fósforo-P (b), potasio-k (c), magnesio-Mg (d) y azufre-S (e) durante las etapas fenológicas de los frutos BBCH71 y BBCH79. Cada barra representa la media (n=3) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$). 63
- Figura 11.** Efecto de la carga de frutos en la concentración foliar de hierro-Fe (a), manganeso-Mn (b), cobre-Cu (c) y zinc-Zn (d) durante las etapas fenológicas de los frutos BBCH71 y BBCH79. Cada barra representa la media (n=3) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$). 65
- Figura 12.** Concentración de clorofilas totales (a) e índice de estabilidad de clorofilas totales-IEC según la carga de frutos. Las medidas fueron realizadas en hojas completamente desarrolladas evaluadas durante la etapa fenológica BBCH79. Cada barra representa la media (n=4) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$). 66
- Figura 13.** Concentración de azúcares solubles totales según la carga de frutos. Las medidas fueron realizadas en hojas completamente desarrolladas evaluadas durante la etapa fenológica BBCH79. Cada punto representa la media (n=4)..... 67
- Figura 14.** Efecto de la carga de frutos en la partición de biomasa seca durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 (a) y BBCH79 (b). Cada barra representa la media (n=12) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$). 68
- Figura 15.** Efecto de la carga de frutos en la masa seca total (a), relación del área foliar específica-RAE (b) y área foliar específica-AFE (c) durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 y BBCH79. Datos son la media (n=12) ± error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$)..... 70
- Figura 16.** Análisis de correlación de Spearman fue calculado para evaluar la relación entre las cargas de frutos y medidas de crecimiento en los árboles de café crecidos en campo. Los coeficientes encima de la diagonal de la matriz demuestran el grado de correlación y los asteriscos denotan los cambios estadísticos para significancia de * $p < 0,05$, ** $p < 0,001$ y *** $p < 0,0001$. Debajo de la diagonal de la matriz se muestra los gráficos de dispersión de las medidas de crecimiento. 71
- Figura 17.** Producción anual de café cereza por planta de acuerdo con la carga de frutos. Cada dato es la media (n=6) ± error estándar. Las letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre los tratamientos según la prueba Tukey ($p < 0,05$). 89

Figura 18. Comparación de la producción de café cereza por planta en el semestre 1 (a) y semestre 2 (b) de acuerdo con la carga de frutos. Cada dato es la media (n=6) ± error estándar. Las letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre los tratamientos según la prueba Tukey (p< 0,05).	90
Figura 19. Mapa de calor de los compuestos bioquímicos relacionadas con la calidad en taza del café en función de la carga de frutos. Para la interpretación, contenidos bajos cercanos a - 1 son mostrados en color azul, valor 0 indica contenidos intermedios y están de color verde, y valores altos cercanos a 1 con color amarillo.	91
Figura 20. Cambios en las concentraciones de sacarosa (a), glucosa (b) y fructosa (c) en relación a la carga de frutos. Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).....	93
Figura 21. Modificación del contenido de ácidos orgánicos en relación a la carga de frutos. Se determinaron las concentraciones de cítrico (a), málico (b), quínico (c), acético (d) y láctico (e). Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).	94
Figura 22. Concentración de cafeína (a) y trigonelina (b) en relación a la carga de frutos. Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).	95
Figura 23. Modelo conceptual del efecto de la carga de frutos en los árboles de café variedad Cenicafé 1. Flechas de color rojo y azul indican efectos negativos o positivos determinados en el crecimiento, acumulación de nitrógeno y potasio foliar, mediciones bioquímicas en las hojas y almendras.....	104

Lista de tablas

Pág.

Tabla 1. Propiedades físicas y químicas del suelo en el que fue establecida la plantación del cultivo de café.....	32
Tabla 2. Efecto de la carga de frutos en el contenido de los compuestos succínico, tartárico y teobromina determinados en la almendra de café. Cada dato representa la media (n=3) \pm error estándar.....	92

Lista de Símbolos y abreviaturas

Abreviaturas

Abreviatura	Término
DDF	Días de desarrollo del fruto
NNVT	Número de nudos vegetativos totales
AF	Área foliar total
NHT	Número de hojas totales
RAF/F	Relación de área foliar/fruto
TALR	Tasa Absoluta promedio de la longitud de las ramas plagiotrópicas
A	Tasa fotosintética neta
g_s	Conductancia estomática
C_i	Concentración de carbono intracelular
T	Transpiración
UEA _e	Uso eficiente del agua extrínseco
IES	Índice de estabilidad de clorofilas
MST	Masa seca total
RAE	Relación del área foliar específica
AFE	Área foliar específica

Introducción

Coffea arabica L. en conjunto con *Coffea Canephora* Pierre & Froehner, son las especies de café más consumidas y ampliamente sembradas a nivel mundial (Jawo et al., 2022; ICO, 2023). Se estima que alrededor de 60 países ubicados en la región tropical y más de 120 millones de personas sustentan su actividad económica en la producción de café (Läderach et al., 2017; Jawo et al., 2022). El café de *C. arabica* es el producto agrícola más comercializado por su mayor demanda en consumo debido a su alta calidad en taza (Chemura et al., 2021) y de esta manera, el mercado de café en Colombia se ha especializado con esta especie, constituyéndose como el tercer país mayor productor y uno de los líderes en café de alta calidad a nivel mundial (Bastianin et al., 2018; Ceballos-Sierra y Dall'Erba, 2021).

En Colombia para el año 2022, la producción se estimó en 13,5 millones de sacos de 60 kg de café verde y con una proyección de área de siembra de 840 mil hectáreas (FNC, 2022). Es uno de los cultivos más importantes para la economía del país y es soportado por 540 mil familias y 604 municipios que producen café (Leibovich et al., 2022). Es sembrado en rangos altitudinales entre los 800 a 1.900 msnm y se ha reportado que existe una complejidad climática con variabilidad temporal en las condiciones ambientales, la cual, limita la expresión de un mayor potencial productivo a través del manejo agronómico y esto podría estar relacionado con las brechas de producción que se registran con respecto a Brasil y Vietnam; principales productores a nivel mundial (García et al., 2014).

Las condiciones climáticas como radiación solar, temperatura, disponibilidad hídrica en el suelo, humedad en la atmósfera, entre otros, son los factores que más influyen sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas de café (Bote y Vos, 2017; DaMatta, 2018; Ahmed et al., 2021). Características como su distribución, intensidad y duración pueden beneficiar o perjudicar el crecimiento de los órganos de la planta, por ejemplo, el déficit hídrico en el suelo favorece el desarrollo floral, mientras que puede reducir el crecimiento vegetativo y el llenado de los frutos (Hameed et al., 2020; Molina y Medina, 2022). Adicionalmente, en la zona cafetera colombiana y en regiones ecuatoriales, no hay una alternancia bien definida de periodos secos y húmedos (DaMatta et al., 2007). Esta condición permite que el crecimiento y desarrollo de los diferentes órganos sea de forma simultánea y continua en algunas épocas del año; aspecto que corresponde a la fase de superposición de etapas vegetativa y reproductiva del cultivo de café (Arcila et al., 2002).

En la fase de superposición de etapas para el cultivo de café bajo condiciones de campo, se presentan simultáneamente la formación de nudos vegetativos, raíces, hojas, estructuras florales y frutos en diferente estado de desarrollo (Cannell, 1985; González et al., 2014). Esta situación ocasiona una competencia por la partición y asignación de los fotoasimilados en los diferentes órganos vertederos, lo que puede implicar una disminución en la formación de área foliar, yemas florales, diferencias en el desarrollo del fruto y, en consecuencia, afectar la cantidad y calidad de las futuras cosechas (Arcila, 2007; DaMatta et al., 2008).

De acuerdo con lo anterior, se ha constatado que los frutos de café extraen la mayor parte de los fotoasimilados de las hojas, excepto las ubicadas en la parte terminal de las ramas y del crecimiento apical u ortotrópico (Cannell, 1985; Unigarro et al., 2022). Las hojas constituyen uno de los órganos fuentes primarios para proveer compuestos carbonados y requerimientos nutricionales a los frutos de café

(DaMatta et al., 2008). De hecho, en las hojas completamente desarrolladas entre 60 a 120 días después de su emergencia, se han reportado las mayores tasas de intercambio gaseoso, las cuales, pueden remobilizar alrededor del 50% del nitrógeno y potasio hacia el crecimiento de los frutos (Fiho y Malavolta, 2005; Gómez, 2012). Así mismo, las hojas que están próximas a las yemas productivas como aquellas ubicadas en otros nudos en la misma rama, son las encargadas de asimilar el CO₂, metabolizarlo a azúcares y posteriormente expórtalos hacia los frutos de café (Gómez, 2012).

El desarrollo de un fruto de café, necesita un área foliar aproximadamente de 20 cm² para su llenado y así evitar restringir el crecimiento vegetativo (DaMatta et al., 2008; Chaves et al., 2012). El área foliar juega un papel determinante en la interceptación de luz y producción de fotoasimilados y, en consecuencia, influye en procesos como el crecimiento, eficiencia fotosintética, evapotranspiración y uso eficiente de agua y nutrientes (Unigarro-Muñoz et al., 2015). Sin embargo, en la etapa de expansión acelerada del crecimiento en el fruto, existe una mayor translocación de los fotoasimilados, puesto que los frutos de café actúan como vertederos prioritarios, y la acumulación de biomasa puede ser cuatro veces mayor en comparación con la asignada al crecimiento vegetativo en la rama o en el árbol, durante un ciclo de producción anual (Vaast et al., 2005; DaMatta et al., 2008). Esto indica que las plantas de café tienden a desarrollar una mayor demanda de vertederos por los frutos, que el suministro de fuentes (hojas), como ha sido corroborado con el incremento en la cantidad de frutos conforme avanzan las cosechas o edad de la planta (Bote y Vos, 2016; Unigarro et al., 2022).

En la búsqueda de garantizar los requerimientos de la alta demanda de vertederos en las plantas de café, se ha demostrado que los frutos tienen la capacidad de realizar procesos fotosintéticos hasta su madurez fisiológica por medio de mecanismos enzimáticos como la ribulosa 1,5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RuBisCo) y fosfoenol piruvato carboxilasa (Ocampo et al., 2010). A través de estos

mecanismos ellos pueden producir hasta un 30% los costos de respiración diarios y aportar el 12% de los requerimientos del carbono total durante la etapa de llenado (Vaast et al., 2005; Ocampo et al., 2010). También se calculó que pueden contribuir hasta en un 20% en el área fotosintética total del árbol, cuando se incrementa la carga de frutos (Vaast et al., 2005) y esto se ha evidenciado con los aumentos en las tasas fotosintéticas que se registran en plantas con menor relación de órganos fuente/vertedero (Cunha, 2007; DaMatta et al., 2008; Unigarro et al., 2022).

Los efectos asociados a la elevada carga de frutos han sido explicados desde el desbalance de la relación fuente/vertedero, particularmente, en la relación funcional del área foliar requerida para el desarrollo de un fruto de café (DaMatta et al., 2008; Chaves et al., 2012), la influencia en la acumulación y partición de carbohidratos en los diferentes órganos de la planta (Franck et al., 2006; Avila et al., 2019), las medidas de intercambio de gases en las hojas (Unigarro et al., 2022), metabolismo de nitrógeno (Avila et al., 2020) y en el crecimiento de las ramas plagiotrópicas (Bote y Vos 2016; Almeida et al., 2021). También se ha demostrado que, durante eventos de floraciones de alta magnitud, se genera un disturbio fisiológico en el cultivo de café conocido como “paloteo” o agotamiento de la planta (Valencia, 1974; DaMatta et al., 2007).

El paloteo ha sido asociado en plantaciones de café a libre exposición solar y en las regiones ecuatoriales (Valencia, 1999; DaMatta et al., 2007). Esto genera una pérdida intensa de hojas, secamiento o muerte regresiva de ramas plagiotrópicas y producto del agotamiento de la planta, pueden aparecer otros patógenos asociados como la roya del cafeto (*Hemileia vastratix*), la muerte descendente del cafeto (*Phoma* sp y *Colletotrichum coffeanum*) y otros microorganismos que contribuyen a la muerte de tejidos o la pérdida de la planta bajo condiciones de campo (Leguizamón-Caicedo y Arcila-Pulgarín, 1991; DaMatta et al., 2007). Sin embargo, este problema ha sido ampliamente estudiado en países cafeteros como

Brasil, Costa Rica y Etiopía (Vaast et al., 2005; DaMatta et al., 2008; Chaves et al., 2012; Bote y Vos, 2016), mientras que en Colombia son pocos los estudios que confirman los efectos de la carga de frutos sobre el crecimiento y desarrollo de la planta, sumado a esto, en los años de alta cosecha se ha observado que los síntomas de agotamiento de la planta se acentúan en las plantaciones.

De acuerdo con lo anterior, el objetivo general de esta investigación fue evaluar el efecto de la carga de frutos sobre el crecimiento y desarrollo de las plantas de *C. arabica*, en fase de producción, en un cultivo ubicado en la zona central cafetera colombiana. Se propuso los siguientes objetivos específicos: *i)* describir la dinámica del crecimiento de las plantas de café según la intensidad de la carga de frutos, *ii)* evaluar el comportamiento fisiológico y estado nutricional de las plantas en respuesta a la carga de frutos y *iii)* determinar el efecto en la producción de café y composición bioquímica de la almendra de acuerdo con las diferentes intensidades de carga de frutos evaluadas en este estudio.

Por lo tanto, este documento es dividido por capítulos para dar alcance a cada uno de los objetivos específicos planteados anteriormente: capítulo 1: comportamiento del crecimiento de las plantas de café de acuerdo con la carga de frutos, donde se empleó el seguimiento del crecimiento vegetativo y reproductivo, capítulo 2: desempeño fotosintético, estado nutricional y partición de biomasa seca de las plantas de café en respuesta a la carga de frutos, el cual, se realizó en función de cuatro etapas fenológicas claves en el desarrollo del fruto y capítulo 3: producción de café y composición bioquímica de la almendra en función de la carga de frutos por medio de la acumulación de azúcares solubles, ácidos orgánicos y alcaloides vinculados a la calidad de la bebida del café.

Bibliografía

- Ahmed, S., Brinkley, S., Smith, E., Sela, A., Theisen, M., Thibodeau, C., Warne, T., Anderson, E., Van Dusen, N., Giuliano, P., Ionescu, K. E., & Cash, S. B. (2021). Climate Change and Coffee Quality: Systematic Review on the Effects of Environmental and Management Variation on Secondary Metabolites and Sensory Attributes of *Coffea arabica* and *Coffea canephora*. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.708013>
- Almeida, W. L., Ávila, R. T., Pérez-Molina, J. P., Barbosa, M. L., Marçal, D. M. S., de Souza, R. P. B., Martino, P. B., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & DaMatta, F. M. (2021). The interplay between irrigation and fruiting on branch growth and mortality, gas exchange and water relations of coffee trees. *Tree Physiology*, 41(1), 35-49. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa116>
- Arcila-Pulgarín, J., Buhr, L., Bleiholder, H., Hack, H., Meier, U., & Wicke, H. (2002). Application of the extended BBCH scale for the description of the growth stages of coffee (*Coffea* spp.). *Annals of Applied Biology*, 141(1), 19-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2002.tb00191.x>
- Arcila P, J. (2007). Capítulo 2. Crecimiento y desarrollo de la planta de café. Cap. 21-60 Pp. En Arcila P, J., Farfán V, F., Moreno B, A., Salazar G, L F & Hincapié G, E. (2007). Sistemas de producción de café en Colombia. Centro Nacional de investigaciones del café. Chinchiná, Caldas. 309 p. <http://hdl.handle.net/10778/720>
- Avila, R. T., Martins, S. C. V., Sanglard, L. M. V. P., dos Santos, M. S., Menezes-Silva, P. E., Detman, K. C., Sanglard, M. L., Cardoso, A. A., Morais, L. E., Vital, C. E., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., & DaMatta, F. M. (2020). Starch accumulation does not lead to feedback photosynthetic downregulation in girdled coffee branches under varying source-to-sink ratios. *Trees*, 34(1), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01893-8>
- Bastianin, A., Lanza, A., & Manera, M. (2018). Economic impacts of El Niño southern oscillation: Evidence from the Colombian coffee market. *Agricultural Economics*, 49(5), 623-633. <https://doi.org/10.1111/agec.12447>
- Bote, A. D., & Jan, V. (2016). Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees*, 30(4), 1275-1285. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1365-x>
- Bote, A. D., & Vos, J. (2017). Tree management and environmental conditions affect coffee (*Coffea arabica* L.) bean quality. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 83, 39-46. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2017.09.002>
- Cannell, M. G. (1985). Chapter 5. Physiology of the coffee crop. 108-134Pp. In Clifford, M. N. (Ed.). *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1>
- Ceballos-Sierra, F., & Dall'Erba, S. (2021). The effect of climate variability on Colombian coffee productivity: A dynamic panel model approach. *Agricultural Systems*, 190, 103126. <https://doi.org/10.1016/j.agsy.2021.103126>
- Cunha, R. L. (2007). Crescimento, metabolismo do carbono e partição de assimilados, em resposta à manipulação da razão fonte:dreno, em *Coffea arabica* L. sob condições de campo. <https://locus.ufv.br/handle/123456789/995>
- Chaves, A. R. M., Martins, S. C. V., Batista, K. D., Celin, E. F., & DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of

- field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.011>
- Chemura, A., Mudereri, B. T., Yalew, A. W., & Gornott, C. (2021). Climate change and specialty coffee potential in Ethiopia. *Scientific Reports*, 11(1), Article 1. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-87647-4>
- DaMatta, F. M., Ronchi, C. P., Maestri, M., & Barros, R. S. (2007). Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4), 485-510. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400014>
- DaMatta, F. M., Cunha, R. L., Antunes, W. C., Martins, S. C. V., Araujo, W. L., Fernie, A. R., & Moraes, G. A. B. K. (2008). In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist*, 178(2), 348-357. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02367.x>
- DaMatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5264-5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. (2020b). Publicaciones en Informe de Gestión. (2022). <https://federaciondefcafeteros.org/app/uploads/2022/12/Informe-del-Gerente-D.pdf> (consultado abril, 2023)
- Filho L, O. F. de, & Malavolta, E. (2003). Studies on mineral nutrition of the coffee plant (*Coffea arabica* L. cv. Catuaí Vermelho): LXIV. Remobilization and re-utilization of nitrogen and potassium by normal and deficient plants. *Brazilian Journal of Biology*, 63(3), 481-490. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842003000300014>
- Franck, N., Vaast, P., Génard, M., & Dauzat, J. (2006). Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology*, 26(4), 517-525. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.4.517>
- García L, J. C., Posada-Suárez, H., & Läderach, P. (2014). Recommendations for the Regionalizing of Coffee Cultivation in Colombia: A Methodological Proposal Based on Agro-Climatic Indices. *PLOS ONE*, 9(12), e113510. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0113510>
- Gómez G., L. F. (2012). Metabolismo de carbono y relación fuente-demanda en el cafeto (*Coffea arabica* L). Tesis de doctorado. Universidad Nacional de Colombia, Sede Medellín.
- González O, Hernán., Sadeghian K, Siavosh & Jaramillo R, Álvaro. (2014). Épocas recomendables para la fertilización de cafetales. *Avances Técnicos* 442: 1-12 p. <http://hdl.handle.net/10778/498>
- Hameed, A., Hussain, S. A., & Suleria, H. A. R. (2020). “Coffee Bean-Related” Agroecological Factors Affecting the Coffee. En J.-M. Mérillon & K. G. Ramawat (Eds.), *Co-Evolution of Secondary Metabolites* (pp. 641-705). Springer International Publishing. https://doi.org/10.1007/978-3-319-96397-6_21
- International Coffee Organization. Trade Statistics Table. (2023). Coffee production by exporting countries. https://www.ico.org/trade_statistics.asp?section=Statistics (Consultado Abril, 2023)
- Jawo, T. O., Kyereh, D., & Lojka, B. (2022). The impact of climate change on coffee production of small farmers and their adaptation strategies: A review. *Climate and Development*, 0(0), 1-17. <https://doi.org/10.1080/17565529.2022.2057906>
- Leibovich, J., Sánchez-Céspedes, L. M., Marín, Córdoba, C. C., Y. A., Méndez, J. D., & Izquierdo, J. M. (2022). Proyección de productores y de la población en hogares

- cafeteros a 2050. *Ensayos de Economía Cafetera*, 35(1), 9-95.
<https://doi.org/10.38141/10788/035-1-1>
- Leguizamón C., J. E., & Arcila P., J. (1991). Secamiento de ramas y frutos del cafeto y su relación con la roya. *Avances Técnicos* N° 166. Cenicafé. 4 Pp.
<https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/944>
- Molina, D. M., & Rivera, R. M. (2022). Identifying Coffea genotypes tolerant to water deficit. *Coffee Science - ISSN 1984-3909*, 17, e171994-e171994.
<https://doi.org/10.25186/v17i.1994>
- Ocampo A., D.M.; Riaño H., N.M.; López R., J.C.; López F., Y. (2010). Intercambio de dióxido de carbono y cambios bioquímicos del pericarpio durante el desarrollo del fruto del cafeto. *Cenicafé*, 61(4):327-343.
- Unigarro-Muñoz, C. A., Hernández-Arredondo, J. D., Montoya-Restrepo, E. C., Medina-Rivera, R. D., Ibarra-Ruales, L. N., Carmona-González, C. Y., Flórez-Ramos, C. P. (2015). Estimation of leaf area in coffee leaves (*Coffea arabica* L.) of the Castillo® variety. *Bragantia*, 74(4), 412-416. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0026>
- Unigarro, C. A. U., Bejarano, L. M. D., & Acuña, J. R. (2022). Effect of fruit load of the first coffee harvests on leaf gas exchange. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 51, e69865. <https://doi.org/10.1590/1983-40632021v5169865>
- Valencia A., G. (1974). El paloteo del cafeto. *Avances Técnicos* N° 82. Cenicafé. 2Pp.
<https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/873>
- Valencia A., G. (1999). Fisiología, nutrición y fertilización del cafeto. *Agroinsumos del café S.A.-Cenicafé*. 94 Pp.
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dautat, J., & Génard, M. (2005). Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 25(6), 753-760.
<https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.753>

Capítulo 1: Comportamiento del crecimiento de las plantas de café de acuerdo con la carga de frutos.

1.1 Resumen

El desbalance en los órganos fuente y vertedero, pueden afectar el desarrollo del área foliar y el crecimiento de los órganos vegetativos, en árboles de café con elevada carga de frutos. Por lo tanto, este estudio tiene como objetivo describir los cambios en la magnitud del crecimiento de las plantas de café en relación a diferentes intensidades de carga de frutos. Las evaluaciones se realizaron en árboles de café variedad “Cenicafé 1” con una edad de tres años establecidos en campo a libre exposición solar. Se evaluaron nueve cargas de frutos (tratamientos): desde 20% hasta 100% a nivel de toda la planta y en cada una de las ramas, bajo un diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones. Se realizaron mediciones del crecimiento vegetativo como número de hojas-NHT, área foliar-AF, tasa de crecimiento de las ramas-TALR y relación del área foliar por fruto-RAF/F, así como mediciones de crecimiento en órganos reproductivos. Se determinó que la carga de frutos del 100% afectó de manera significativa ($p < 0,05$) y con reducciones en la magnitud de las medidas asociadas al crecimiento vegetativo. Reducciones del 32% NHT y 19% de AF fueron reportadas para los árboles con el 100% de la carga de frutos. Sin embargo, el crecimiento vegetativo de los árboles con cargas del 20, 30 y 40% fueron afectados muy levemente. Estos resultados permiten identificar el grado de afectación del crecimiento de las plantas de café, cuando se incrementa eventualmente la carga de frutos en los años de alta producción.

1.2 Introducción

El café es una especie perenne C3 y su crecimiento bajo condiciones tropicales está influenciado por diversos factores de tipo climático, genético y nutricional (Amaral et al., 2001; Arcila-Pulgarín et al., 2002, Arcila, 2007). Entre estos la radiación solar, temperatura, precipitación, humedad y déficit hídrico moderado, han sido indicados como las principales características ambientales que influyen en el crecimiento y producción del cultivo de café (DaMatta et al., 2018; Rakocevic et al., 2020; León-Rojas et al., 2023). Sin embargo, se ha demostrado que el crecimiento de los órganos reproductivos, en particular los frutos, pueden intervenir en el crecimiento vegetativo de la parte aérea y restringir su periodicidad o magnitud en las plantas, cuando se incrementa la carga de frutos (Vaast et al., 2005; Chaves et al., 2012; Rakocevic et al., 2020).

Las plantaciones de café establecidas a libre exposición solar tienden a concentrar en algunos años eventos de floración de gran magnitud, lo que resulta en la producción de mayores cargas de frutos en los árboles y esto genera un desbalance en la formación del área foliar (Rendón et al., 2008; Chaves et al., 2012). Se ha reportado que, en árboles con carga elevada de frutos, se afecta el crecimiento de las ramas, la relación del área foliar por fruto y la formación de hojas, lo que inhibe el crecimiento vegetativo en un ciclo de producción anual y altera los patrones de producción (Bote y Vos, 2016; Almeida et al., 2021; Unigarro et al., 2022). Lo anterior, se ha explicado en relación a la fuerza de vertedero que generan los frutos de café, dado que son vertederos prioritarios, los cuales, demandan una alta concentración de asimilados, particularmente, carbono y nutrientes, y esta condición puede generar hasta la muerte progresiva de las ramas o de la parte vegetativa aérea (Cannell, 1985; DaMatta et al., 2008).

En Colombia la caficultura se caracteriza por el mejoramiento de variedades altamente productivas con porcentajes de cuajamiento del fruto que pueden

alcanzar hasta en un 80%, además de la resistencia a enfermedades como la roya del cafeto (*Hemilia vastratix*) que limitan la productividad (Cenicafé, 2021). El crecimiento vegetativo de la parte aérea de estas variedades, es continuo y de mayor magnitud en sincronía con los aumentos en la disponibilidad hídrica, aunque su intensidad es reducida cuando coinciden con los periodos de cosecha principal (Arcila, 2007; Jaramillo, 2018). Así mismo, en condiciones de crecimiento adecuadas para el cultivo, se ha registrado que la producción incrementa con la edad y esto resulta en una diferencia en la carga de frutos, lo que se podría asumir un desbalance en la formación de órganos fuentes y vertederos (Rendón, 2020; Duque et al., 2021; Unigarro et al., 2022). Sin embargo, las evidencias de estos efectos de la carga de frutos sobre el crecimiento de las variedades mejoradas en Colombia, han sido poco estudiados (Unigarro et al., 2022).

La formación de frutos de café en Colombia toma entre 7 a 8 meses y presentan cuatro etapas fenológicas claves para su crecimiento y desarrollo, descritas según la escala BBCH para *Coffea* spp (Arcila et al., 2002). Entre estas se destaca la fase de crecimiento lento-BBCH71, tiene una duración aproximada entre 4 a 8 semanas después de la floración y se reconoce por los mayores costos respiratorios durante todo el desarrollo del fruto (Vaast et al., 2005). Luego continua la fase lineal de crecimiento o llenado del fruto, que inicia con la escala BBCH73 y se ha estimado que dura entre 9 a 11 semanas, donde hay aumentos representativos aproximadamente del 30% tanto en masa y volumen de los frutos, promovidos por los incrementos en los procesos de división y expansión celular, aunque finaliza en la semana 28 con la madurez fisiológica de los frutos (escala BBCH79), donde se registra la formación completa del endospermo y alrededor del 90% del tamaño de los frutos (Ocampo et al., 2010; Osorio Pérez et al., 2023). Por último, la fase de estabilización, que coincide con el inicio de la maduración del fruto, tiene una duración entre la semana 32 hasta 34 después de la floración, con cambios de coloración de los frutos y aumentos en los procesos bioquímicos y producción de etileno (Sagio et al., 2013; Sanz et al., 2018; Osorio et al., 2023).

De este modo, en este estudio se comprueban los siguientes planteamientos de hipótesis: *i)* en árboles de café con alta carga de frutos se reduce o suprime el crecimiento plagiotrópico de los órganos vegetativos, y *ii)* que el seguimiento con las etapas fenológicas del fruto podría revelar el grado de afectación del crecimiento de las plantas y predecir los efectos en las futuras cosechas. En este contexto, el objetivo de este estudio, fue describir en función de los días de desarrollo de los frutos, los cambios en la magnitud del crecimiento de las plantas de café en relación a diferentes intensidades de carga de frutos, en una plantación establecida en la zona cafetera central colombiana a libre exposición solar. Estos resultados permitirán identificar el grado de afectación del crecimiento de las plantas de café, en años de alta producción reportados en los ciclos productivos del cultivo bajo las condiciones del sitio de estudio.

1.3 Materiales y métodos

1.3.1. Área de estudio, material vegetal y condiciones de crecimiento

Esta investigación se realizó con plantas de la variedad “Cenicafé 1” establecidas bajo condiciones de campo en la Estación Experimental Naranjal adscrita al Centro Nacional de Investigaciones del Café-Cenicafé, localizada en el municipio de Chinchiná, departamento de Caldas (04° 58' N; 75° 39' W), ubicada sobre los 1.383 m. El material vegetal es resistente a la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix*) y a la enfermedad de la cereza del café (*Colletotrichum kahawae*) y actualmente, con otras variedades conforman el 80% del área cultivable de café en Colombia (Maldonado y Giraldo, 2020; FNC, 2022). Durante el periodo del estudio entre abril hasta diciembre del año 2022, el cultivo estuvo bajo las siguientes condiciones climáticas promedio: temperatura de 20,6°C (máxima 25,6°C), humedad relativa del 83% y con un acumulado en precipitación de 2.088 mm y 968 horas de brillo solar (Fig. 1). Los datos climáticos fueron suministrados por las redes de

Estaciones Meteorológicas de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, disponibles en la plataforma Agroclima. (2023).

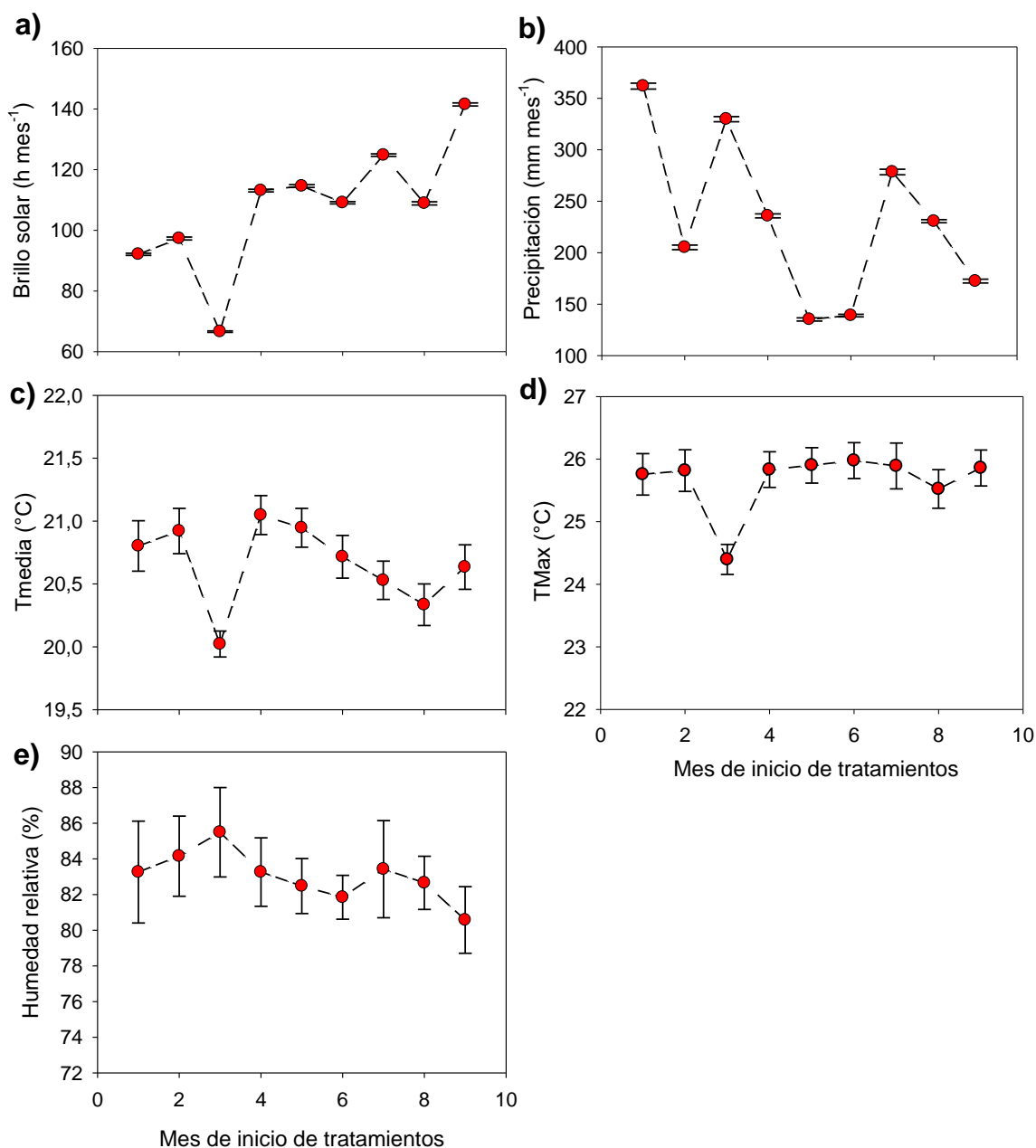


Figura 1. Variaciones del brillo solar (a), precipitación (b), temperatura media-Tmedia (c), temperatura máxima-Tmáx (d) y humedad relativa (e) según el tiempo transcurrido desde el inicio de los tratamientos. Cada punto representa la media (n=30) ± error estándar

La plantación del cultivo fue establecida en marzo del 2020, a libre exposición solar con un distanciamiento de 1,4 m entre surcos x 1,0 m en plantas, para una densidad

de siembra de 7.140 plantas por hectárea. Previo a la edad de evaluación, se realizó todo el manejo agronómico del cultivo según las recomendaciones técnicas reportados por Cenicafé. (2021), las cuales, incluyen fertilización, manejo integrado de plagas, enfermedades y arvenses. Para evaluar el efecto de la carga de frutos, se utilizaron plantas con una edad aproximada a los 3 años después del establecimiento en campo, y la selección se basó dado que durante este periodo se presenta una de las cosechas anuales más abundante en el ciclo de producción del cultivo en Colombia (Rendón, 2020). Durante esta etapa, se priorizaron prácticas agronómicas como la aplicación de enmiendas y fertilizantes. Para esta actividad, se realizó un análisis de fertilidad del suelo, el cual, se muestra en la Tabla 1, y con base en estos resultados, se aplicó el siguiente plan de fertilización: cal dolomita ($135 \text{ g planta}^{-1}$), Urea: 591 kg ha^{-1} (78 g planta^{-1}), MAP: 80 kg ha^{-1} (11 g planta^{-1}), KCL: 591 kg ha^{-1} (70 g planta^{-1}) y Kieserita: 210 kg ha^{-1} (30 g planta^{-1}) de acuerdo con las recomendaciones reportadas por Sadeghian (2022).

Tabla 1. Propiedades físicas y químicas del suelo en el que fue establecida la plantación del cultivo de café.

pH	Textura	MO %	N	P	K cmol (+) kg ⁻¹	Ca	Mg	Al	Fe	Mn	Zn ppm	Cu	S
4,80	FARa*	11,60	0,45	17,00	0,14	0,71	0,39	1,00	119,05	7,67	2,75	14,50	30,30

*Suelo franco arcillo arenoso

Durante el periodo del estudio, también se realizó el monitoreo permanente de los niveles de infestación de la broca del café (*Hypothenemus hampei*) y cuando superaban el 2%, el plan de manejo consistió en aplicaciones del insecticida Cyantraniliprole en dosis de 6 cc L^{-1} , igualmente, para el manejo del mal rosado (*Erythricium salmonicolor*), se realizó control cultural mediante podas de tejidos afectados por la enfermedad.

1.3.2. Diseño experimental y tratamientos

Esta investigación se desarrolló bajo un diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones por tratamiento, donde cada repetición corresponde a una planta (unidad experimental). En total, la población evaluada fue de 54 árboles, los cuales presentaron uniformidad en el crecimiento con respecto a altura y número total de ramas al inicio del estudio.

Los árboles fueron sometidos a nueve tratamientos a nivel de toda la planta y en cada una de las ramas, cuando los árboles tenían los frutos en la etapa fenológica BBCH71 “cabeza de alfiler” entre los 30 hasta 60 días después de la floración: **T1**): árboles con carga de frutos al 20%, **T2**): carga de frutos al 30%, **T3**): carga de frutos al 40%, **T4**): carga de frutos al 50%, **T5**): carga de frutos al 60%, **T6**): carga de frutos al 70%, **T7**): carga de frutos al 80%, **T8**): carga de frutos al 90% y **T9**): árboles con carga de frutos del 100% (testigo). La época de aplicación de los tratamientos (18 de abril del 2022) fue definida con base en los registros de las floraciones, los cuales, fueron estimados con la metodología propuesta por Rendón y Montoya. (2015). Se estimó que alrededor del 75% de los eventos de floración para la cosecha principal (segundo semestre del 2022), correspondían a la cantidad de frutos en desarrollo, en los cuales, fueron aplicados los tratamientos en los árboles.

Para definir la carga de frutos en los árboles, previo a la aplicación de los tratamientos, en el lote se seleccionaron 60 árboles de forma aleatoria y se cuantificó el número total de frutos en BBCH71 por planta. Con esta información, se conformó el grupo de los árboles con el 100% de la carga de frutos (**T9**), los cuales, se ubicaron en el percentil 90 por encima de los 1.910 frutos por planta. A partir de este dato, fueron asignadas las cargas de frutos de los demás tratamientos: **T1**): 382 frutos planta⁻¹, **T2**): 573 frutos planta⁻¹, **T3**): 764 frutos planta⁻¹, **T4**): 955 frutos planta⁻¹, **T5**): 1.146 frutos planta⁻¹, **T6**): 1.337 frutos planta⁻¹, **T7**): 1.528 frutos planta⁻¹ y **T8**): 1.719 frutos planta⁻¹, respectivamente. En los árboles que sobrepasaban la carga de frutos asignada, se realizó el raleo en cada rama

para homogenizar los tratamientos. Por último, en cada árbol fueron seleccionadas cuatro ramas plagiotrópicas en la parte media del dosel de los árboles, zona más productiva (Bote y Vos, 2016). Estas ramas registraron entre 20 y 24 hojas completamente desarrolladas, y 32 a 143 frutos.

1.3.3. Mediciones

1.3.3.1. Crecimiento de órganos vegetativos

Para medir la magnitud del crecimiento vegetativo, los muestreos fueron realizados sobre las ramas plagiotrópicas seleccionadas y con una frecuencia de cada 45 días después del inicio de los tratamientos hasta la etapa de madurez fisiológica de los frutos-BBCH79 (Adaptado de Bote y Vos, 2016; Almeida et al., 2021). Se evaluaron medidas de crecimiento como número de nudos vegetativos totales-NNVT, longitud de ramas, número de hojas totales-NHT, área foliar-AF y relación de área foliar por fruto-RAF/F. El NNVT y NHT, fueron estimados por conteos directos en las ramas.

El AF por hoja fue estimado por medio de métodos no destructivos, midiendo el largo de la lámina foliar y el ancho de la parte media de cada hoja usando una regla sin incluir el peciolo. Luego los datos fueron incorporados en la ecuación [1] propuesta por Unigarro-Muñoz et al. (2015):

$$EAF = 0.99927 * (L * (-0.14757 + 0.60986 * W)) \quad [1]$$

Donde, EAF es la estimación del área foliar, L longitud de la hoja y w ancho de la hoja.

La RAF/F fue calculada por medio de la acumulación del AF estimada sobre la cantidad de frutos registrados en la rama. En cuanto la longitud de la rama, se midió desde la base donde se une al tallo principal hasta el ápice de la rama, por medio de un flexómetro. Posteriormente, en la etapa fenológica BBCH79, se calculó la

tasa de crecimiento absoluta de la longitud de la rama con la ecuación [2] usada por León-Burgos et al. (2022):

$$TALR = \frac{V2-V1}{t2-t1} \quad [2]$$

Donde TALR, es la tasa absoluta del crecimiento en longitud de la rama, V2 es el valor de la longitud de la rama medido en la etapa BBCH79-t2 y V1 es el valor de la longitud de la rama medido en la etapa BBCH71-t1.

1.3.3.2 Crecimiento de órganos reproductivos

Para medir el efecto de la carga de frutos del árbol en el crecimiento de órganos reproductivos, se midieron el número de frutos por rama, el peso y diámetro ecuatorial del fruto individual y la cantidad de frutos vaneados o mal llenados, al finalizar la etapa de maduración de cosecha-BBCH88, en los eventos principales de cosecha entre 27 de septiembre hasta el 19 de octubre del 2022. Los frutos por rama se cuantificaron por conteos directos sobre las ramas. El peso del fruto fue medido en una balanza analítica con precisión de 0,01 g, y para esto en la masa cosechada por cada árbol se tomaron 30 frutos, seleccionados de forma aleatoria y fue replicado en tres momentos de recolección, para evaluar un total de 540 frutos por tratamiento.

Se midió el diámetro ecuatorial del fruto con un calibrador digital vernier (500-196-30B, Mitutoyo, Joinville, Brazil) en los mismos frutos que fueron tomados para la medición descrita anteriormente. Por otra parte, el porcentaje de frutos vaneados fue estimado con un tamaño de muestra de 100 frutos de café cereza por cada árbol. La selección se realizó de forma aleatoria en la masa cosechada y se clasificaron los frutos, descartándose aquellos que presentarán problemas fitosanitarios. Posteriormente, fueron sumergidos en un balde con 5 L de agua y se registró la cantidad de frutos que flotaban. Para calcular los frutos vaneados en términos absolutos se usó la ecuación [3]:

$$\%Vaneamiento = \left[\frac{\text{Cantidad de frutos flotes}}{100 \text{ frutos totales}} \right] * 100 \quad [3]$$

1.3.4. Análisis estadísticos

Se empleó un análisis de varianzas (ANOVA) usando el estadístico F al 5% de significancia después de cumplir con los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (prueba Levene) para las medidas NNVT, NHT, AF y RAF/F. Posteriormente se aplicó test *post hoc*, para la comparación de las medias entre los tratamientos con la prueba Tukey ($p < 0,05$). Para las mediciones de frutos por rama, dado que sus varianzas fueron heterogéneas, se le aplicó el test Games-Howell's ($p < 0,05$), para detectar las diferencias estadísticas. En cuanto a TALR, se empleó un análisis de regresión lineal, el cual, se ajustó con los siguientes criterios estadísticos: coeficiente de determinación- R^2 , error cuadrado medio y la significancia de los parámetros de la ecuación según la prueba t-Student al 5%. Todos los análisis fueron realizados en el software R versión 4.0.4 con paquetes estadísticos *Stats* y *Agricolae* (Mendiburu, 2021, R Development Core Team, 2021) y para las gráficas se usó Sigmaplot versión 10.00 (Inpixon, Systat Software Inc., USA).

1.4 Resultados

1.4.1 Crecimiento y desarrollo de órganos vegetativos

El incremento de la carga de frutos generó cambios en las medidas de crecimiento evaluadas en función de los días de desarrollo del fruto-DDF. En la etapa inicial del estudio a los 60 DDF (fase lenta de crecimiento), se registraron en promedio 23 NHT, 70,27 cm² de AF por hoja y una relación de área foliar entre 25,17 a 10,51 cm² por fruto-RAF/F. A partir de los 105 DDF (fase lineal o de crecimiento acelerado), se observó disminuciones en promedio del 4,5% para el NHT, en todas las intensidades de las cargas de frutos (Fig. 2a). Caso contrario ocurrió para las medidas AF y RAF/F, donde hubo aumentos entre 7% y 2%, respectivamente, para los árboles de menor carga de frutos (20, 30 y 40%), mientras que los demás

tratamientos si reflejan reducciones (Fig. 2a y 2b). Posteriormente, durante los 150 DDF, se generaliza disminuciones en promedio con 19 NHT, AF de 62,20 cm² por hoja y RAF/F desde 21,87 a 8,37 cm², en los diferentes tratamientos (Fig. 2).

Al finalizar el seguimiento del crecimiento de los órganos vegetativos, durante los 195 DDF (madurez fisiológica) hubo cambios significativos en la respuesta de la carga de frutos sobre las medidas de crecimiento evaluadas (Fig.2). Para las menores cargas de frutos (20, 30 y 40 %), se observó incrementos del 1% para NHT y 4% en AF, con respecto al tiempo anterior (150 DDF). En tanto a las demás intensidades de carga de frutos, se registró disminuciones para ambas medidas de crecimiento, siendo muy representativas alrededor del 20% para NHT y AF del 5%, en comparación a los 150 DDF. Por otro lado, se demostró que la RAF/F para todos los tratamientos, conservó la tendencia de reducciones progresivas y significativas a través del tiempo de desarrollo del fruto (Fig. 2c).

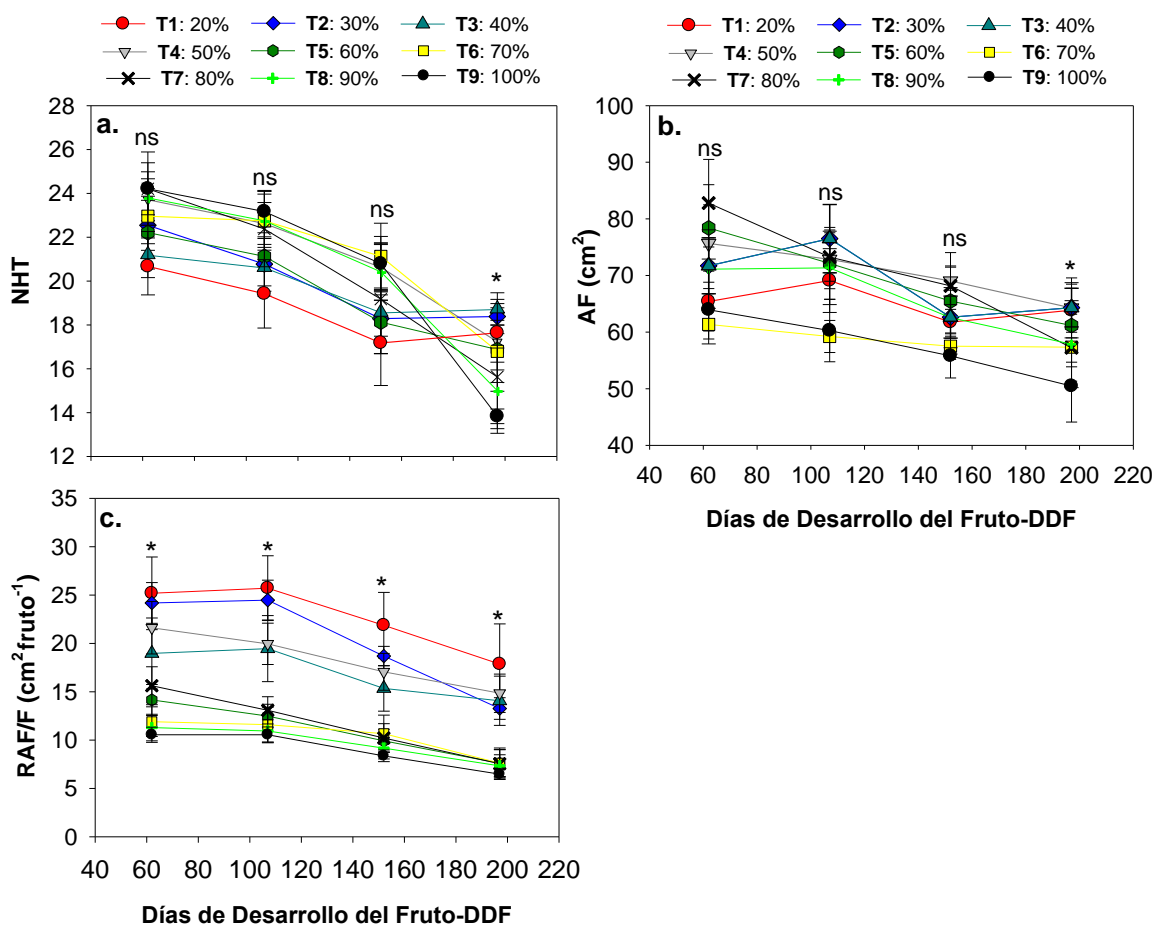


Figura 2. Efecto de la carga de frutos en el número de hojas totales-NHT (a), área foliar-

AF (b) y relación del área foliar sobre fruto-RAF/F (c) en función de los días de desarrollo del fruto-DDF. Las mediciones de crecimiento fueron realizadas en las ramas de los árboles de café crecidos en campo. Cada punto representa la media ($n=24$) \pm error estándar. Para cada tiempo de desarrollo del fruto, los asteriscos denotan diferencias entre los tratamientos según prueba Tukey ($p < 0,05$).

Para definir la influencia que ejerce la carga de frutos en el crecimiento de los órganos vegetativos evaluados en este estudio, se comparó las magnitudes de crecimiento con las medidas NNVT, NHT, AF y RAF/F durante la etapa de madurez fisiológica del fruto (195 DDF), las cuales, se muestran en la Figura 3. En general, en todas las medidas de crecimiento se observaron diferencias significativas ($p < 0,05$) en relación con las cargas de frutos. Para NNVT, se detectó diferencias estadísticas y reducciones del 7% para las cargas de frutos 90% y 100%, con valores promedio de 19 NNVT en comparación con las otras cargas de frutos (23 NNVT). También disminuciones del 32% para NHT y 19% de AF ($p < 0,05$), fueron corroboradas solo para los árboles con carga de frutos elevadas del 100%. Caso contrario ocurrió para la RAF/F, donde se muestran detrimentos y diferencias significativas a partir de las cargas de frutos del 60%, en contraste con los árboles de menor carga de frutos (20, 30, 40 y 50%), en los cuales, se determinó valores promedio de área foliar de 22,71 cm² por fruto. Aunque los árboles con carga de frutos elevada (100%), mostraron las disminuciones más representativas y significativas con valores promedio de 6,47 cm² por fruto (Fig. 3). Estos resultados evidencian que la RAF/F, es una medida de crecimiento muy sensible a los cambios en la carga de frutos de los árboles de café.

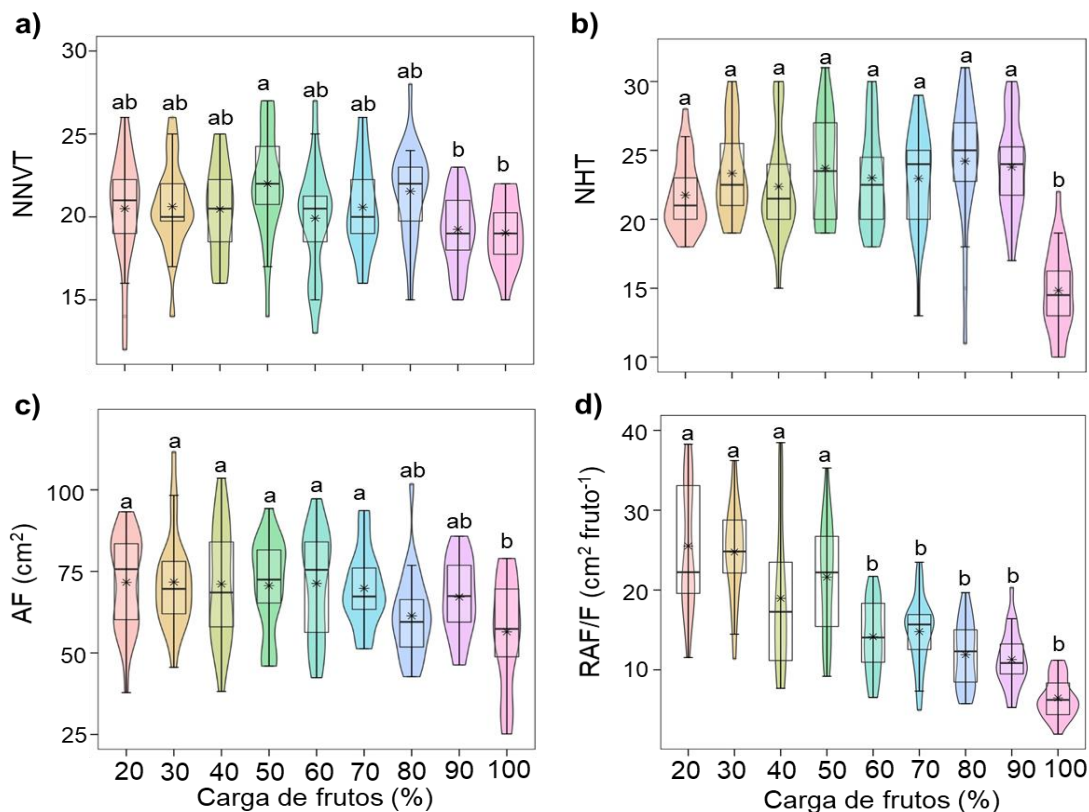


Figura 3. Efecto de la carga de frutos en el número de nudos totales-NNVT (a), número de hojas totales-NHT (b), área foliar-AF (c) y relación del área foliar sobre el fruto-RAF/F (d) en la etapa de madurez fisiológica (BBCH79). Las mediciones de crecimiento fueron realizadas en las ramas de los árboles de café crecidos en campo. Los datos representan la media ($n=24$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$)

En cuanto a la tasa absoluta de crecimiento en longitud de las ramas-TALR, se registró valores promedios de $0,52 \text{ mm d}^{-1}$ durante la etapa fenológica de madurez fisiológica del fruto. Aunque, se evidenció que hay una relación lineal inversa con la carga de frutos, lo que constata que a medida que los árboles aumentan la cantidad de frutos (vertederos), se retrasa el crecimiento en longitud de las ramas, particularmente, en los árboles con carga de frutos del 90 y 100%, los cuales, expresaron valores alrededor de $0,40 \text{ mm d}^{-1}$ (Fig. 4).

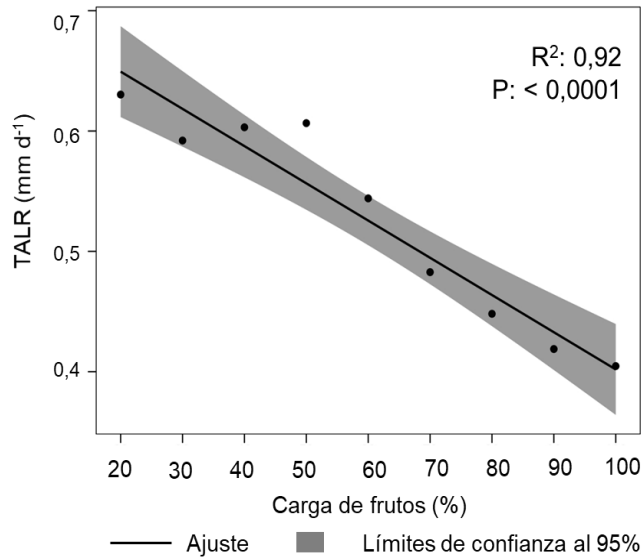


Figura 4. Tasa absoluta promedio de la longitud de las ramas plagiotrópicas en función de la carga de frutos durante la etapa de madurez fisiológica (BBCH79). Cada punto representa la media (n=24).

1.4.2 Crecimiento y desarrollo de órganos reproductivos

El desarrollo de los órganos reproductivos con relación a las diferentes intensidades de cargas de frutos, tuvo variaciones con respecto al crecimiento y desarrollo de los órganos vegetativos descritos en la sección anterior. Esto se pudo evidenciar con la medida de frutos por rama, en la cual, se observaron incrementos a medida que los árboles tenían mayor carga de frutos. Para esta variable se detectó diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$) a partir de la carga de frutos del 40% con relación a los árboles que presentaron menor carga de frutos (20%). No obstante, desde la carga de frutos del 60%, se observaron los mayores aumentos y diferencias estadísticas sobre la cantidad de frutos por rama, siendo los árboles con carga del 100%, los que presentaron mayores valores (119 frutos por rama en promedio). Esta medida de crecimiento indirectamente revela que la fuerza de vertedero expresada por medio de la cantidad de frutos por rama, puede ser mayor conforme a los incrementos en la carga de frutos en los árboles de café evaluados en este estudio (Fig.4).

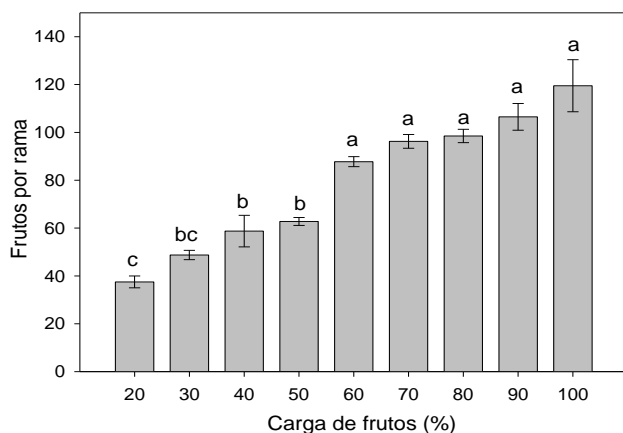


Figura 5. Número de frutos por rama durante la etapa de maduración de cosecha según la carga de frutos. Cada barra representa la media ($n=24$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Games-Howell's ($p < 0,05$).

Por otro lado, el peso y diámetro del fruto de café cereza, registró valores promedio alrededor de 2,18 g y 14,80 mm, respectivamente. Sin embargo, no se evidenció cambios en relación a las magnitudes de estas mediciones, ni diferencias estadísticas en comparación con las diferentes cargas de frutos evaluadas. Esto revela que el tamaño del vertedero en los árboles de café está asociado a otras condiciones que puedan alterar su magnitud (Fig.6).

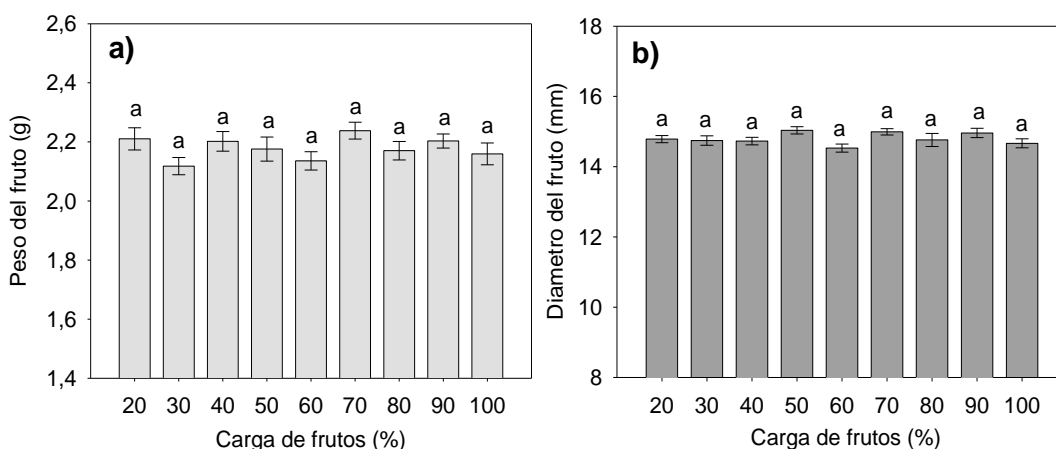


Figura 6. Peso del fruto (a) y diámetro del fruto (b) según la carga de frutos. Las mediciones fueron realizadas durante el estado de maduración de cosecha (BBCH88). Cada barra representa la media ($n=6$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

En contraste con los resultados descritos anteriormente, el incremento de la carga de frutos en los árboles, tuvo una respuesta diferente con la medida de vaneamiento de los frutos de café cereza. Se reportan diferencias estadísticas significativas ($p < 0,05$) y aumentos en promedio del 8,5% en la cantidad de frutos vaneados o mal llenados, en árboles con carga de frutos del 100% en comparación con carga de frutos menores al 80% (Fig. 7).

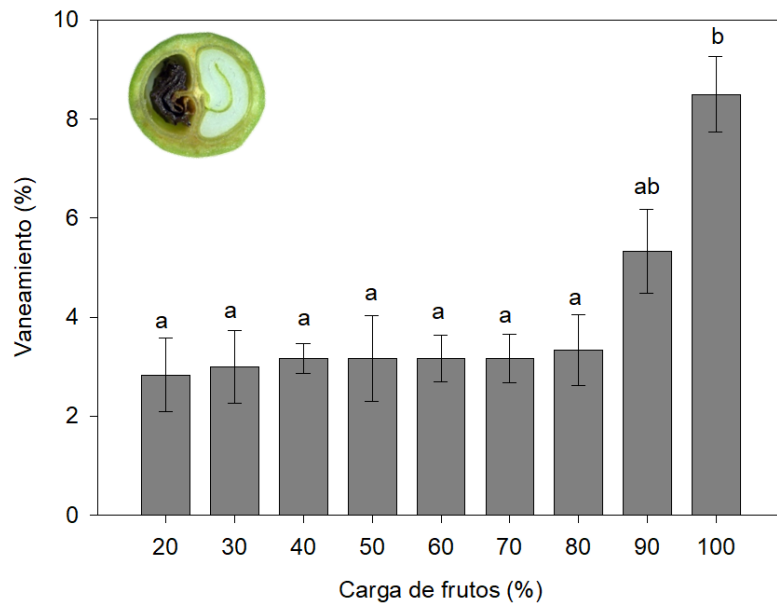


Figura 7. Porcentaje de vaneamiento según la carga de frutos. Las mediciones fueron realizadas durante el estado de maduración de cosecha (BBCH88). Cada barra representa la media ($n=6$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

1.5 Discusión

En este capítulo, se evidenció que los incrementos de la carga de frutos en los árboles de café, afectaron el crecimiento de los órganos vegetativos y la formación de frutos mal llenados o vaneados, alterando las magnitudes de crecimiento del NHT, AF y RAF/F, los cuales suprimen el grado de emisión de la TALR y NNVT, encargados de formar las estructuras que soportarán las cosechas futuras (Arcila, 2007; Somarriba y Quesada, 2022). Los resultados del estudio demuestran el grado de afectación del crecimiento vegetativo de los árboles de *C. arabica* variedad

Cenicafé 1, los cuáles pueden ser influenciados por los años de alta concentración de la producción durante el ciclo productivo (Flórez et al., 2016; Rendón, 2020). Las cargas de frutos registradas a nivel de árbol y rama, concuerdan con lo reportado por Castro-Tanzi et al. (2014) y Rakocevic et al. (2023). Esta información es importante para conocer el nivel de daño que puede generar el desbalance de los órganos fuentes sobre los vertederos, asociadas al crecimiento de las plantas de café establecidas a libre exposición solar y en variedades que son ampliamente sembradas en la zona cafetera colombiana. Además, constituye una herramienta para buscar o promover prácticas de manejo agronómico que puedan reducir el efecto de la elevada carga de frutos.

Los cambios en el crecimiento de los órganos vegetativos con las diferentes intensidades de carga de frutos evaluadas en este estudio, conservan una relación con los DDF (Fig. 2), como ha sido previamente descrito por De Castro y Marraccini (2006) y Ocampo et al. (2010). La fase lineal de crecimiento de los frutos registrada a los 105 DDF en este estudio con la etapa BBCH73, se asocia con los procesos de expansión y elongación celular, generalmente, del endospermo, que originan los incrementos en masa seca y volumen del fruto (Laviola et al., 2009; Ocampo et al., 2010). En este periodo, los frutos ejercen una mayor fuerza de vertedero respecto a la fase lenta de crecimiento-BBCH71, para translocar y metabolizar los fotoasimilados, y removilizar los nutrientes desde los órganos fuentes, para suplir las necesidades de carbono requeridos durante los procesos de crecimiento y desarrollo (Taiz et al., 2015; Tian-Gen et al., 2017), siempre y cuando, se conserve la relación funcional de 20 cm^2 por fruto-RAF/F reportada para *C. arabica*, donde no se restringe el crecimiento vegetativo (Cannell, 1985; DaMatta et al., 2008; Bote y Vos, 2016). Por lo tanto, las disminuciones en el NHT y AF registradas durante este tiempo en las cargas de frutos por encima del 50%, se pueden atribuir al desbalance en la relación de órganos fuentes y vertederos registrados en estos árboles ($10,56 \text{ cm}^2$ por fruto-RAF/F en promedio).

Caso contrario se puede evidenciar en los árboles con carga de frutos de 20, 30 y 40%, en los cuales, se registró una relación de área foliar de 24 cm² por fruto-RAF/F, lo que garantizó el aumento del crecimiento en el AF (Fig.2). Sin embargo, a los 150 DDF, se registró en todos los tratamientos, un efecto generalizado en las disminuciones de las medidas de crecimiento evaluadas (Fig.2) y este resultado se esperaba, dado que en esta etapa los frutos acumulan aproximadamente el 70% de la masa seca, donde se reporta las mayores tasas de crecimiento alrededor 0,003 g d⁻¹, así como han alcanzado las medidas de referencia máximas de diámetro ecuatorial y volumen (Arcila et al., 2002; Ocampo et al., 2010; Sanz et al., 2018).

Al finalizar el seguimiento del crecimiento vegetativo, a los 195 DDF, se registró la madurez fisiológica del fruto en este estudio (escala BBCH79) y se determinaron cambios en relación a la carga de frutos, particularmente, para los árboles con cargas de frutos del 20, 30 y 40% (Fig.2). En estos tratamientos se observó aumentos en el NHT y AF como un estímulo para regular el balance de órganos fuentes sobre los vertederos, en respuesta a los requerimientos de fotoasimilados durante esta etapa. En la madurez fisiológica, el fruto disminuye su capacidad fotosintética e incrementa las tasas respiratorias para inducir la producción de etileno y promover las cascadas de señalización que son impulsadas durante la maduración del pericarpio (Ocampo et al., 2010; Sággio et al., 2013). Así mismo, esta etapa es considerada fase de almacenamiento, donde se ha relacionado la expresión de genes que incrementan la regulación de aminoácidos y proteínas, los cuales, algunos son precursores de los metabolitos secundarios vinculados en la calidad en taza del café, y de este modo, las plantas ejercen un mayor control en la formación del área foliar (De Castro y Marraccini, 2006; Dias et al., 2012).

Las reducciones y diferencias estadísticas del crecimiento de los órganos vegetativos observadas en los árboles con el 100% de la carga de frutos (Fig. 3), han sido reportadas en estudios previos de plantas de *C. arabica* (DaMatta et al.,

2008; Bote y Vos, 2016; Unigarro et al., 2022). De hecho, la relación del área foliar de $6,47 \text{ cm}^2$ por fruto-RAF/F, reportada en este estudio en los árboles con el 100% de la carga de frutos, fueron similares a las determinadas por Vaast et al. (2005) y DaMatta et al. (2008), en el cual, indican el desbalance de los órganos fuentes y vertederos en los árboles de café. De esta manera, se corrobora que los frutos afectan el crecimiento de los órganos vegetativos como ha sido descrito por Amaral et al. (2001) y Rakocevic et al. (2020). También fue evidente que, con cargas elevadas de frutos, se suprime el crecimiento vegetativo plagiotrópico de los árboles de café, como se registró en las medidas NNVT (Fig. 3) y TALR (Fig.4), las cuales, son encargadas de soportar el desarrollo de las estructuras reproductivas, que dan origen a las futuras cosechas (Rendón, 2020; Somarriba et al., 2022). En tanto a la TALR de $0,40 \text{ mm d}^{-1}$ determinada en árboles con el 100% de la carga de frutos, concuerdan con lo reportado por DaMatta et al. (2008) y Almeida et al. (2021) y las disminuciones conforme aumenta la carga de frutos (Fig.4), es una evidencia de la fuerza de vertedero promovidas por los frutos, los cuales restringen el crecimiento de las ramas, y este mismo resultado ha sido reportado por Vaast et al. (2005) y Bote y Vos (2016).

Los rasgos como número, tamaño y actividad de almacenamiento de carbohidratos en los tejidos, han sido descritos como las características que están más involucradas en la fuerza de vertedero en las plantas cultivables, puesto que alguna alteración de estas características puede cambiar los patrones de translocación de fotoasimilados (Bihmidine et al., 2013; Taiz et al., 2015). De acuerdo con lo anterior, se confirma que el tamaño de los frutos medidos indirectamente por el peso y diámetro ecuatorial del fruto individual (Fig. 6), no es alterado por las diferentes intensidades de carga de frutos, por tanto, se puede asumir que la fuerza de vertedero ejercida por los árboles de café variedad “Cenicafé 1”, se asocia con el número de frutos formados por rama (Fig.5), en el cual, se evidencia aumentos y mayor diferencia estadística significativa, con carga de frutos del 100% (119 frutos por rama en promedio). Este mismo resultado, en particular, el del peso del fruto

fue reportado por Vaast et al. (2005) en plantas de *C. arabica* variedad “Costa Rica 95” con una edad de 5 años. De esta manera, se corrobora que cambios en relación al tamaño del fruto de café está más asociada a la interacción de genotipo por ambiente, particularmente, al grado de sombra proyectado en las plantas como ha sido descrito previamente por De castro y Marraccini. (2006) y Vaast et al. (2006).

Finalmente, la fuerza de vertedero ejercida por los frutos de café en este estudio no solo restringe el crecimiento de los órganos vegetativos como se demostró anteriormente, sino también promovieron el incremento en la formación de frutos vaneados o mal formados, en todas las intensidades de carga de frutos, aunque los árboles con carga de frutos del 100%, demostraron los incrementos más importantes (Fig. 7). Este mismo resultado lo reporta DaMatta et al. (2008) en árboles de la variedad “Catuaí” con 10 años de edad y es asociado a la alta capacidad de translocación de carbohidratos que promueven los frutos de café (Cannell, 1985; Chaves et al., 2012), y sumado a esto, es muy probable que el desbalance en los órganos fuentes y vertederos que se reporta en este estudio puedan contribuir a esta repuesta.

1.6 Conclusiones

Estos resultados sugieren que el crecimiento vegetativo de los árboles de café de la variedad “Cenicafé 1” fue afectado de manera significativa cuando la carga de frutos es del 100%. Reducciones en gran magnitud de las medidas de crecimiento NHT, AF y RAF/F son reportadas en la etapa de madurez fisiológica del fruto, particularmente, para las cargas de frutos mayores al 60%, lo que evidencia el desbalance de la relación de órganos fuentes y vertederos expresados por medio de la RAF/F. En contraste los árboles con menores cargas de frutos entre 20 al 40%, aumentaron levemente su formación foliar como respuesta al balance de órganos fuentes sobre los vertederos. Así mismo, los árboles con carga de frutos del 100% expresaron restricciones en el crecimiento vegetativo plagiotrópico

medido a través del NNVT y TALR, y esto revela de manera indirecta que se podría afectar la formación de las futuras cosechas. Por otro lado, la fuerza de vertedero de este estudio se asocia al número de frutos por rama y no al tamaño medido indirectamente con el peso y diámetro ecuatorial individual del fruto.

1.7 Referencias

- Agroclimática cafetera-Agroclima. (2023). Portal web. Disponible en <https://agroclima.cenicafe.org/> (Consultado en Mayo, 2023)
- Almeida, W. L., Ávila, R. T., Pérez-Molina, J. P., Barbosa, M. L., Marçal, D. M. S., de Souza, R. P. B., Martino, P. B., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & DaMatta, F. M. (2021). The interplay between irrigation and fruiting on branch growth and mortality, gas exchange and water relations of coffee trees. *Tree Physiology*, 41(1), 35-49. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa116>
- Amaral, J. a. T., Da Matta, F. M., & Rena, A. B. (2001). Effects of fruiting on the growth of Arabica coffee trees as related to carbohydrate and nitrogen status and to nitrate reductase activity. *Revista Brasileira de Fisiologia Vegetal*, 13(1), 66-74. <https://doi.org/10.1590/S0103-31312001000100008>
- Arcila-Pulgarín, J., Buhr, L., Bleiholder, H., Hack, H., Meier, U., & Wicke, H. (2002). Application of the extended BBCH scale for the description of the growth stages of coffee (*Coffea* spp.). *Annals of Applied Biology*, 141(1), 19-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2002.tb00191.x>
- Arcila P, J. (2007). Capítulo 2. Crecimiento y desarrollo de la planta de café. Cap. 21-60 Pp. En Arcila P, J., Farfán V, F., Moreno B, A., Salazar G, L F & Hincapié G, E. (2007). Sistemas de producción de café en Colombia. Centro Nacional de investigaciones del café. Chinchiná, Caldas. 309 p. <http://hdl.handle.net/10778/720>
- Bihmidine, S., Hunter, C. T., Johns, C. E., Koch, K. E., & Braun, D. M. (2013). Regulation of assimilate import into sink organs: Update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science*, 4, 177. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00177>
- Bote, A. D., & Jan, V. (2016). Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees*, 30(4), 1275-1285. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1365-x>
- Cannell, M. G. (1985). Chapter 5. Physiology of the coffee crop. 108-134Pp. In Clifford, M. N. (Ed.). *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1>
- Castro-Tanzi, S., Flores, M., Wanner, N., Dietsch, T. V., Banks, J., Ureña-Retana, N., & Chandler, M. (2014). Evaluation of a non-destructive sampling method and a statistical model for predicting fruit load on individual coffee (*Coffea arabica*) trees. *Scientia Horticulturae*, 167, 117-126. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2013.12.013>
- Chaves, A. R. M., Martins, S. C. V., Batista, K. D., Celin, E. F., & DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.011>

- Centro Nacional de Investigaciones de Café. (2021). Guía más agronomía, más productividad, más calidad (3a ed.). Cenicafé. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0014>
- Chaves, A. R. M., Martins, S. C. V., Batista, K. D., Celin, E. F., & DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.011>
- DaMatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5264-5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>
- DaMatta, F. M., Cunha, R. L., Antunes, W. C., Martins, S. C. V., Araujo, W. L., Fernie, A. R., & Moraes, G. A. B. K. (2008). In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist*, 178(2), 348-357. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02367.x>
- DaMatta, F. M., Ronchi, C. P., Maestri, M., & Barros, R. S. (2007). Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 19(4), 485-510. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400014>
- De Castro, R. D., & Marraccini, P. (2006). Cytology, biochemistry and molecular changes during coffee fruit development. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18, 175-199. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100013>
- Dias, E. C., Borém, F. M., Pereira, R. G. F. A., & Guerreiro, M. C. (2012). Amino acid profiles in unripe Arabica coffee fruits processed using wet and dry methods. *European Food Research and Technology*, 234(1), 25-32. <https://doi.org/10.1007/s00217-011-1607-5>
- Duque O, H., Salazar, H. M., Rojas-Sepúlveda, L. A., & Gaitán, Á. (2021). Análisis económico de tecnologías para la producción de café en Colombia. Cenicafé. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0016>
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. (2021b). Publicaciones en Informe de Gestión 2020. <https://federaciondefcafeteros.org/wp/tipos/informes/> (Consultado mayo, 2023).
- Flórez, C. P., Maldonado, C. E., Cortina, H. A., Moncada, M. del P., Montoya, E. C., Ibarra, L. N., Unigarro, C. A., Rendón, J. R., & Duque Orrego, H. (2016). Cenicafé 1 : Nueva variedad de porte bajo altamente productiva resistente a la roya y al CBD con mayor calidad física del grano. *Avances Técnicos Cenicafé*, 469, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0469>
- Jaramillo, A. (2018). El clima de la caficultura en Colombia. Cenicafé. 206 p. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0031>
- Laviola, B. G., Martínez, H. E. P., Souza, R. B. de, Salomão, L. C. C., & Cruz, C. D. (2009). Macronutrient Accumulation in Coffee Fruits at Brazilian Zona Da Mata Conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 32(6), 980-995. <https://doi.org/10.1080/01904160902872164>
- León-Rojas, F. R., Valderrama-Palacios, D., Borjas-Ventura, R., Alvarado-Huaman, L., Julca-Otiniano, A., Figueroa, L. T. y, Castro-Cepero, V., Ninahuanca, S. M., & Cardoza-Sánchez, A. (2023). Low water availability has a greater influence on the development of coffee seedlings than an increase in temperature. *Agronomía Colombiana*, 41(1), Article 1. <https://doi.org/10.15446/agron.colomb.v41n1.105778>

- Maldonado, C. E. M., & Giraldo, L. Á. (2020). Resistencia genética a la enfermedad de la cereza del café en variedades cultivadas en Colombia. *Revista Cenicafé*, 71(1), 69-90. <https://doi.org/10.38141/10778/1121>
- Mendiburu, F. (2021). *Agricolae: Statistical Procedures for Agricultural Research*. R package version 1.3-5. <https://cran.rproject.org/web/packages/agricolae/index.html>
- Ocampo A., D.M.; Riaño H., N.M.; López R., J.C.; López F., Y. (2010). Intercambio de dióxido de carbono y cambios bioquímicos del pericarpio durante el desarrollo del fruto del cafeto. *Cenicafé*, 61(4):327-343. <https://doi.org/10.38141/rev.cenicafe61-4>
- Osorio Pérez, V., Matallana Pérez, L. G., Fernandez-Alduenda, M. R., Alvarez Barreto, C. I., Gallego Agudelo, C. P., & Montoya Restrepo, E. C. (2023). Chemical Composition and Sensory Quality of Coffee Fruits at Different Stages of Maturity. *Agronomy*, 13(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020341>
- R Development Core Team (2021). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing. <https://cran.r-project.org/bin/windows/base/old/4.0.4/>
- Rakocevic, M., Braga, K. S. M., Batista, E. R., Maia, A. H. N., Scholz, M. B. S., & Filizola, H. F. (2020). The vegetative growth assists to reproductive responses of Arabic coffee trees in a long-term FACE experiment. *Plant Growth Regulation*, 91(2), 305-316. <https://doi.org/10.1007/s10725-020-00607-2>
- Rakocevic, M., dos Santos Scholz, M. B., Pazianotto, R. A. A., Matsunaga, F. T., & Ramalho, J. C. (2023). Variation in Yield, Berry Distribution and Chemical Attributes of Coffea arabica Beans among the Canopy Strata of Four Genotypes Cultivated under Contrasted Water Regimes. *Horticulturae*, 9(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/horticulturae9020215>
- Rendón S., J. R., & Montoya R., E. C. (2015). Cómo registrar las floraciones en los cafetales. *Avances Técnico* N° 455,1-8. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/598>
- Rendón S., J., Arcila P., J., Montoya-Restrepo, E. C. (2008). Estimación de la producción de café con base en los registros de floración. *Revista Cenicafé* 59 (3): 238-259. <https://doi.org/10.38141/rev.cenicafe59-3>
- Rendón S., J. R. (2020). Administración de sistemas de producción de café a libre exposición solar. En Centro Nacional de Investigaciones de Café (Ed.), *Manejo Agronómico de los Sistemas de Producción de Café* (pp. 34–71). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0002_2
- Ságio, S. A., Lima, A. A., Barreto, H. G., de Carvalho, C. H. S., Paiva, L. V., & Chalfun-Junior, A. (2013). Physiological and molecular analyses of early and late Coffea arabica cultivars at different stages of fruit ripening. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(11), 3091-3098. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1342-6>
- Sadeghian, S. (2022). Nutrición de café. Consideraciones para el manejo de la fertilidad del suelo. *Cenicafé*. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0017>
- Sanz-Urbe, J. R., Oliveros-Tascón, C. E., Duque Orrego, H., Mejía, C. G., Benavides Machado, P., & Medina-Rivera, R. (2018). Retención de pases: Una opción para mejorar la productividad de la mano de obra en la cosecha de café. *Avances Técnicos Cenicafé*, 488, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0488>
- Somarriba, E., & Quesada, F. (2022). Modeling age and yield dynamics in Coffea arabica pruning systems. *Agricultural Systems*, 201, 103450. <https://doi.org/10.1016/j.agry.2022.103450>
- Taiz, L., Zeiger, E., Maller, I A., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development*. Six edition. Massachusetts, USA. Sinauer Associates Inc Publisher. 692 pp.

- Unigarro-Muñoz, C. A., Hernández-Arredondo, J. D., Montoya-Restrepo, E. C., Medina-Rivera, R. D., Ibarra-Ruales, L. N., Carmona-González, C. Y., Flórez-Ramos, C. P. (2015). Estimation of leaf area in coffee leaves (*Coffea arabica* L.) of the Castillo® variety. *Bragantia*, 74(4), 412-416. <https://doi.org/10.1590/1678-4499.0026>
- Unigarro M, C. A. U., Bejarano, L. M. D., & Acuña, J. R. (2022). Effect of fruit load of the first coffee harvests on leaf gas exchange. *Pesquisa Agropecuaria Tropical*, 51, e69865. <https://doi.org/10.1590/1983-40632021v5169865>
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., & Génard, M. (2005). Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 25(6), 753-760. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.753>
- Vaast, P., Bertrand, B., Perriot, J.-J., Guyot, B., & Génard, M. (2006). Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee (*Coffea arabica* L.) under optimal conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(2), 197-204. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2338>

Capítulo 2: Desempeño fotosintético, estatus nutricional y partición de biomasa seca de las plantas de café en respuesta a la carga de frutos.

2.1. Resumen

La actividad fotosintética y los nutrientes a nivel foliar, son afectados por los cambios en las relaciones fuente-vertederos, los cuales, promueven modificaciones en la partición de biomasa seca. El objetivo de este estudio fue evaluar el comportamiento fisiológico y estado nutricional de las plantas en respuesta a la carga de frutos. Las evaluaciones se realizaron en función de cuatro etapas fenológicas del fruto. En cada una de las ramas en las que se les asignó los nueve tratamientos (cargas de frutos: desde 20% hasta 100%) a nivel de toda la planta, se realizó el seguimiento por medio de un diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones. Se determinaron mediciones de intercambio de gases- A , g_s , C_i , T y UEA , composición nutricional, clorofilas y azúcares solubles en las hojas, así como acumulación de masa seca-MST e índices de crecimiento. Se detectó cambios significativos en los parámetros de intercambio de gases foliar según la etapa fenológica del fruto, con valores menores de A y g_s para la etapa BBCH71. En la carga de frutos del 100%, se observaron disminuciones en el contenido de macronutrientes excepto para Mg y micronutrientes como Mn y Cu, así como se redujo la concentración de clorofilas totales y azúcares solubles durante la etapa BBCH79. También se reportaron cambios en la MST con más del 63% asignado hacia los frutos. Con estos resultados se observó que cargas de frutos del 100%, afectan la composición nutricional, el desempeño fotosintético y los patrones de partición de biomasa seca.

2.2. Introducción

Las interacciones entre la actividad fotosintética y la fuerza de vertedero ejercida por el aumento de la carga de frutos en los árboles de *C. arabica*, ha sido un tema ampliamente documentado (Chaves et al., 2012; Avila et al., 2020; Almeida et al., 2021). Se ha evidenciado que la alta carga de frutos favorece mayores tasas fotosintéticas asociadas a incrementos en la conductancia estomática (DaMatta et al., 2008; Unigarro et al., 2022). Mientras que la baja demanda de vertederos impacta negativamente en la fotosíntesis por limitaciones difusivas (estomatal y mesófilo) y bioquímicas que causan restricciones en la asimilación de CO₂, baja actividad de RuBisCO y altas concentraciones de carbohidratos en las hojas, los cuales, pueden promover una retroalimentación negativa en la fotosíntesis (Franck et al., 2006; Avila et al., 2020; Almeida et al., 2021).

Se ha encontrado que árboles de *C. arabica* con alta relación fuente-vertedero, las reducciones en las tasas fotosintéticas no están asociadas a mecanismos de retroalimentación, sino a estímulos ambientales o internos de la fisiología del cultivo (Avila et al., 2020; Almeida et al., 2021). Por ejemplo, el crecimiento simultáneo de órganos vegetativos durante la fase reproductiva del cultivo de café, puede influir en la regulación de la acumulación de azúcares solubles o almidón en las hojas, cuando hay baja carga de frutos (DaMatta et al., 2008). Así mismo, se ha notificado que cuando se presenta el llenado del fruto, hay incrementos significativos en las tasas fotosintéticas foliar en comparación con las etapas de formación y maduración del fruto, y de esta manera se postula que las etapas fenológicas de desarrollo del fruto, juega un rol clave en el desempeño fotosintético foliar (Ávila et al., 2020; Unigarro et al., 2022; Toro-Herrera et al., 2023). Por otro lado, se ha reportado que los estomas tienen una alta sensibilidad a los cambios en el déficit de presión de vapor o al limitado suministro de agua, los cuales, influyen en la fotosíntesis de las plantas (DaMatta et al., 2018; Almeida et al., 2021; León-Burgos et al., 2022).

Varios estudios mencionan que la baja regulación de órganos fuente- vertederos en árboles de *C. arabica*, expresan limitaciones en el metabolismo del nitrógeno (Bote y Vos, 2016; Avila et al., 2020). Esto se promueve dado que los frutos de café durante la fase de crecimiento lineal o llenado, demandan altas concentraciones de carbohidratos y nutrientes, en particular, nitrógeno y potasio, cuales pueden conducir eventualmente a deficiencias foliares de estos nutrientes durante el llenado del endospermo (Cannell, 1985; Chaves et al., 2012; Sadeghian et al., 2012). Las deficiencias de nutrientes, en particular, nitrógeno puede perjudicar la fotosíntesis por degradación de pigmentos fotosintéticos causado por el exceso de energía en la maquinaria fotosintética, que promueven daños oxidativos a nivel celular, y para el caso de potasio, su deficiencia se ha relacionado a la baja actividad de enzimas vinculadas en el metabolismo de azúcares, los cuales inciden en la translocación de fotoasimilados hacia los órganos vertederos (Pompelli et al., 2010; de Bang et al., 2020; Souza et al., 2020).

En árboles de café con elevada carga de frutos se alteran los patrones de asignación y partición de biomasa seca a nivel de las ramas o de toda la planta (Cannell, 1981; Vaast et al., 2005; DaMatta et al., 2008). Cannell (1981) encontró que, en ramas fructificadas, la masa seca total fue mayor alrededor del 40% en comparación con ramas sin frutos, aunque hubo una reducción más de la mitad de la masa asignada en las hojas. Vaast et al. (2005) reportan que, durante el llenado de los frutos, la acumulación total de la masa seca de las ramas, se asigna cuatro veces más en los frutos que en los órganos vegetativos durante un ciclo de producción anual. Así mismo, Bote y Vos. (2016) determinaron que, en árboles de café con alta carga de frutos, se incrementó de manera significativa la pérdida de hojas después del crecimiento lento de los frutos y, por tanto, hubo una marcada disminución en el peso seco foliar y área foliar específica en las plantas.

Con base en lo anterior, se podría asumir que las etapas fenológicas del desarrollo de los frutos constituyen una herramienta útil para predecir los efectos del

desbalance en la relación de órganos fuentes-vertederos y entender las implicaciones en el desempeño fisiológico de las plantas de café (Franck et al., 2006 y Unigarro et al., 2022). De esta manera, el objetivo de esta investigación fue evaluar el comportamiento fisiológico y el estado nutricional de las plantas en respuesta a la carga de frutos, en una plantación establecida a libre exposición solar de la zona cafetera central colombiana. Estos resultados permitirán reconocer el desempeño fisiológico y sus impactos en las plantas de café durante años de alta producción, con el propósito de construir herramientas para la toma de decisiones con prácticas de manejo agronómico que puedan contrarrestar los efectos de la alta carga de frutos.

2.3. Materiales y métodos

En este capítulo se estudió el efecto de la carga de frutos en cuatro etapas fenológicas claves para el desarrollo del fruto de café relacionadas con la acumulación de masa seca de este órgano: fase lenta del crecimiento BBCH71-60 DDF, fase de crecimiento lineal o acelerado BBCH73-105 DDF hasta la madurez fisiológica BBCH79-195 DDF, y fase de estabilización con maduración de cosecha del fruto BBCH88-212 DDF. El material vegetal empleado fue la variedad “Cenicafé 1”, al cual, se les asignó los mismos tratamientos y diseño experimental, así como el manejo agronómico. Las mediciones en este estudio fueron realizadas sobre las mismas ramas seleccionadas y etiquetadas en el capítulo 1.

2.3.1. Condiciones climáticas

Durante este estudio, se realizó el seguimiento de las variables climáticas radiación fotosintéticamente activa-RFA, brillo solar, temperatura media-Tmedia y déficit de presión de vapor-DVP entre los periodos abril a mayo y agosto hasta octubre del 2022, los cuales, tienen influencia con el desempeño fisiológico, en particular, con el intercambio de gases a nivel foliar del cultivo (DaMatta et al., 2018). En general, los árboles de café variedad “Cenicafé 1” estuvieron bajo las siguientes condiciones

ambientales en promedio: RFA de $785,17 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$, brillo solar de $3,47 \text{ horas d}^{-1}$, T_{media} $20,74 \text{ }^\circ\text{C}$ y DPV alrededor de $2,19 \text{ kPa}$ (Fig.8). La RFA fue determinada con una cámara foliar acoplada con un sensor PAR adaptado al analizador de gases infrarrojo y el DPV fue estimado con la metodología propuesta por Buck. (1981), la cual, considera la temperatura de la hoja. En cuanto al brillo solar y T_{media} fueron suministradas por la estación meteorológica de tipo convencional ubicada en el área de estudio (Agroclima, 2023).

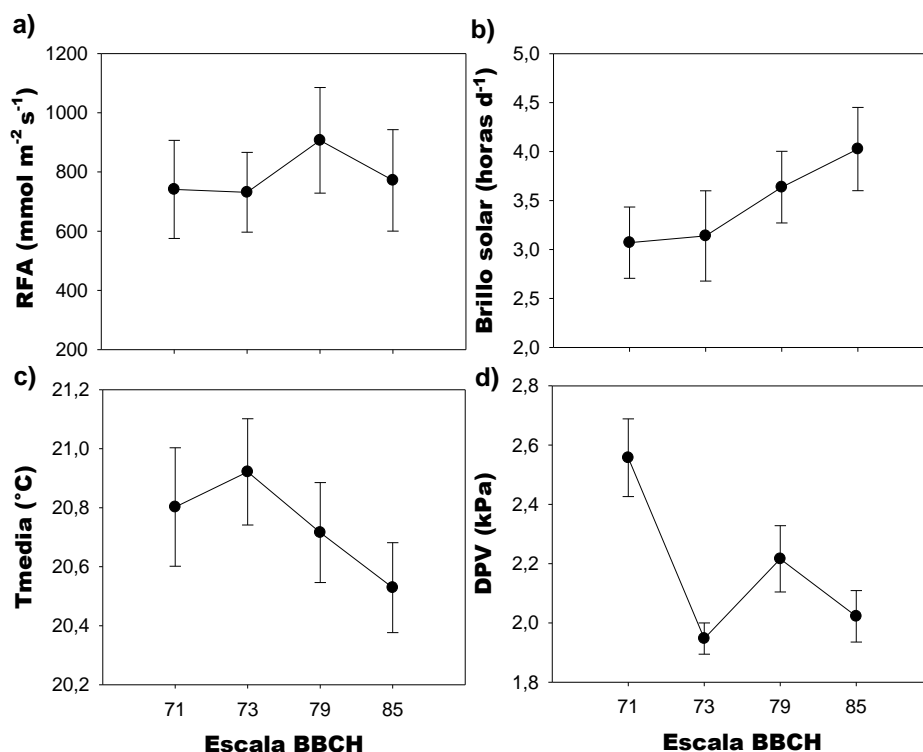


Figura 8. Condiciones de radiación fotosintéticamente activa-RFA (a), brillo solar (b), temperatura media- T_{media} (c) y déficit de presión de vapor-DPV (D) según la escala fenológica del desarrollo del fruto.

2.3.2. Mediciones

2.3.2.1. Intercambio de gases

Las medidas de intercambio de gases, tasa fotosintética neta- A , conductancia estomática- g_s , concentración de carbono intracelular- C_i , transpiración- T y uso eficiente de agua extrínseco- UEA_e (A/T) fueron realizadas con un analizador de gases infrarrojo $\text{CO}_2 / \text{H}_2\text{O}$ (CIRAS-3, PP Systems, USA). Las mediciones se

realizaron entre las 8:30 a 10:30 h sobre la parte media de la lámina foliar en ocho hojas completamente desarrolladas (para cada tratamiento), seleccionadas a partir del tercer o cuarto par de hojas desde el ápice de la rama, conservando el ángulo natural de las hojas como lo reportó León-Burgos et al. (2022). Estas mediciones se llevaron a cabo con una densidad de flujo de fotones fotosintéticos de $1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, 400 ppm de CO_2 , y conservando estable la temperatura de la hoja a 25°C y una humedad relativa entre el 50 y 70 %.

2.3.2.2. Análisis nutricional foliar

El muestreo y el análisis de la composición química del material vegetal se realizó con base en la metodología descrita por Carrillo et al. (1994) durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 y BBCH79. En tres plantas por cada tratamiento, se tomaron al azar 12 hojas sanas por árbol, seleccionadas a partir de tercer o cuarto par de hojas desde el ápice de las ramas ubicadas en la zona media del árbol. El material recolectado fue llevado al laboratorio para ser secado en una estufa a 65°C durante 72 h. Posteriormente, las hojas secas fueron molidas en un equipo Foss Cyclotec 1093 con malla de 0.5 mm y almacenadas en frascos herméticos para su posterior análisis.

Los nutrientes P, K, Mg, Fe, Mn, Zn y Cu, se determinaron vía combustión seca (incineración en mufla a 475°C por 5h). Una vez obtenidas las cenizas del material vegetal, éstas se disolvieron en una solución ácida de HCl al 17% a partir de la cual K, Mg, Fe, Mn, Zn y Cu, se cuantificaron por espectrometría de absorción atómica (Espectrofotómetro 55AA, Agilent technologies, Malaysia) y, P por espectrometría UV/Vis (Lambda 365 UV/Vis, PerkinElmer, Korea) por los métodos vanadato-molibdato y azometina-H, respectivamente (Carrillo et al., 1994). La determinación de N se realizó por el método de semimicro Kjeldahl y el S por incineración con Mg (NO_3)₂ por el método turbidimétrico (Carrillo et al., 1994).

2.3.2.3. Determinación de clorofilas y azúcares solubles totales

El procesamiento de las muestras se realizó con hojas frescas completamente desarrolladas seleccionadas a partir del tercer o cuarto par de hojas desde el ápice de la rama, durante la etapa fenológica de desarrollo del fruto BBCH79. Para esto se tomaron cuatro muestras por cada tratamiento. Las hojas fueron cortadas en bisel desde el peciolo y se almacenaron en bolsas “ziploc” con toallas de papel húmedo para evitar su deshidratación en campo. En el laboratorio, las hojas se lavaron con agua desionizada y secadas a temperatura ambiente e inmediatamente fueron almacenadas en bolsas de papel debidamente rotuladas y se liofilizaron por 48 horas (Kumar et al., 2014). Luego, se molieron con nitrógeno líquido y se congelaron a -75 °C en viales de 25 mL.

Para determinar el contenido de clorofilas totales se usó la ecuación [1] propuesta por Lichtenthaler. (1989). Se usaron muestras de 500 mg y se agregó 5 mL de etanol al 95% (v/v), se agitó en vortex por 1 min y fueron llevadas a ultrasonido (08893-21, Cole Parmer, USA) por 30 min. Luego, se centrifugó por 10 min a 4000 rpm (21r, Beckman Allegra, Alemania) y se retiró el sobrenadante. Se agregó etanol para diluir el sobrenadante hasta un volumen final de 25 mL. Por medio de un espectrofotómetro (DU600, Beckman, USA) se determinó el contenido de clorofilas totales en absorbancias a 664 y 648 nm.

$$Cla + b (mg g^{-1} ms) = 5,24 A_{664} + 22,24 A_{648} \quad [1]$$

Donde Cla + b es el contenido de clorofilas totales y A valor de las absorbancias a 664 y 648 nm.

Luego, se tomó una muestra control en la cual se extrajo hojas de ramas en fase vegetativa de los mismos árboles donde se evaluaban las diferentes intensidades de carga de frutos y se calculó el índice de estabilidad de clorofilas-IEC con la ecuación [2] usado por Mohan et al. (2000):

$$IEC (\%) = \frac{\text{Contenido de clorofilas totales (con carga de frutos)}}{\text{Contenido de clorofilas totales (control)}} * 100 \quad [2]$$

La cuantificación de azúcares solubles totales se realizó en la misma muestra tomada para la determinación de clorofilas, en la cual, se diluyó con etanol al 80%. Al sobrenadante se agregó 0,5 mL de fenol y se diluyó en 2,5 mL de ácido sulfúrico. La muestra fue agitada en vortex por 1 min y se dejó reposar por 30 min. Posteriormente, se centrifugó por 2 min a 9000 rpm (Microfuge 20, Beckman Coulter, Alemania). Las lecturas se realizaron en un espectrofotómetro (DU600, Beckman, USA) a una absorbancia de 645 nm (Roby y White, 1987).

2.3.2.4. Medidas de crecimiento

Se determinó el AF y masa seca total de las ramas-MST durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 y BBCH79. El AF fue estimada por medio de la metodología descrita en el capítulo 1. Para la MST, cada órgano fue tomado separadamente (rama, hojas y frutos) y situados en bolsas de papel rotuladas. Las muestras fueron secadas en una estufa a 65°C por 72 horas. Posteriormente, fueron pesadas en una balanza analítica con precisión de 0,01 g, donde se determinó la masa seca de la rama (MSR), masa seca de las hojas (MSH), masa seca de los frutos (MSF) y masa seca total (MST).

Luego, la partición de la MST fue calculada como la relación de la masa de las ramas ($RMR=MSR/MST$), relación de la masa de las hojas ($RMH=MSH/MST$) y relación de la masa de los frutos ($RMF=MSF/MST$). También medidas de crecimiento indirectas fueron estimadas como la relación del área foliar ($RAF=AF/MST$) y área foliar específica ($AFE= AF/MSH$).

2.3.3. Análisis estadísticos

Para evaluar el efecto de las etapas fenológicas del desarrollo del fruto sobre las medidas de intercambio de gases foliar, se usó un análisis de varianzas de medidas repetidas con estructura de diseño completamente aleatorio usando el estadístico

F al 5% de significancia. Posteriormente se aplicó una prueba Tukey con ajuste Kramer ($p < 0,05$) para detectar diferencias estadísticas.

Para las mediciones del estatus nutricional, clorofilas, acumulación de biomasa e índices de crecimiento, se empleó un análisis de varianzas (ANOVA) usando el estadístico F al 5% de significancia, después de cumplir con los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (prueba Levene). Luego, se aplicó test post hoc, para la comparación de las medias entre los tratamientos con la prueba Tukey ($p < 0,05$). En tanto, al contenido de azúcares solubles en las hojas, se empleó un análisis de regresión lineal, el cual, se ajustó con los siguientes criterios estadísticos: coeficiente de determinación- R^2 , error cuadrado medio y la significancia de los parámetros de la ecuación según la prueba t-Student al 5%. El análisis de correlación Spearman fue realizado en los parámetros de crecimiento RMF, RMH, RMR, MST, RAE y AFE, para detectar las relaciones lineales con el paquete estadístico Psych (Revelle, 2020)

Todos los análisis fueron realizados en el software R versión 4.0.4 con paquetes estadísticos *Stats* y *Agricolae* (Mendiburu, 2021, R Development Core Team, 2021) y para las gráficas se usó Sigmaplot 10.0.

2.4. Resultados

2.4.1. Intercambio de gases foliar

En general las medidas de intercambio de gases a nivel foliar no mostraron variaciones significativas respecto al nivel de carga de frutos, mientras que en relación a las etapas fenológicas del desarrollo del fruto-BBCH, si hubo diferencias estadísticas ($p < 0,05$). En la etapa BBCH71-crecimiento lento, se registraron los menores valores en promedio de A : $5,35 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$, en comparación con la etapa BBCH73-crecimiento acelerado o lineal, donde se registró incrementos del 71% y con el mayor valor de A : $10,08 \mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$, durante todo el desarrollo del fruto. Así

mismo, en las etapas BBCH79-madurez fisiológica y BBCH88-maduración de cosecha, se reporta incrementos y diferencias significativas en las tasas fotosintéticas respecto a la etapa BBCH71 (Fig.9a). Este mismo comportamiento se registró en conductancia estomática- g_s , con diferencias estadísticas ($p < 0,05$) y valores mayores en promedio de g_s : 169,83 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$ reportado en las etapas BBCH73, BBCH79 y BBCH88, en relación con la etapa BBCH71 con valores inferiores promedio de g_s : 124,53 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$ (Fig.9b).

En contraste con lo anterior, para las mediciones C_i y T se presentaron variaciones al finalizar el crecimiento y desarrollo del fruto. Durante las etapas BBCH71, BBCH73 y BBCH79, se registraron valores en promedio de C_i : 292,77 μmol y T : 3,45 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$, los cuales, demuestran diferencias estadísticas en comparación con la etapa BBCH88 donde se reportaron valores inferiores de C_i : 264,97 μmol y T : 2,89 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$ (Fig. 9c y 9d). En tanto al UEA_e , los mayores valores promedio (2,53 $\text{mmol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$) se reportaron en las etapas BBCH73 y BBCH79 con diferencias significativas ($p < 0,05$) en relación con las etapas BBCH88 y BBCH71, aunque los menores valores en promedio de UEA_e : 1,69 $\text{mmol CO}_2 \text{mmol}^{-1} \text{H}_2\text{O}$, se observaron en la etapa de crecimiento lento del fruto-BBCH71 (Fig. 9e)

Sin embargo, en relación con la carga de frutos al finalizar el seguimiento de las mediciones de intercambio de gases a nivel foliar-BBCH88, se mostraron los menores valores de A : 7,29 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ y g_s : 142,88 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$ en árboles con carga de frutos del 100% respecto a las cargas de frutos $< 90\%$, en los que se registró en promedio A : 8,78 $\mu\text{mol m}^2 \text{s}^{-1}$ y g_s : 164,88 $\text{mmol m}^2 \text{s}^{-1}$ (Fig. 9a y 9b).

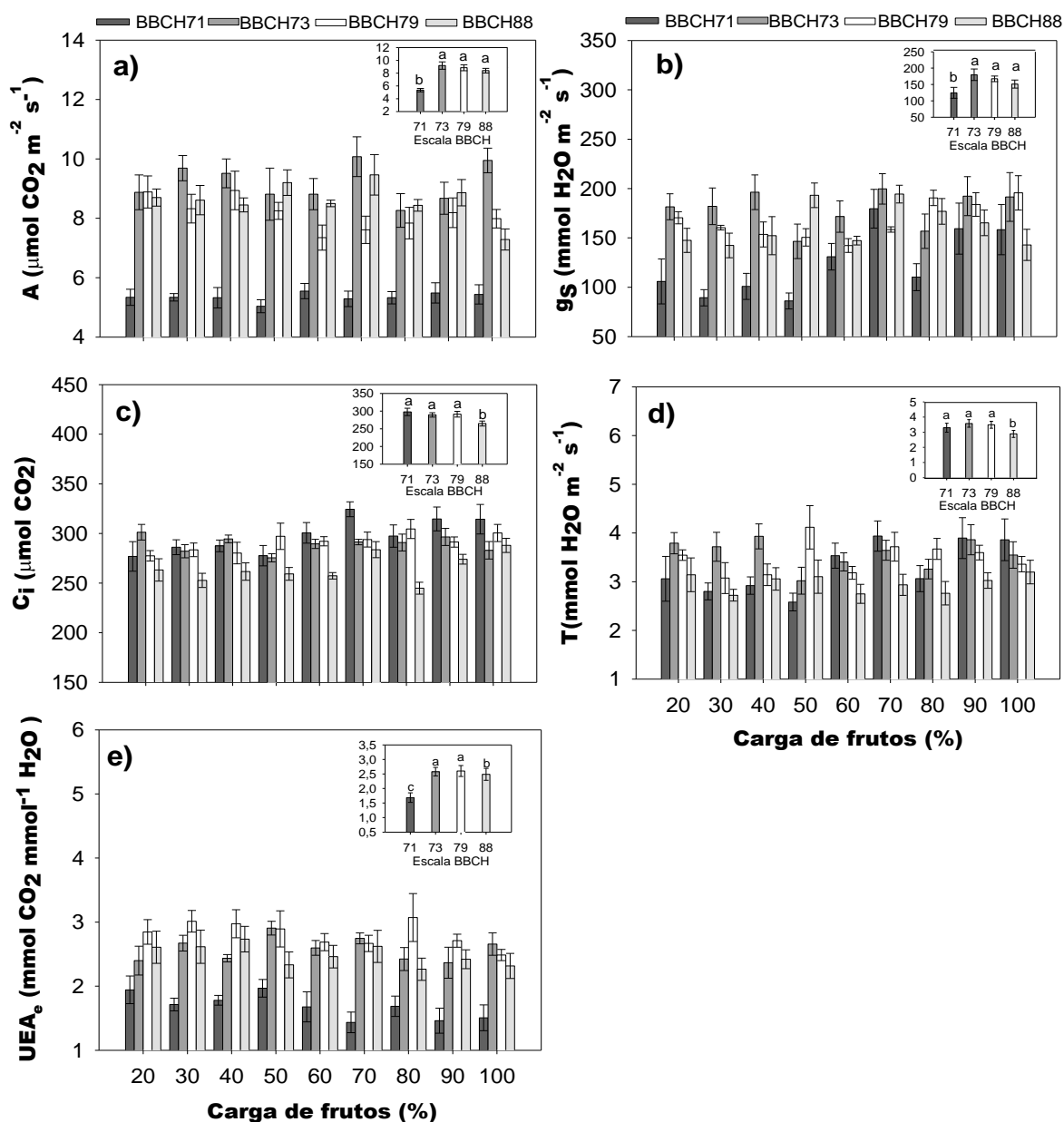


Figura 9. Respuesta de la carga de frutos en las tasas fotosintéticas-A (a), conductancia estomática-gs (b), concentración de carbono intracelular-Ci (c), transpiración-T (d) y uso eficiente del agua extrínseco-UEA_e (e) de acuerdo con las etapas fenológicas del desarrollo del fruto. Cada barra representa la media ($n=8$) \pm error estándar. En los recuadros se muestran los valores promedio de A, gs, Ci, T y UEA_e. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tiempo fenológico del desarrollo del fruto según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

2.4.2. Estatus nutricional, contenido de clorofilas y azúcares solubles a nivel foliar

El estado nutricional de las plantas de café con respecto a la carga de frutos, tuvo alteraciones en la concentración de nutrientes durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto evaluadas (BBCH71 y BBCH79). Para los macronutrientes nitrógeno (2,24% en promedio), fósforo (0,24%) y azufre (0,33%) no hubo modificaciones en la concentración de estos nutrientes según la carga de frutos durante la etapa BBCH71 (Fig.10a, 10b y 10e). Sin embargo, la acumulación de potasio fue menor (1,53%) y con diferencia estadística significativa, para los árboles con carga de frutos del 100% en comparación con las menores cargas de frutos del 20, 30 y 40%, en las cuales, se registraron valores en promedio de 1,60% (Fig.10c). Caso contrario, se evidenció en la acumulación de magnesio donde los mayores valores (0,31%) se obtuvieron a partir de la carga de frutos del 70% respecto a las cargas por debajo del 60% (0,25%), aunque las diferencias estadísticas se detectaron solo para las cargas del 70 y 80% en relación con los árboles que presentaban cargas menores al 60% (Fig. 10d).

En la etapa BBCH79, se registraron cambios más representativos en los patrones de acumulación de macronutrientes en relación con la carga de frutos. Para nitrógeno (2,14% en promedio), fósforo (0,18%) y potasio (1,46%), se evidenciaron mayores concentraciones y diferencias significativas en las cargas de frutos del 20, 30 y 40%, en contraste con la carga de frutos del 100%, los cuales, presentaron valores inferiores (N: 1,77%, P: 0,14% y K: 1,02%). En tanto al contenido de azufre, este fue muy sensible a la carga de frutos, con diferencias estadísticas ($p < 0,05$) a partir de la carga del 30% y disminuciones alrededor del 50% en la concentración de este nutriente (0,11% en promedio) para la carga de frutos del 100%, en comparación con los árboles en los que se asignó el 20% de la carga de frutos (0,22%). Mientras que para el caso de magnesio no se presentó diferencias estadísticas por el efecto de la carga de frutos (Fig. 10).

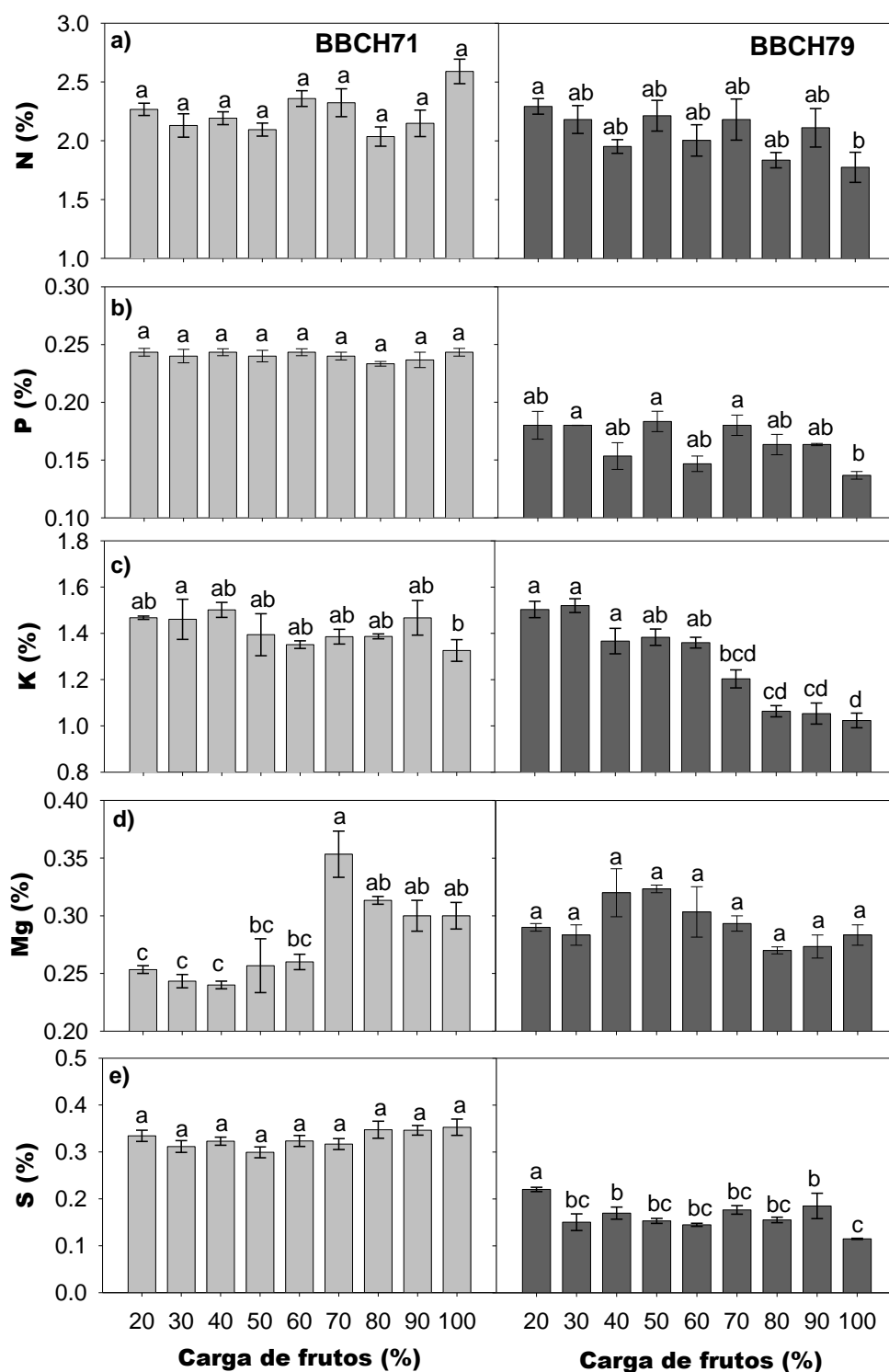


Figura 10. Efecto de la carga de frutos en la concentración foliar de nitrógeno-N, fósforo-P (b), potasio-K (c), magnesio-Mg (d) y azufre-S (e) durante las etapas fenológicas de los frutos BBCH71 y BBCH79. Cada barra representa la media ($n=3$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

También en este estudio se reporta la influencia de la carga de frutos en la concentración de micronutrientes. Para la etapa BBCH71, las concentraciones de estos nutrientes presentaron diferentes comportamientos según la carga de frutos, por ejemplo, para el hierro se observaron diferencias significativas y valores inferiores (34,25 ppm en promedio) desde la carga de frutos del 70% en comparación con las cargas de frutos menores al 60% (70,52 ppm), mientras que para el caso de manganeso se detectaron diferencias estadísticas y concentraciones menores en las cargas elevadas del 90 y 100% en contraste con los árboles con cargas por debajo del 70%. Así mismo, con el zinc se evidenció la influencia de las cargas elevadas del 90 y 100%, en las cuales, fueron menores las concentraciones de este nutriente (6,54ppm en promedio) y con diferencias significativas respecto a los árboles que tenían cargas menores al 80%, donde se registró valores promedio de 8,16 ppm. La concentración del nutriente cobre, mostró cambios importantes con valores menores del 13,29 ppm en promedio y con diferencias estadísticas a partir de la carga de frutos del 30% en relación con las concentraciones en promedio de 18,32 ppm registradas en la carga de frutos del 20% (Fig.11).

En la etapa BBCH79 se presentaron menores variaciones en las concentraciones de los micronutrientes. Tal es el caso del hierro y zinc, donde no hubo diferencias estadísticas en relación a la carga de frutos (Fig. 11a y 11d). Aunque para el manganeso se detectaron diferencias significativas en la concentración de este nutriente, con reducciones del 25% en árboles con cargas de frutos desde el 80% respecto a las cargas menores del 70% (Fig. 11b). Finalmente, la carga elevada de frutos del 100% influyó significativamente en los contenidos de cobre, con reducciones del 35% en las concentraciones de este nutriente a nivel foliar comparadas con las cargas menores del 20 y 30%, en las que se registró en promedio 14,72 ppm (Fig.11c).

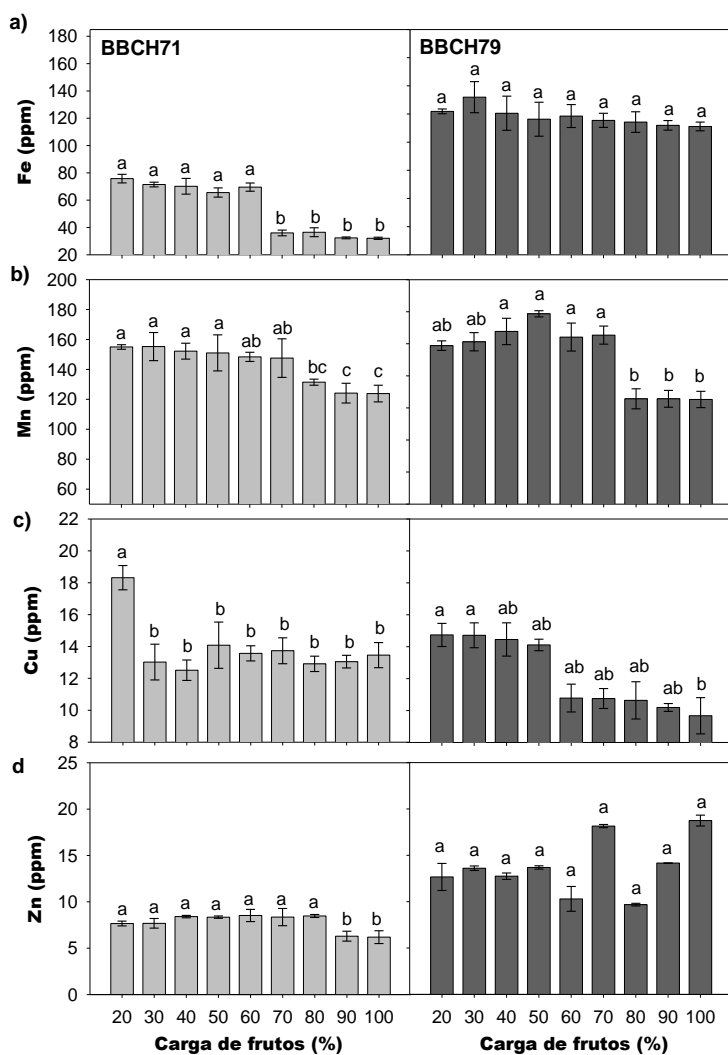


Figura 11. Efecto de la carga de frutos en la concentración foliar de hierro-Fe (a), manganeso-Mn (b), cobre-Cu (c) y zinc-Zn (d) durante las etapas fenológicas de los frutos BBCH71 y BBCH79. Cada barra representa la media ($n=3$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

En general, se identificó que la carga elevada de frutos del 100% afectó las concentraciones de los nutrientes esenciales para el desempeño fisiológico de las plantas de café, particularmente, en la etapa BBCH79. Esto puede generar algún impacto negativo en el desempeño fisiológico de las plantas de café, en la cual, se corroboró por medio de las concentraciones de los pigmentos fotosintéticos reportados en la Figura 12. Se evidenciaron reducciones tanto en la concentración total como en la estabilidad de las clorofilas a y b, con diferencias estadísticas y

significativas ($p < 0,05$) entre la carga del 100% en comparación con los árboles en los que se les asignó las menores cargas de frutos (20 y 30%).

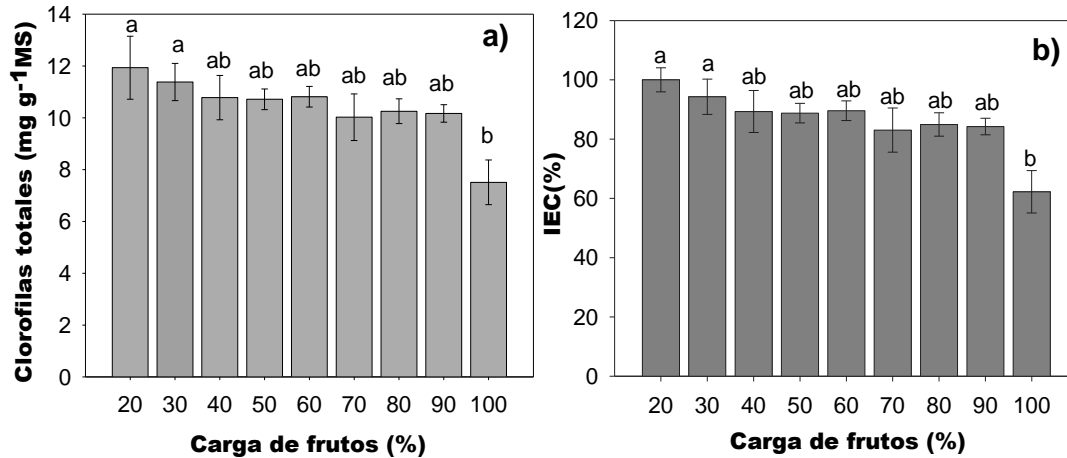


Figura 12. Concentración de clorofilas totales (a) e índice de estabilidad de clorofilas totales-IEC según la carga de frutos. Las medidas fueron realizadas en hojas completamente desarrolladas evaluadas durante la etapa fenológica BBCH79. Cada barra representa la media ($n=4$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

Para conocer las implicaciones en el desempeño fisiológico, adicionalmente, se evaluó el contenido de los azúcares solubles totales como un marcador bioquímico vinculado en la respuesta del incremento en la carga de frutos de las plantas cultivables. Se evidenció una relación lineal inversa, en la cual, muestra que, al incrementarse la carga de frutos en los árboles de café evaluados, disminuye el contenido de azúcares solubles totales en las hojas, registrándose los menores contenidos ($8,37 \text{ mg g}^{-1} \text{ MS}$ en promedio) en las cargas de frutos del 100% en comparación con los valores promedios de $11,76 \text{ mg g}^{-1} \text{ MS}$ observados en los árboles que tenían las cargas del 20 y 30% (Fig. 13).

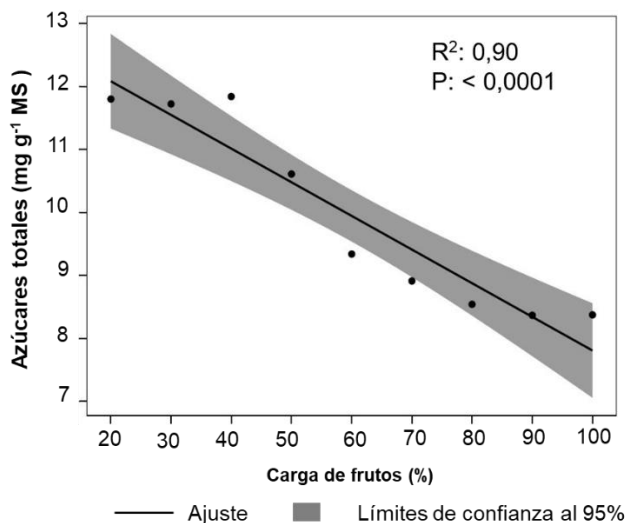


Figura 13. Concentración de azúcares solubles totales según la carga de frutos. Las medidas fueron realizadas en hojas completamente desarrolladas evaluadas durante la etapa fenológica BBCH79. Cada punto representa la media (n=4).

2.4.3. Dinámica de acumulación de biomasa seca e índices de crecimiento

El incremento de la carga de frutos evaluados en este estudio influyó en la acumulación de masa seca en los árboles de café durante las etapas fenológicas BBCH71 y BBCH79. De manera general, se observaron cambios influenciados por la carga de frutos sobre la partición de la masa seca principalmente en las hojas y frutos (Fig.14). Para la etapa BBCH71, se reportaron que, de la asignación de la masa seca total, en promedio el 34% corresponde a las ramas, sin diferencias estadísticas entre las cargas de frutos, en contraste con la acumulación de la masa en hojas y frutos (Fig.14a).

Para el caso de la masa en las hojas, el 63% fue asignado para las cargas del 20 y 30%, mientras que en las cargas de frutos elevadas (> 70%) fue del 47%, con diferencias estadísticas detectadas entre estas intensidades de carga de frutos en la etapa BBCH71. Como era de esperarse, en la masa de los frutos, las cargas elevadas del 90 y 100% presentaron diferencias significativas con una mayor

distribución (18% en promedio) en contraste con el 7% asignado en las cargas de frutos del 20 y 30% (Fig.14a).

El análisis en la etapa BBCH79 presentó mayores cambios en la partición de la masa seca total en los árboles de café, influenciadas por la carga de frutos. Igualmente, como se observó en la etapa anterior, la acumulación de masa en las ramas no mostró diferencias estadísticas, aunque hubo cambios en la asignación respecto a la etapa fenológica anterior, con un promedio del 24%. Para la masa de las hojas, las menores cargas de frutos del 20, 30 y 40%, presentaron la mayor acumulación estimada alrededor del 24% en promedio y con diferencias significativas en relación con las cargas elevadas del 90 y 100%, las cuales, asignaron solo un 13%. Por consiguiente, la mayor acumulación de la masa de los frutos (66% en promedio) fue registrada en los árboles con carga de frutos del 100% con diferencias estadísticas en comparación con las cargas menores del 20, 30 y 40% donde se distribuyó el 52% hacia estos órganos (Fig.14b).

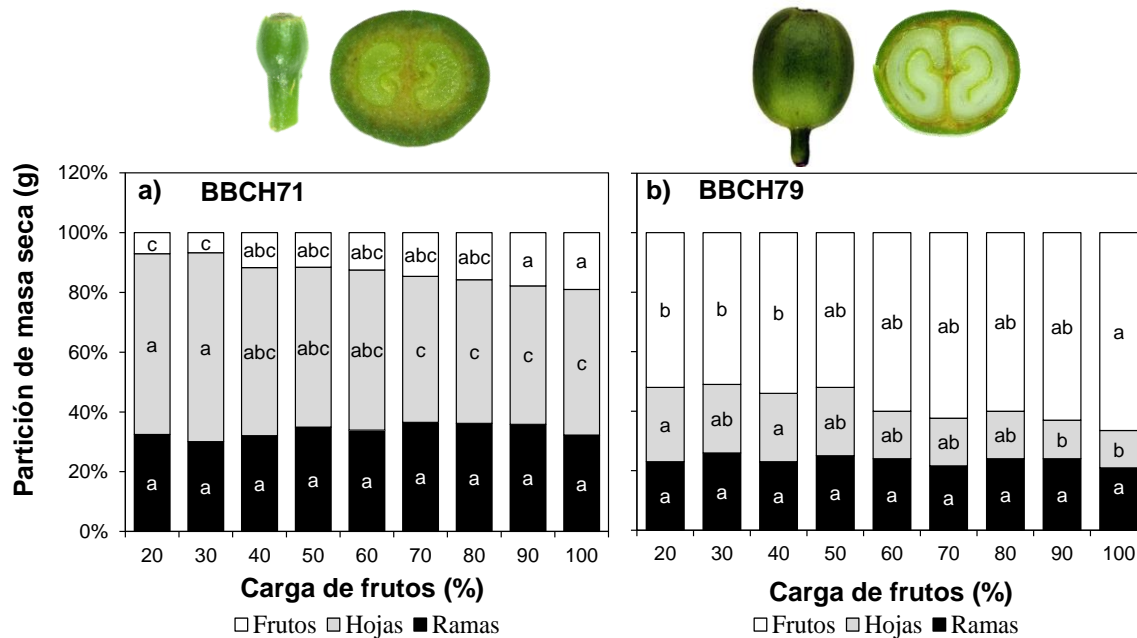


Figura 14. Efecto de la carga de frutos en la partición de biomasa seca durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 (a) y BBCH79 (b). Cada barra representa la

media ($n=12$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

Los resultados descritos anteriormente, demuestran que el incremento en la carga de frutos generó mayor acumulación de masa en los frutos y esto podría modificar la MST, tal como se observa en la Figura 15a, donde la mayor acumulación de MST (39,56 g en promedio, se registraron para las cargas de frutos del 80, 90 y 100% en relación con las cargas del 20 y 30% (19,71 g) en la etapa BBCH71. Este mismo resultado se observó en la etapa BBCH79, con diferencias significativas ($p < 0,05$) y mayor acumulación de MST (60,98 g en promedio), a partir de las cargas de frutos del 50% respecto a la carga del 20% (44,90 g).

La acumulación de mayor biomasa en los frutos puede conllevar a tener modificaciones en el crecimiento de los árboles de café. Se registró mayor RAE (3,65 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ en promedio) con diferencias estadísticas en la carga de frutos del 20% en relación con las cargas elevadas del 80, 90 y 100% (1,91 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$) durante la etapa BBCH71. Aunque en la etapa BBCH79, se observó cambios en los valores de RAE, persistió la misma respuesta en relación a que, la menor carga de frutos del 20% presentó mayor RAE: 1,31 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ en promedio en comparación con la carga de frutos del 100%, en las que se registró RAE: 0,91 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$, es decir, disminuciones del 31% (Fig. 15b).

Para el caso del AFE, es necesario comprender que este índice de crecimiento depende del balance del AF y la MSH. De este modo, en la etapa BBCH71 se evidenciaron mayores valores de AFE: 5,98 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ en promedio para las cargas de frutos del 20 y 30% en contraste con la carga del 100% (AFE: 3,19 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$). Caso contrario, se pudo evidenciar en la etapa BBCH79, ya que mayores valores de AFE: 8,51 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ en promedio y con diferencias estadísticas fueron reportados para las cargas de frutos de 90 y 100% con respecto a las cargas menores del 20, 30 y 40%, en las cuales, se registró en promedio un AFE: 5,34 $\text{cm}^2 \text{g}^{-1}$ (Fig.15c). Este resultado indica que los árboles con carga elevada de frutos del 90 y 100%,

presentaron los menores valores de MSH y de esta manera se explican los aumentos en la medida de AFE para esta etapa fenológica de desarrollo del fruto.

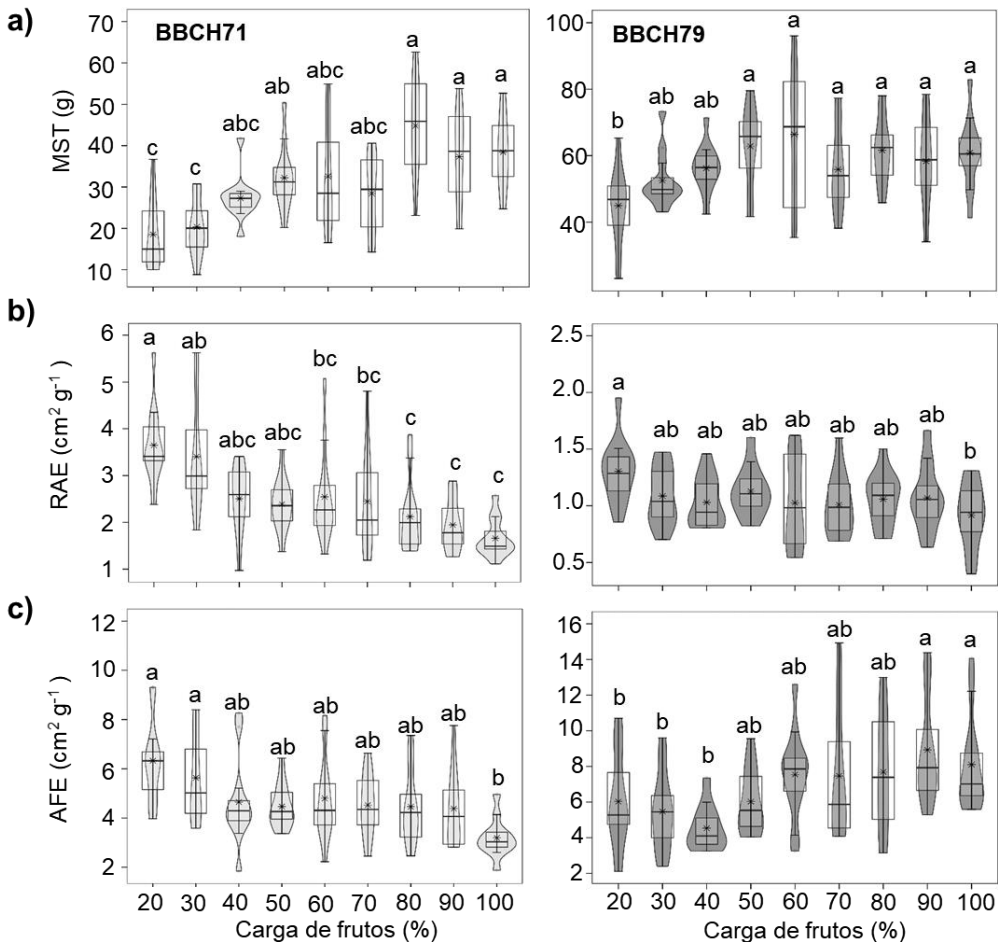


Figura 15. Efecto de la carga de frutos en la masa seca total (a), relación del área foliar específica-RAE (b) y área foliar específica-AFE (c) durante las etapas fenológicas del desarrollo del fruto BBCH71 y BBCH79. Datos son la media ($n=12$) \pm error estándar. Letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre las medias de cada tratamiento según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

Hay una asociación directa entre las medidas de crecimiento RMF, RMH, RMR, MST, RAE y AFE evaluadas en las ramas de los árboles de café con diferentes intensidades de carga de frutos. En efecto, se confirmó que la RMF tiene una correlación alta, negativa y muy significativa ($p < 0,0001$) con las medidas RMH y RMR, así como también se reportó esta misma relación para la medida MST. Caso contrario ocurrió para las medidas MST y RMF donde se estableció una correlación positiva y muy significativa, y también entre las medidas RAE, RMR y RMH. Por

último, la RAE tiene una correlación alta, negativa y significativa ($p < 0,0001$) con la MST y esta misma asociación se evidenció con AFE y RMH (Fig.16).

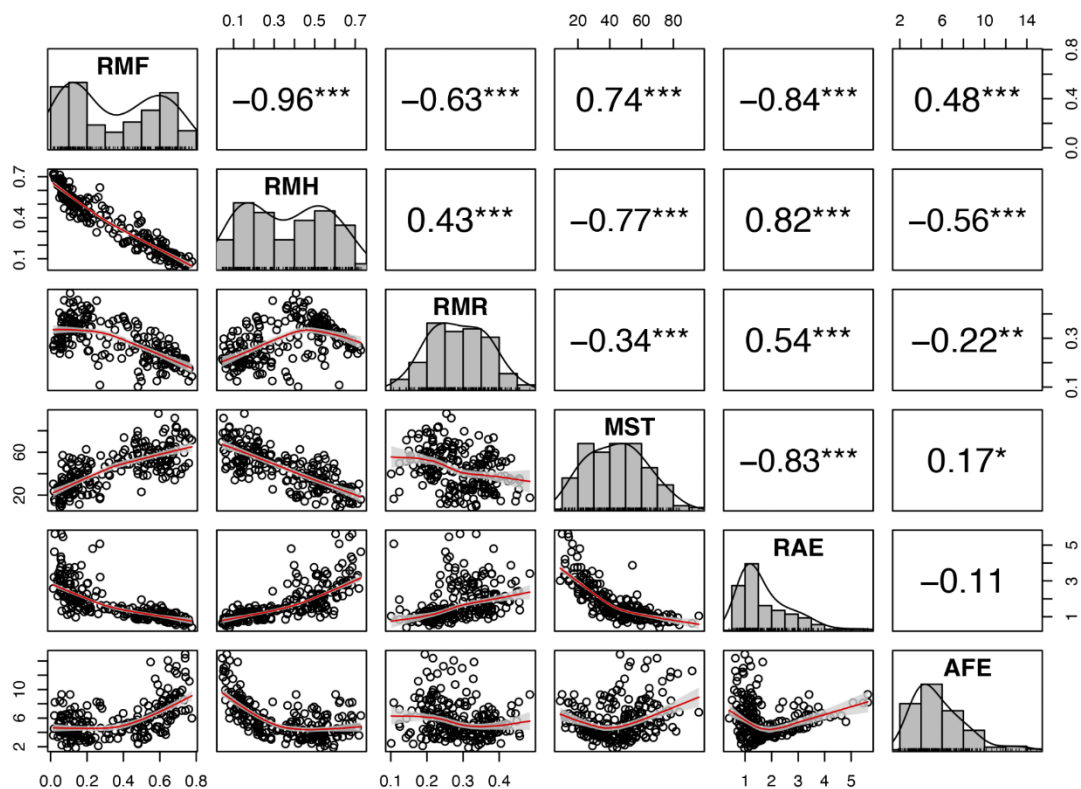


Figura 16. Análisis de correlación de Spearman fue calculado para evaluar la relación entre las cargas de frutos y medidas de crecimiento en los árboles de café crecidos en campo. Los coeficientes encima de la diagonal de la matriz demuestran el grado de correlación y los asteriscos denotan los cambios estadísticos para significancia de * $p < 0,05$, ** $p < 0,001$ y *** $p < 0,0001$. Debajo de la diagonal de la matriz se muestra los gráficos de dispersión de las medidas de crecimiento.

2.5. Discusión

El desempeño fotosintético, la composición nutricional y cambios en los patrones de acumulación de la biomasa seca de las plantas de la variedad “Cenicafé 1” fueron alterados por la elevada carga de frutos. Estos resultados demostraron que existe una relación estrecha entre la actividad de los órganos vertederos (frutos) sobre el desempeño fisiológico de los órganos fuentes, y en consecuencia, la evaluación de varios grados de intensidades de carga de frutos, permitió clarificar

que los incrementos en la cantidad de frutos por árbol, pueden alterar las relaciones de órganos fuentes y vertederos, los cuales, promueven cambios en los procesos fisiológicos que afectan el crecimiento de la planta (Chaves et al., 2012; Avila et al., 2020).

En las medidas de intercambio de gases, se evidenció que no hay efectos en relación a la carga de frutos, mientras que, con las etapas fenológicas del desarrollo del fruto, si se presentaron alteraciones significativas (Fig. 9). Este mismo resultado fue reportado por DaMatta et al. (2008) y Avila et al. (2020) donde las diferentes cargas de frutos evaluadas no demostraron cambios significativos en los parámetros de intercambio de gases A , g_s y C_i . Vaast et al. (2005), Ávila et al. (2020) y Unigarro et al. (2022), demostraron que las tasas fotosintéticas cambiaron en relación con la etapa de desarrollo del fruto. Los valores menores de A y g_s reportados para la etapa BBCH71, se asocian dado que, el crecimiento del fruto en esta fase es lento (De Castro y Marraccini, 2006) y por tanto los requerimientos de fotoasimilados son bajos. Aunque como se ha evidenciado se podría asumir que, con las tasas fotosintéticas ejercidas por los frutos durante esta etapa, es suficiente para garantizar las necesidades de carbono requeridas en esta fase de crecimiento (Vaast et al., 2005; Ocampo et al., 2010).

También podría relacionarse el DPV como respuesta a las bajas tasas fotosintéticas en la fase de lento crecimiento de los frutos-BBCH71, por los valores registrados durante este tiempo (2,6 KPa en promedio) (Fig. 8). De hecho, los estomas tienen una alta sensibilidad a los cambios de DPV, como lo ha demostrado Almeida et al. (2021) en plantas de café, donde identificaron que disminuciones del 34% en las tasas fotosintéticas fueron registradas con DPV de 2,4 KPa. Los incrementos de A en las etapas BBCH73 y BBCH79, correspondieron a un estímulo por el incremento de la fuerza de vertedero por los frutos, para garantizar las necesidades de importar, utilizar y metabolizar los fotoasimilados, requeridos en los procesos de elongación celular y desarrollo del endospermo, los cuales,

originan los aumentos representativos en tamaño y peso reportado para la fase de crecimiento lineal o llenado del fruto (De Castro y Marraccini, 2006; Ocampo et al., 2010). En este estudio también se corroboró que los incrementos en las tasas fotosintéticas son promovidos por mayores g_s (Fig. 9b), como ha sido previamente reportado por DaMatta et al. (2008) y Unigarro et al. (2022) en plantas de café *C. arabica*.

Durante la maduración del fruto los parámetros C_i , T y UEA_e , disminuyeron de forma significativa (Fig. 9c, 9d y 9e) y este resultado se asoció a que los frutos inician su fase de almacenamiento donde se reduce las tasas de respiración y crecimiento, así como la acumulación de masa seca, para promover los cambios bioquímicos que generan las modificaciones de color del pericarpio (Sagio et al., 2013; Osorio et al., 2023). También puede relacionarse con las reducciones de g_s y esto conlleva a las marcadas limitaciones en A, C_i , T y UEA_e (Farquhar y Sharkey, 1982). Estas disminuciones fueron más marcadas para los árboles con cargas de frutos del 100%, lo cual, podría reflejarse en que estas plantas desencadenen condiciones de estrés no solo por limitaciones estomatales (Pillitteri y Torii, 2012).

La carga más elevada de frutos (100%) evaluada en este estudio, generó cambios representativos en las concentraciones de macronutrientes en la etapa BBCH79 (Fig.10). Las disminuciones significativas de N, P, K y S, corroboran la alta demanda de nutrientes que presentan los frutos durante la fase de llenado, como ha sido previamente reportado por Cannell. (1985), Laviola et al. (2009) y Sadeghian et al. (2012). Los resultados de este estudio confirmaron que para los nutrientes N (1,77%) y K (1,02%), sus niveles son muy bajos en referencia a los valores adecuados reportados para *C. arabica* (N: 2,3-2,8% y K: 1,5 a 2,0 %), y de esta manera, se evidencia las deficiencias de estos nutrientes en los árboles de café (Valencia, 1986; Sousa et al., 2018; Salamanca y González-Osorio, 2020).

En árboles de café con alta carga de frutos se han reportado reducciones de nitrógeno, por medio de las variaciones en la concentración a nivel foliar del nutriente como en sus formas de almacenamiento por medio de aminoácidos totales, y se concluye que existe una removilización de este nutriente desde los órganos fuentes hacia los vertederos (Chaves et al., 2012; Bote y Vos., 2016; Avila et al., 2020). Este resultado ha sido asociado a la baja autonomía de las ramas con mayor carga de frutos, para la asignación de carbohidratos y nutrientes durante los periodos de mayor demanda por los frutos, generalmente, durante el llenado del endospermo (Chaves et al., 2012). Por consiguiente, se ha postulado que el movimiento de carbono en árboles de café se promueve desde las ramas con menor carga de frutos hacia las ramas con mayor cantidad de frutos, pero no entre ramas con baja carga de frutos o durante el crecimiento lento del fruto (Cannell,1971).

Las deficiencias de nitrógeno identificadas en los árboles con cargas de frutos del 100%, indirectamente implican que hay translocación de fuentes de nitrógeno hacia los vertederos por los frutos y se ha reportado que este proceso resulta en disminución de síntesis de pigmentos fotosintéticos por la baja actividad de enzimas vinculadas en el metabolismo de nitrógeno (de Bang et al., 2020) y esto en plantas de café genera incrementos en el estrés oxidativo a nivel celular, baja eficiencia fotosintética y afectación en el metabolismo de carbono (Pompelli et al., 2010; Souza et al., 2020). Por estas razones, con cargas de frutos del 100% se detectaron disminuciones significativas y baja estabilidad del contenido de clorofilas totales (Fig. 12), lo que posiblemente se asocia a disminuciones de síntesis de estos pigmentos y daños por procesos de peroxidación lipídica en la membrana de los cloroplastos.

Por otro lado, el potasio es el nutriente que se acumula en mayor cantidad en los frutos de café (Sadeghian, 2022), y deficiencias eventuales en las plantas tienen efectos en la actividad fotosintética, por su rol clave en la funcionalidad de enzimas

ATPasa que están vinculadas en los procesos de activación metabólica a nivel celular y en la apertura de los estomas, así como su función en la conservación de las células del mesófilo e integridad del cloroplasto (Taiz et al., 2015; de Bang et al., 2020; Wang et al., 2021). Como los frutos de café son vertederos prioritarios por su mayor fuerza al importar carbohidratos (DaMatta et al., 2008), y sumado a esto, las deficiencias de nitrógeno y potasio, limitan la producción de fotoasimilados por baja disponibilidad de CO₂, por tanto, esto explicaría porque se evidenciaron las disminuciones en la concentración de azúcares solubles totales en la hoja, conforme se incrementó la carga de frutos (Fig. 13).

En cuanto a la dinámica de la concentración de los macronutrientes durante la etapa BBCH71, se puede resaltar que las concentraciones de K tienden a disminuir a partir de la carga de frutos del 50% (Fig. 10) con valores en promedio de 1,5%. Las disminuciones de K pudieron ser causada por su importante función en la activación de enzimas ATPasa vinculadas en la descarga y translocación de fotoasimilados en el floema (transporte activo secundario), así como su función en el metabolismo de azúcares (Taiz et al., 2015; Wang et al., 2021). En contraste, los contenidos de Mg tendieron a aumentar a partir de la carga de frutos del 70% (Fig. 10d) y esta respuesta posiblemente podría asociarse dado que, en esta etapa fenológica, se aumentan los costos respiratorios por los frutos y, en consecuencia, se intensifica la producción de clorofilas, con el propósito, de cumplir con el suministro de carbono necesario para los procesos de división celular del endospermo (Vaast et al., 2005; De Castro y Marraccini, 2006; Sagio et al., 2013).

La acumulación de micronutrientes tuvo variaciones leves para Zn y Mn, solo para las cargas de frutos del 90 y 100%, y representativas para Fe y Cu a partir de la carga de frutos del 70%, durante la etapa BBCH71 (Fig.11). Según Martínez et al. (2003) los niveles críticos de estos nutrientes para árboles de *C. arabica* en años de alta producción tiene los siguientes rangos: Mn 71-177ppm, Fe 48-125 ppm, Cu 14- 20 ppm y Zn 7-11 ppm. Con base en lo anterior, en este estudio y etapa

fenológica se confirmaron las deficiencias de los nutrientes Fe (34,25 ppm en promedio), Cu (13,14 ppm) y Zn (6,29 ppm). Estas diferencias se relacionan debido a que estos nutrientes están vinculados en la maquinaria fotosintética a nivel de los fotosistemas y esto asociado con la actividad fotosintética de los frutos (Vaast et al., 2005; Ocampo et al., 2010), promueve una mayor movilización de estos nutrientes conforme se incrementa el número de frutos en el árbol (Tripathi et al., 2015; Andresen et al., 2018). También las fluctuaciones de estos nutrientes en la solución del suelo pueden estar influenciada por los incrementos sustanciales de precipitación reportados a los primeros meses del experimento (350 mm en promedio), lo cual, podría afectar la disponibilidad y absorción de estos nutrientes (Sadeghian y Salamanca, 2015). Sin embargo, esto requerirá de otra investigación que determine la relación del aumento de las lluvias y disponibilidad de micronutrientes para árboles de *C. arabica*.

Para la etapa BBCH79 hubo cambios en las concentraciones de micronutrientes en relación con la carga de frutos. En esta etapa fenológica se reportaron incrementos en los niveles de Fe y Zn con respecto a la etapa BBCH71 y disminuciones para Mn y Cu con cargas de frutos mayores al 80% (Fig. 11). Sadeghian (2022) y Laviola et al. (2007) identificaron que la acumulación de micronutrientes tiene una relación conforme al desarrollo del fruto de café y concluyen que los mayores niveles de estos nutrientes coinciden con el llenado del endospermo y la madurez fisiológica del fruto, y de este modo, se explica los incrementos en los nutrientes Fe y Zn para esta etapa fenológica. Por otra parte, con los niveles de Cu (9,67 ppm en promedio) se confirmaron deficiencias nutricionales y estas reducciones en conjunto con las de Mn, se asocian principalmente porque hacen parte estructural de la enzima superóxido dismutasa-SOD, la cual, tiene la función de detoxificar a nivel celular la producción de especies reactivas de oxígeno-ROS y así regular la homeostasis redox en los fotosistemas, para contrarrestar daños oxidativos en la membrana tilacoidal de los cloroplastos y conservar la eficiencia fotosintética en la fase lumínica (Hansch y Mengel, 2009;

Andresen et al., 2018). Como en este estudio se registró la disminución del contenido de clorofilas en árboles con alta carga de frutos y esto se asocia a daños por estrés oxidativo, se podría concluir que las plantas como mecanismo de respuesta al estrés, promueven la asignación de estos nutrientes para los procesos fisiológicos descritos anteriormente.

Las modificaciones en los patrones de partición y asignación de biomasa seca en los árboles con cargas de frutos del 100% durante la etapa de llenado del endospermo y madurez fisiológica-BBCH79 (Fig.14), han sido previamente reportadas por Cannell. (1971) y Vaast et al. (2005). En este estudio se constató que la biomasa asignada a los frutos es casi dos veces mayor en comparación a la distribuida hacia las hojas y rama, y este mismo resultado fue determinado por Vaast et al. (2005), lo que confirma que los frutos de café son vertederos con gran fuerza para competir en la importación de carbono con los órganos vegetativos en etapa de formación (DaMatta et al., 2008). Entre tanto, las diferencias en la acumulación de la biomasa seca total en los árboles con cargas de frutos elevadas (Fig.15a), se correlacionaron con el aumento en la fracción de biomasa asignada hacia los frutos (Fig.16), y este resultado reafirma la dominancia de los frutos en la partición de biomasa seca de las plantas de café, al ser fuertes vertederos y esto en las futuras cosechas, podrían generar en las plantas un desbalance en la partición de carbono y esto altera los patrones de producción del cultivo (Cannell, 1985).

Como otro resultado de interés en este estudio, fue la evidencia en la reducción de la biomasa asignada a las hojas conforme incrementaba la carga de frutos (Fig. 14). Este resultado se relaciona porque la fuerza de vertedero de los frutos de café, promueve la reducción de las hojas, como fue identificado en el capítulo 1 y, por consiguiente, limita las variables de crecimiento como RAE, asociada a la capacidad asimilatoria por unidad de área foliar de las plantas, para interceptar la radiación solar, así como se aumentan los valores de AFE por las reducciones en

la MSH (Fig. 15b y 15c). En el estudio de Bote y Vos (2016) se confirma las disminuciones del peso seco foliar y AFE conforme incrementa la carga de frutos en árboles de *C. arabica* y asocian estos resultados por la influencia que tiene los frutos en la pérdida y retrasos en la formación de hojas. Así mismo, por la correlación positiva que tiene la MSH entre RAE y la asociación negativa con AFE determinada en este estudio, se respaldan los resultados descritos anteriormente (Fig.16).

2.6. Conclusiones

Los resultados de este estudio sugieren que, en árboles de *C. arabica* con cargas de frutos elevadas, se afecta el contenido de pigmentos fotosintéticos, la concentración de N, K y Cu, después de culminar la etapa de llenado del endospermo, es decir, en la etapa fenológica BBCH79 donde se registró madurez fisiológica del fruto. Por las deficiencias nutricionales, se evidencia disminuciones en el contenido y estabilidad de las clorofilas, así como reducciones en la concentración de azúcares solubles totales. Así mismo, los frutos de café tienen una fuerte dominancia en la partición de biomasa seca, la cual, se asigna casi dos veces más en los frutos que en los órganos vegetativos. También por la fuerza de vertedero ejercida por los frutos se disminuye la acumulación de biomasa en las hojas y por tanto, se detecta alteraciones en RAE y AFE. Finalmente, considerar el seguimiento del efecto de las relaciones fuente-vertedero en el cultivo de *C. arabica* por medio de las etapas fenológicas de desarrollo del fruto, constituye una herramienta útil para identificar el grado de afectación del desempeño fisiológico de las plantas en años de alta producción reportados durante el ciclo productivo en Colombia.

2.7. Referencias

Agroclimática cafetera-Agroclima. (2023). Portal web. Disponible en <https://agroclima.cenicafe.org/> (Consultado en Mayo, 2023)

- Almeida, W. L., Ávila, R. T., Pérez-Molina, J. P., Barbosa, M. L., Marçal, D. M. S., de Souza, R. P. B., Martino, P. B., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & DaMatta, F. M. (2021). The interplay between irrigation and fruiting on branch growth and mortality, gas exchange and water relations of coffee trees. *Tree Physiology*, 41(1), 35-49. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa116>
- Andresen, E., Peiter, E., & Küpper, H. (2018). Trace metal metabolism in plants. *Journal of Experimental Botany*, 69(5), 909-954. <https://doi.org/10.1093/jxb/erx465>
- Ávila, E. A. da S., Sousa, C. M., Pereira, W., Melo, H. C. de, Almeida, V. G., & Sarti, J. K. (2020). Relationship of gas exchanges in different phenological phases with coffee productivity in the Cerrado. *Research, Society and Development*, 9(7), Art. 7. <https://doi.org/10.33448/rsd-v9i7.4123>
- Avila, R. T., Martins, S. C. V., Sanglard, L. M. V. P., dos Santos, M. S., Menezes-Silva, P. E., Detman, K. C., Sanglard, M. L., Cardoso, A. A., Morais, L. E., Vital, C. E., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., & DaMatta, F. M. (2020). Starch accumulation does not lead to feedback photosynthetic downregulation in girdled coffee branches under varying source-to-sink ratios. *Trees*, 34(1), 1-16. <https://doi.org/10.1007/s00468-019-01893-8>
- Bote, A. D., & Vos, J. (2016). Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees*, 30(4), 1275-1285. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1365-x>
- Cannell, M. G. R. (1971). Production and distribution of dry matter in trees of *Coffea arabica* L. in Kenya as affected by seasonal climatic differences and the presence of fruits. *Annals of Applied Biology*, 67(1), 99-120. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.1971.tb02910.x>
- Cannell, M. G. (1985). Chapter 5. Physiology of the coffee crop. 108-134Pp. In Clifford, M. N. (Ed.). *Coffee: Botany, Biochemistry and Production of Beans and Beverage*. Springer US. <https://doi.org/10.1007/978-1-4615-6657-1>
- Carrillo, I.F., Mejía, B, Franco, H.F. (1994). Manual de laboratorio análisis foliares. Cenicafe, 1-52p.
- Chaves, A. R. M., Martins, S. C. V., Batista, K. D., Celin, E. F., & DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.011>
- DaMatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5264-5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>
- DaMatta, F. M., Cunha, R. L., Antunes, W. C., Martins, S. C. V., Araujo, W. L., Fernie, A. R., & Moraes, G. A. B. K. (2008). In field-grown coffee trees source–sink manipulation alters photosynthetic rates, independently of carbon metabolism, via alterations in stomatal function. *New Phytologist*, 178(2), 348-357. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02367.x>
- de Bang, T. C., Husted, S., Laursen, K. H., Persson, D. P., & Schjoerring, J. K. (2021). The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytologist*, 229(5), 2446-2469. <https://doi.org/10.1111/nph.17074>
- De Castro, R. D., & Marraccini, P. (2006). Cytology, biochemistry and molecular changes during coffee fruit development. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18, 175-199. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100013>

- Farquhar, G. D., & Sharkey, T. D. (1982). Stomatal Conductance and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology*, 33(1), 317-345. <https://doi.org/10.1146/annurev.pp.33.060182.001533>
- Franck, N., Vaast, P., Génard, M., & Dauzat, J. (2006). Soluble sugars mediate sink feedback down-regulation of leaf photosynthesis in field-grown *Coffea arabica*. *Tree Physiology*, 26(4), 517-525. <https://doi.org/10.1093/treephys/26.4.517>
- Hänsch, R., & Mendel, R. R. (2009). Physiological functions of mineral micronutrients (Cu, Zn, Mn, Fe, Ni, Mo, B, Cl). *Current Opinion in Plant Biology*, 12(3), 259-266. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2009.05.006>
- Laviola, B. G., Martinez, H. E. P., Salomão, L. C. C., Cruz, C. D., Mendonça, S. M., & Rosado, L. D. S. (2007). Acúmulo de nutrientes em frutos de cafeeiro em duas altitudes de cultivo: Micronutrientes. *Revista Brasileira de Ciência do Solo*, 31, 1439-1449. <https://doi.org/10.1590/S0100-06832007000600021>
- Laviola, B. G., Martinez, H. E. P., Souza, R. B. de, Salomão, L. C. C., & Cruz, C. D. (2009). Macronutrient Accumulation in Coffee Fruits at Brazilian Zona Da Mata Conditions. *Journal of Plant Nutrition*, 32(6), 980-995. <https://doi.org/10.1080/01904160902872164>
- León-Burgos, A. F., Unigarro, C., & Balaguera-López, H. E. (2022). Can prolonged conditions of water deficit alter photosynthetic performance and water relations of coffee plants in central-west Colombian? *South African Journal of Botany*, 149, 366-375. <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2022.06.034>
- Lichtenthaler, H. K. (1987). [34] Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. En *Methods in Enzymology* (Vol. 148, pp. 350-382). Academic Press. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- Martinez, H. E. P., Menezes, J. F. S., Souza, R. B. de, Alvarez Venegas, V. H., & Guimarães, P. T. G. (2003). Faixas críticas de concentrações de nutrientes e avaliação do estado nutricional de cafeeiros em quatro regiões de Minas Gerais. *Pesquisa Agropecuária Brasileira*, 38, 703-713. <https://doi.org/10.1590/S0100-204X2003000600006>
- Mohan, M. M., Narayanan, S. L., & Ibrahim, S. M. (2000). Chlorophyll stability index (CSI): its impact on salt tolerance in rice. *International Rice Research Notes*, 25(2), 38-39.
- Ocampo A., D.M.; Riaño H., N.M.; López R., J.C.; López F., Y. (2010). Intercambio de dióxido de carbono y cambios bioquímicos del pericarpio durante el desarrollo del fruto del café. *Cenicafé*, 61(4):327-343. <https://doi.org/10.38141/rev.cenicafe61-4>
- Osorio Pérez, V., Matallana Pérez, L. G., Fernandez-Alduenda, M. R., Alvarez Barreto, C. I., Gallego Agudelo, C. P., & Montoya Restrepo, E. C. (2023). Chemical Composition and Sensory Quality of Coffee Fruits at Different Stages of Maturity. *Agronomy*, 13(2), Article 2. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020341>
- Pillitteri, L. J., & Torii, K. U. (2012). Mechanisms of Stomatal Development. *Annual Review of Plant Biology*, 63(1), 591-614. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105451>
- Pompelli, M. F., Martins, S. C. V., Antunes, W. C., Chaves, A. R. M., & DaMatta, F. M. (2010). Photosynthesis and photoprotection in coffee leaves is affected by nitrogen and light availabilities in winter conditions. *Journal of Plant Physiology*, 167(13), 1052-1060. <https://doi.org/10.1016/j.jplph.2010.03.001>
- R Development Core Team (2019). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria: R Foundation for Statistical Computing

- Revelle, W. (2020). Psych: Procedures for Personality and Psychological Research. Northwestern University, Evanston, <https://CRAN.r-project.org/package=psych>. R package version 2.0.8.
- Roby, J. F., & White, B.J., (1987). Biochemical techniques: Theory and practice. Books/Cole, Publishing Company, Monterey, CA, USA. 267-275 pp.
- Sadeghian K., S., Mejia M, B., & González O, H. (2012). Acumulación de nitrógeno, fósforo y potasio en los frutos de café (*Coffea arabica* L). *Revista de Cenicafé*, 63(1), 7-18. <https://doi.org/10.38141/rev.cenicafe63-1>
- Sadeghian K., S.; Salamanca J., A. (2015). Micronutrientes en frutos y hojas de café. *Revista Cenicafé* 66 (2): 73-87.
- Sadeghian K, S. (2022). Nutrición del café. Consideraciones para el manejo de la fertilidad del suelo. Cenicafé. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0017>
- Ságio, S. A., Lima, A. A., Barreto, H. G., de Carvalho, C. H. S., Paiva, L. V., & Chalfun-Junior, A. (2013). Physiological and molecular analyses of early and late *Coffea arabica* cultivars at different stages of fruit ripening. *Acta Physiologiae Plantarum*, 35(11), 3091-3098. <https://doi.org/10.1007/s11738-013-1342-6>
- Salamanca, A., & González-Osorio, H. (2020). Respuesta del café a la aplicación foliar de nutrientes. *Revista Cenicafé*, 71(2), Article 2. <https://doi.org/10.38141/10778/71210>
- Sousa, J. S., Neves, J. C. L., Martinez, H. E. P., & Alvarez, V. H. V. (2018). Relationship between Coffee Leaf Analysis and Soil Chemical Analysis. *Revista Brasileira de Ciência Do Solo*, 42, e0170109. <https://doi.org/10.1590/18069657rbcs20170109>
- Souza, B. P., Martinez, H. E. P., de Carvalho, F. P., Loureiro, M. E., & Sturião, W. P. (2020). Gas exchanges and chlorophyll fluorescence of young coffee plants submitted to water and nitrogen stresses. *Journal of Plant Nutrition*, 43(16), 2455-2465. <https://doi.org/10.1080/01904167.2020.1771589>
- Toro-Herrera, M. A., Pennacchi, J. P., Vieira, D. A., Costa, V. E., Honda Filho, C. P., Barbosa, A. C. M. C., & Barbosa, J. P. R. a. D. (2023). Source-sink patterns on coffee trees related to annual climate variability: An approach through stable isotopes analysis. *Annals of Applied Biology*, 1-13. <https://doi.org/10.1111/aab.12872>
- Tripathi, D. K., Singh, S., Singh, S., Mishra, S., Chauhan, D. K., & Dubey, N. K. (2015). Micronutrients and their diverse role in agricultural crops: Advances and future prospective. *Acta Physiologiae Plantarum*, 37(7), 139. <https://doi.org/10.1007/s11738-015-1870-3>
- Unigarro, M, C. A. U., Bejarano, L. M. D., & Acuña, J. R. (2022). Effect of fruit load of the first coffee harvests on leaf gas exchange. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 51, e69865. <https://doi.org/10.1590/1983-40632021v5169865>
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., & Génard, M. (2005). Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 25(6), 753-760. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.753>
- Valencia A., G. (1986). Niveles adecuados de nutrimentos en suelos y hojas para varios cultivos. *Avances Técnicos Cenicafé*, 130, 1-4.
- Wang, Y., Chen, Y.-F., & Wu, W.-H. (2021). Potassium and phosphorus transport and signaling in plants. *Journal of Integrative Plant Biology*, 63(1), 34-52. <https://doi.org/10.1111/jipb.13053>

Capítulo 3: Producción de café y composición bioquímica de la almendra en función de la carga de frutos

3.1. Resumen

La elevada carga de frutos en los árboles, favorece mayor producción anual de café por planta, pero puede alterar la composición bioquímica de la almendra. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la carga de frutos en la producción de *C. arabica* por planta y en los atributos bioquímicos de la almendra. Se emplearon plantas de la variedad "Cenicafé 1", en las que se les asignó nueve intensidades de cargas de frutos desde el 20% hasta 100%, bajo el diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones. Todos los análisis fueron realizados después de recolectar los frutos en maduración de cosecha. Se analizaron patrones de producción anual y semestral de café cereza y la composición de azúcares solubles, ácidos orgánicos y alcaloides en las almendras. Con la mayor carga de frutos en los árboles, se incrementó la producción anual de café cereza con diferencias significativas para la carga de frutos del 100% respecto a las cargas de frutos por debajo del 60%. En tanto a la producción semestral, se observó mayor concentración en la producción en un 44% en promedio, para el semestre dos del año. Así mismo, se detectó disminuciones en los azúcares solubles, ácidos orgánicos y alcaloides en los árboles con carga de frutos del 100%. Con estos resultados se concluye que en árboles con elevada carga de frutos no se afectó la producción por planta, pero sí hubo efectos en la composición bioquímica de las almendras.

3.2. Introducción

En la zona cafetera de Colombia, la disponibilidad de agua y radiación solar son factores claves que conducen al comportamiento específico de la planta en cada región y determinan su producción (Arcila, 2007; Jaramillo, 2018). Estas condiciones climáticas influyen en los procesos fisiológicos y bioquímicos asociados al crecimiento y desarrollo de las plantas, así como en la inducción y estímulo de la antesis floral (DaMatta et al., 2018; Rendón, 2020; López et al., 2021). De esta manera, se ha podido identificar que existe una variabilidad en la distribución de la producción anual, debido a la oferta ambiental y a las concentraciones de la floración de cada localidad y esto permite definir los periodos de cosecha para la zona cafetera de Colombia (Jaramillo, 2018; Rendón, 2020).

Los eventos de alta concentración en las floraciones de *C. arabica* son generalmente promovidos después de periodos secos, los cuales, se asocian con radiación solar, déficit hídrico, temperaturas, entre otros factores (Crisosto et al., 1992; López et al., 2021; Silva et al., 2022). Debido a los cambios en la ocurrencia de los eventos secos y húmedos en cada región de la caficultura de Colombia, se ha identificado distintos patrones de floración y distribución en la producción (Jaramillo, 2018; Sarmiento et al., 2022). Para la zona Norte del país se puede obtener una sola cosecha concentrada en el segundo semestre de cada año, mientras que en la zona Sur se concentra en el primer semestre del año. Caso contrario para la zona centro donde por sus características climáticas se puede llegar a obtener dos cosechas al año, sin embargo, se puede concentrar más en un semestre que otro o distribuirse en la misma proporción para los dos semestres (Vélez-Arango et al., 2000; Sanz et al., 2018).

La elevada carga de frutos procedentes de eventos de alta magnitud en la floración, reduce el crecimiento de la parte aérea de la planta y, por tanto, se alteran los patrones de producción de café (Chaves et al., 2012; Cambou et al., 2021; Unigarro et al., 2022). Así mismo, se ha reportado que se afecta la composición bioquímica

de la almendra y la calidad en taza como consecuencia de la fuerte competencia por los carbohidratos ejercida entre los frutos (Vaast et al., 2005; Läderach et al., 2011; Bote y Vos, 2017). Vaast et al. (2006) reportaron que a medida que incrementa la carga de frutos se redujeron los contenidos de cafeína y trigonelina en los granos, mientras que Läderach et al. (2011) y Bote y Vos. (2017) determinaron que la elevada carga de frutos alteró los atributos de calidad como acidez, sabor, dulzor, aroma y cuerpo de la bebida.

Los metabolitos de los granos de café, como la cafeína, han sido vinculados a atributos sensoriales como cuerpo y amargo, sacarosa con el dulzor y aroma, y los ácidos orgánicos con la acidez, todos asociados a la calidad organoléptica de la bebida del café (Koutouleas et al., 2022; Linne et al., 2023; Osorio et al., 2023). Estos compuestos también pueden modificarse por limitaciones en la disponibilidad de nutrientes como nitrógeno y potasio, en los cuales se ha evidenciado que reducen las concentraciones de alcaloides y sacarosa en las almendras de *C. arabica* (Vinecky et al., 2017; Ahmed et al., 2021). Una de las explicaciones de esto, se puede asociar al metabolismo de la biosíntesis de estos compuestos, por ejemplo para la cafeína y trigonelina se requiere como sustrato los aminoácidos xantina y metionina, los cuales, están vinculados en los procesos de metilación clave para la producción de estos compuestos, así como se ha reportado el almacenamiento de glutamina y asparagina en los granos de café, fuente orgánica de nitrógeno en las plantas y estos se han relacionan con la producción de compuestos aromáticos asociados al aroma y sabor de la bebida del café (De Castro y Marraccini., 2006; de Bang et al., 2020).

Con base en lo anterior, en Colombia son escasos los estudios que determinan el efecto de la carga de frutos sobre la composición bioquímica de los granos de café y los posibles impactos en la calidad de la bebida (Läderach et al., 2011). Por lo tanto, se propuso como objetivo de esta investigación evaluar el efecto de la carga de frutos en la producción de café por planta y composición bioquímica de las

almendras, en una plantación establecida a libre exposición solar de la zona cafetera central colombiana. Estos resultados permitirán identificar las alteraciones que pueden generarse en la producción de la planta y composición de los atributos bioquímicos de los granos, durante años de alta producción donde se incrementa la carga de frutos en los árboles.

3.3. Materiales y métodos

En este capítulo se analizó el efecto de diferentes intensidades de carga de frutos en los patrones de producción por planta y en la composición bioquímica de la almendra de café. El seguimiento y análisis se realizó en las plantas de la variedad “Cenicafé 1”, en las que se les asignaron nueve tratamientos (cargas de frutos: desde 20% hasta 100%) bajo el diseño experimental completamente aleatorio con seis repeticiones. Todos los análisis fueron empleados después de recolectar los frutos en maduración de cosecha, los cuales, coinciden con la etapa fenológica BBCH88.

3.3.1. Producción por planta

En cada planta seleccionada, se registró la producción de café cereza (g) por medio de un dinamómetro con precisión de 100 g. Solo frutos completamente maduros de color rojo fueron cosechados del árbol, los cuales, coinciden con la etapa fenológica BBCH88. La recolección de los frutos se realizó en intervalos de cada 18 días desde mayo hasta diciembre del 2022. Con esta frecuencia, se estimó la producción semestral y anual de las plantas por cada tratamiento.

3.3.2. Determinación de compuestos bioquímicos

3.3.2.1. Preparación de las muestras

Para el procesamiento de las muestras se tomaron 1.250 g de café cereza y el beneficio se hizo con base en las recomendaciones reportadas por Peñuela-

Martínez et al. (2022). Se tuvieron en cuenta los siguientes aspectos: la recolección se realizó de forma selectiva asegurando un porcentaje de granos verdes inferior al 2.5%. El despulpado se llevó a cabo en un tiempo inferior a 6 horas después de la recolección, y se continuó con el proceso de fermentación natural, controlando el tiempo de lavado por medio del uso de la herramienta Fermaestro®. Por último, el secado de las almendras, se hizo hasta alcanzar una humedad entre el 10 y 11,5%. Terminado todos los procesos de beneficio, se trillaron las muestras y se seleccionaron las almendras sanas.

De la masa cosechada por árbol, se tomó una muestra de 80 g de almendras sanas con tres repeticiones por cada tratamiento, para realizar las mediciones bioquímicas. Cada muestra se almacenó en frascos herméticos a -20°C por 1 h y después se llevaron a un congelador a -80°C por 2 h. Luego del periodo de aclimatación, los frascos se introdujeron en tanques con nitrógeno líquido por 30 min y se procedió a realizar la molienda criogénica de cada muestra. Con esto ya se procedió a realizar el respectivo análisis bioquímico. Todos los compuestos fueron identificados por comparación de los tiempos de retención con estándares y cuantificados por el uso de curvas de calibración con un estándar externo de acuerdo con el compuesto de interés (Osorio et al., 2023a; 2023b).

3.3.2.2. Azúcares solubles

Se determinaron las concentraciones de sacarosa, glucosa y fructosa. Para eso, se usaron muestras de 0,10 g y se agregaron 10 ml de agua destilada, se agitó en Vortex por 20 segundos y luego se llevaron a baño maría a 80°C por 30 min. Posteriormente, se dejó enfriar cada muestra, se purificaron con filtros de 0,22 µm y se envasaron en viales de 2 mL. En la separación y cuantificación de azúcares, se utilizó un sistema de cromatografía líquida de alto rendimiento HPLC (2690, Waters Alliance, Milford, MA, USA) acoplado a un detector de índice de refracción

2414 con una columna Sugar Pack I (6.5 x 300 mm, 10 μ m, Waters, Milford, MA, USA) a 85°C con agua desionizada en un flujo de 0,5 mL/min (Osorio et al., 2023a).

3.3.2.3. Ácidos orgánicos

De acuerdo con lo reportado por Osorio et al. (2023b), se cuantificaron siete ácidos orgánicos asociados con la calidad en taza del café, esos son: acético, málico, cítrico, quínico, láctico, succínico y tartárico. Para su determinación, se usaron muestras de 0,80 g, se adicionaron 25 mL de agua destilada a temperatura de 96°C y se agitaron en Vortex por 5 min. Luego, se incubaron en agua fría por 20 min, se filtraron (0,22 μ m) y se envasaron en viales de 1 mL. Los ácidos orgánicos fueron determinados utilizando un sistema de cromatografía líquida de alto rendimiento con el equipo “HPLC Waters 600E” acoplado a un detector de arreglo de diodos (DAD-996), con una columna Hi-Plex H (Agilent, 7,7 x 300 mm, 8 μ m) a una temperatura de 50°C y un flujo de 0,5 mL/min con agua desionizada acidificada (0,01M de H₂SO₄) y detección a 210 nm.

3.3.2.4. Alcaloides

Se usaron muestras de 0,20 g, se agregaron 40 mL de agua destilada y se agitaron por 1 min. La extracción se realizó por reflujo empleando como solvente agua a 90°C por 25 min. Posteriormente, las muestras se dejaron enfriar por 5 min y se aforaron hasta un volumen de 50 mL. Se agitaron por 1 min, se filtraron (0,22 μ m) y se envasaron en viales de 2 mL. Los alcaloides determinados fueron cafeína, trigonelina y teobromina siguiendo la metodología de Osorio Pérez et al. (2023a). Para esto, se utilizó un sistema de cromatografía líquida de alto rendimiento con el equipo “HPLC Waters 600E” acoplado a un detector de arreglo de diodos (DAD-996), se empleó una columna Symmetry C18 (Waters, 4,6 mm x 250 mm, 100Å, 5 μ m), a 35 °C con un flujo de 1,0 mL/min en una mezcla de agua, metanol y ácido acético (59:40:1 v/v/v) y detección a 273 nm.

3.3.3 Análisis estadísticos

Para los datos de producción de café por planta, se empleó un análisis de varianzas (ANOVA) usando el estadístico F ($p < 0.05$), después de cumplir con los supuestos de normalidad (prueba de Kolmogorov-Smirnov) y homogeneidad de varianzas (prueba Levene). Luego, se aplicó test *post hoc*, para la comparación de las medias entre los tratamientos con la prueba Tukey ($p < 0,05$). En tanto, a las mediciones bioquímicas realizadas en las almendras, se empleó un análisis de regresión lineal en azúcares solubles y no lineal para ácidos orgánicos y alcaloides, el cual, se ajustó con los siguientes criterios estadísticos: coeficiente de determinación- R^2 , error cuadrado medio y la significancia de los parámetros de la ecuación según la prueba t-Student ($p < 0,05$). Con el fin de evidenciar la relación de los compuestos bioquímicos de la almendra en cada uno de los tratamientos, se realizó una representación de mapa de calor (heatmap) con agrupación jerárquica con el paquete gplots (Warnes et al., 2022).

Todos los análisis fueron realizados en el software R versión 4.0.4 con paquetes estadísticos Stats y Agricolae (Mendiburu, 2021, R Development Core Team, 2021) y para las gráficas se usó Sigmaplot 10.0.

3.4 Resultados

3.4.1. Rendimientos por planta

La producción anual de café por planta tuvo cambios en relación con la carga de frutos. Se registró el valor más alto ($4,01 \text{ kg planta}^{-1}$ en promedio) y con diferencias estadísticas en plantas con cargas de frutos del 100% con respecto a las cargas menores del 60% ($2,4 \text{ kg planta}^{-1}$), aunque los menores valores promedios de producción alrededor de $1,9 \text{ kg planta}^{-1}$, se reportaron para las plantas con cargas de frutos del 20% (Fig. 17). Con los resultados de este estudio se confirmó que la

producción anual incrementó progresivamente a medida que la carga de frutos en los plantas fue mayor.

En tanto a la producción semestral durante el año 2022 solo presentó variaciones en el segundo semestre del año. Para el primer semestre, la producción promedio se registró en $1,15 \text{ kg planta}^{-1}$, en la cual, no hay un patrón definido ni diferencias significativas ($p < 0,05$) en relación a la carga de frutos (Fig. 18a).

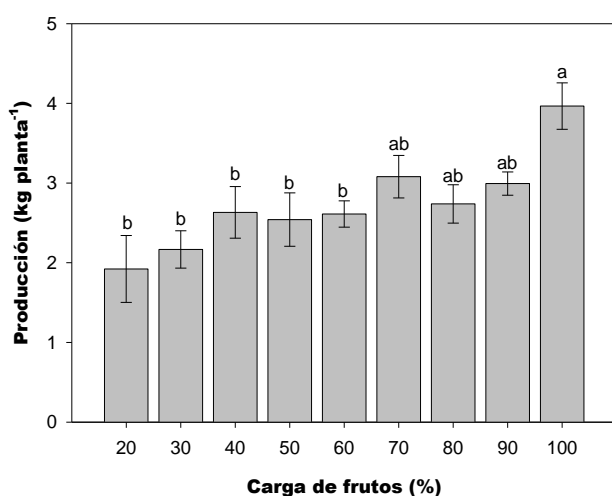


Figura 17. Producción anual de café cereza por planta de acuerdo con la carga de frutos. Cada dato es la media ($n=6$) \pm error estándar. Las letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre los tratamientos según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

Caso contrario ocurrió en el segundo semestre del año, donde la producción de café cereza aumentó en promedio 44% para todas las cargas de frutos en comparación con el primer semestre. Así mismo, se detectó diferencias estadísticas y significativas ($p < 0,05$) con el mayor valor de producción ($2,42 \text{ kg planta}^{-1}$ en promedio) para la carga de frutos del 100% en relación con las plantas tenían cargas de frutos del 20 y 30% (Fig.18b).

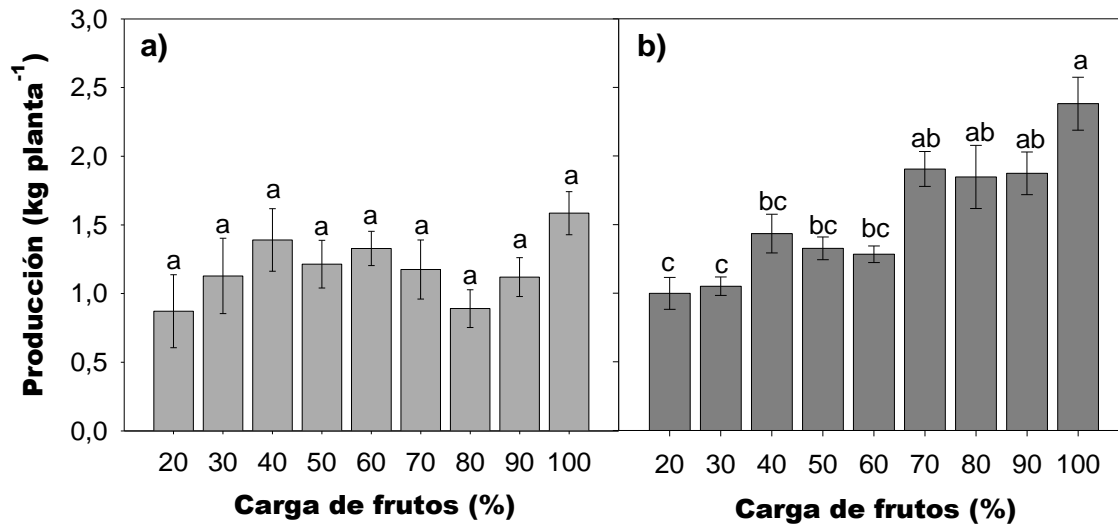


Figura 18. Comparación de la producción de café cereza por planta en el semestre 1 (a) y semestre 2 (b) de acuerdo con la carga de frutos. Cada dato es la media ($n=6$) \pm error estándar. Las letras diferentes denotan diferencias estadísticas entre los tratamientos según la prueba Tukey ($p < 0,05$).

3.4.2. Concentraciones de azúcares, ácidos orgánicos y alcaloides en las almendras

En este estudio se evaluó el impacto de la carga de frutos en 13 compuestos bioquímicos determinados en las almendras del café. En la Figura 19, se demostró que las concentraciones de diez compuestos fueron modificadas por la carga de frutos en los árboles. Es necesario clarificar que valores cercanos a -1 representados por el color azul indican contenidos bajos, 0 intermedios con color verde claro y 1 valores altos de color amarillo. De esta manera, mediante el análisis jerárquico representado por el mapa de calor, se resalta que las cargas de frutos entre 50 y 80% presentaron con mayor frecuencia valores intermedios a altos, destacándose contenidos mayores de cafeína, trigonelina, acético, málico y quínico. Mientras que las cargas de frutos del 90 y 100%, de manera general mostraron con mayor periodicidad valores bajos en casi todos los compuestos bioquímicos evaluados excepto para el ácido orgánico quínico.

Por el contrario, en las cargas de frutos del 20 hasta 40%, también se registraron contenidos intermedios a altos en los compuestos bioquímicos, con valores mayores de sacarosa, glucosa y fructosa, aunque se reporta contenidos bajos para el acético, quínico, málico y cafeína (Fig.19).

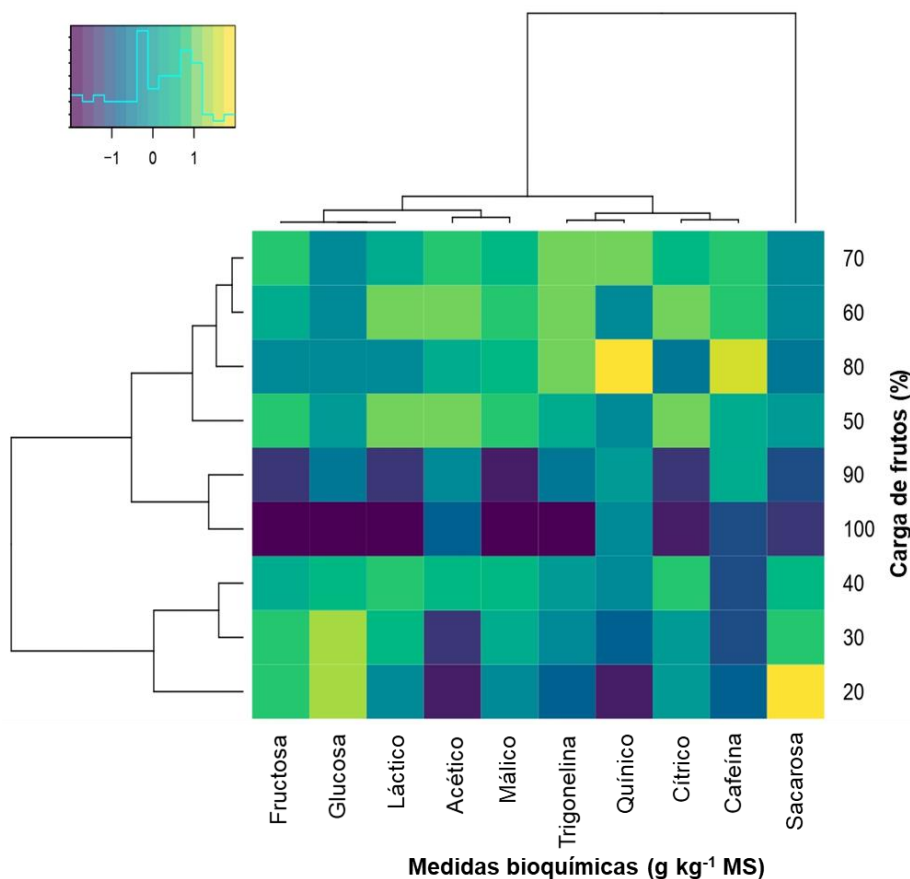


Figura 19. Mapa de calor de los compuestos bioquímicos relacionadas con la calidad en taza del café en función de la carga de frutos. Para la interpretación, contenidos bajos cercanos a - 1 son mostrados en color azul, valor 0 indica contenidos intermedios y están de color verde, y valores altos cercanos a 1 con color amarillo.

En contraste con los resultados anteriores, los contenidos de succínico, tartárico y teobromina no se vieron afectados por la carga de frutos, es decir, que estos compuestos no están influenciados por la fuerza de vertedero ejercida por los frutos. Sin embargo, en los ácidos orgánicos succínico y tartárico se reportaron

valores promedio de 1,59 y 0,23 g kg⁻¹MS, respectivamente, y para el alcaloide teobromina de 0,14 g kg⁻¹MS (Tabla 1).

Tabla 2. Efecto de la carga de frutos en el contenido de los compuestos succínico, tartárico y teobromina determinados en la almendra de café. Cada dato representa la media (n=3) ± error estándar.

Carga de frutos (%)	Succínico	Tartárico g kg MS ⁻¹	Teobromina
20	1,60 ± 0,25	0,20 ± 0,06	0,13 ± 0,06
30	1,64 ± 0,24	0,21 ± 0,04	0,13 ± 0,04
40	1,59 ± 0,25	0,32 ± 0,10	0,13 ± 0,10
50	1,37 ± 0,19	0,21 ± 0,08	0,14 ± 0,08
60	1,79 ± 0,23	0,20 ± 0,05	0,15 ± 0,05
70	1,77 ± 0,12	0,23 ± 0,06	0,14 ± 0,06
80	1,62 ± 0,20	0,24 ± 0,006	0,13 ± 0,01
90	1,64 ± 0,27	0,19 ± 0,03	0,15 ± 0,03
100	1,31 ± 0,17	0,25 ± 0,09	0,13 ± 0,09

Una vez identificadas las alteraciones en las concentraciones de los compuestos bioquímicos, se decidió determinar la influencia o relación que puede ejercer las cargas de frutos en estos. Para los contenidos de sacarosa, glucosa y fructosa se ajustó una relación lineal inversa conforme incrementa la carga de frutos en las plantas, con rangos entre 102,10 a 74,75 g kg⁻¹ MS para sacarosa, 0,68-0,27 g kg⁻¹MS en glucosa y finalmente, para fructosa desde 0,39 a 0,21 g kg⁻¹MS. Sin embargo, es necesario resaltar que los valores más bajos fueron determinados para la carga de frutos del 100% (Fig. 20). Por otra parte, las concentraciones de azúcares en las almendras presentaron el siguiente orden: sacarosa, glucosa y fructosa.

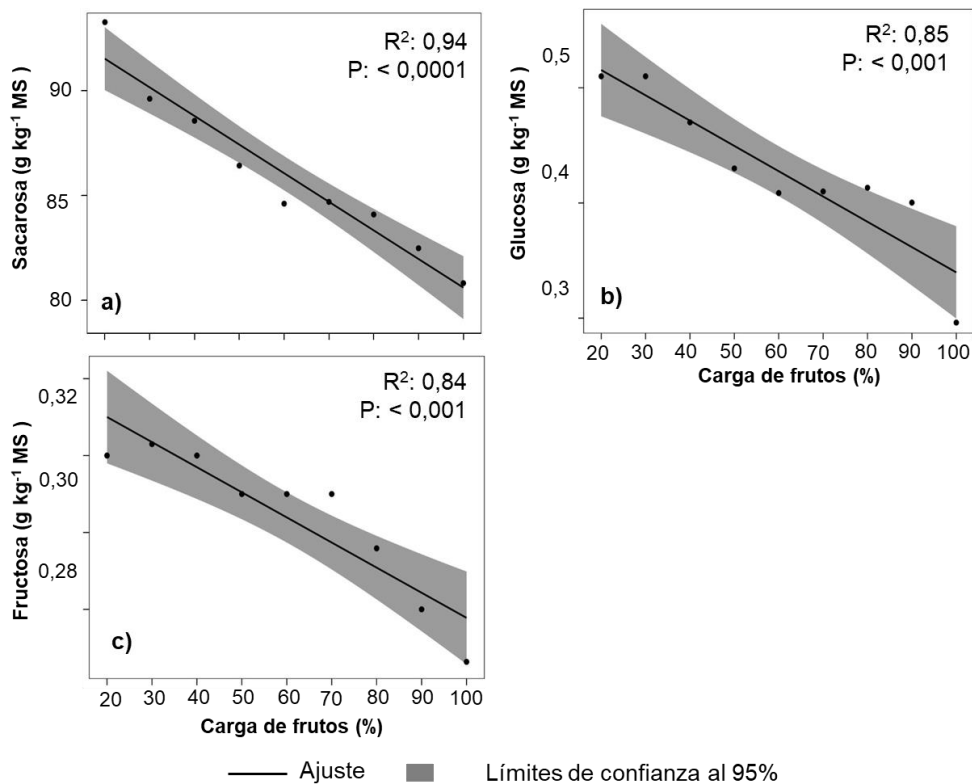


Figura 20. Cambios en las concentraciones de sacarosa (a), glucosa (b) y fructosa (c) en relación a la carga de frutos. Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).

En contraste con los resultados de azúcares solubles, para los contenidos de ácidos orgánicos cítrico, málico, acético, láctico y quínico, se determinó una relación de tipo polinomial cuadrática con respecto a la carga de frutos. Esto indica que la biosíntesis de estos compuestos aumento a medida que la carga de frutos en las plantas llega hasta el 60% para cítrico (10,39 g kg⁻¹ MS en promedio), málico (5,57 g kg⁻¹ MS), acético (3,22 g kg⁻¹ MS) y láctico (0,50 g kg⁻¹ MS), mientras que las concentraciones de quínico (8,16 g kg⁻¹ MS) incrementaron hasta la carga de frutos del 80%, por consiguiente, en cargas superiores se destacan disminuciones graduales de estos ácidos orgánicos. Aunque se evidencia que los menores valores de estos ácidos orgánicos, fueron observados para la carga de frutos del 100% (Fig.21). Por último, los patrones de acumulación de los ácidos orgánicos para este estudio tuvieron el siguiente orden: cítrico > quínico > málico > acético > láctico.

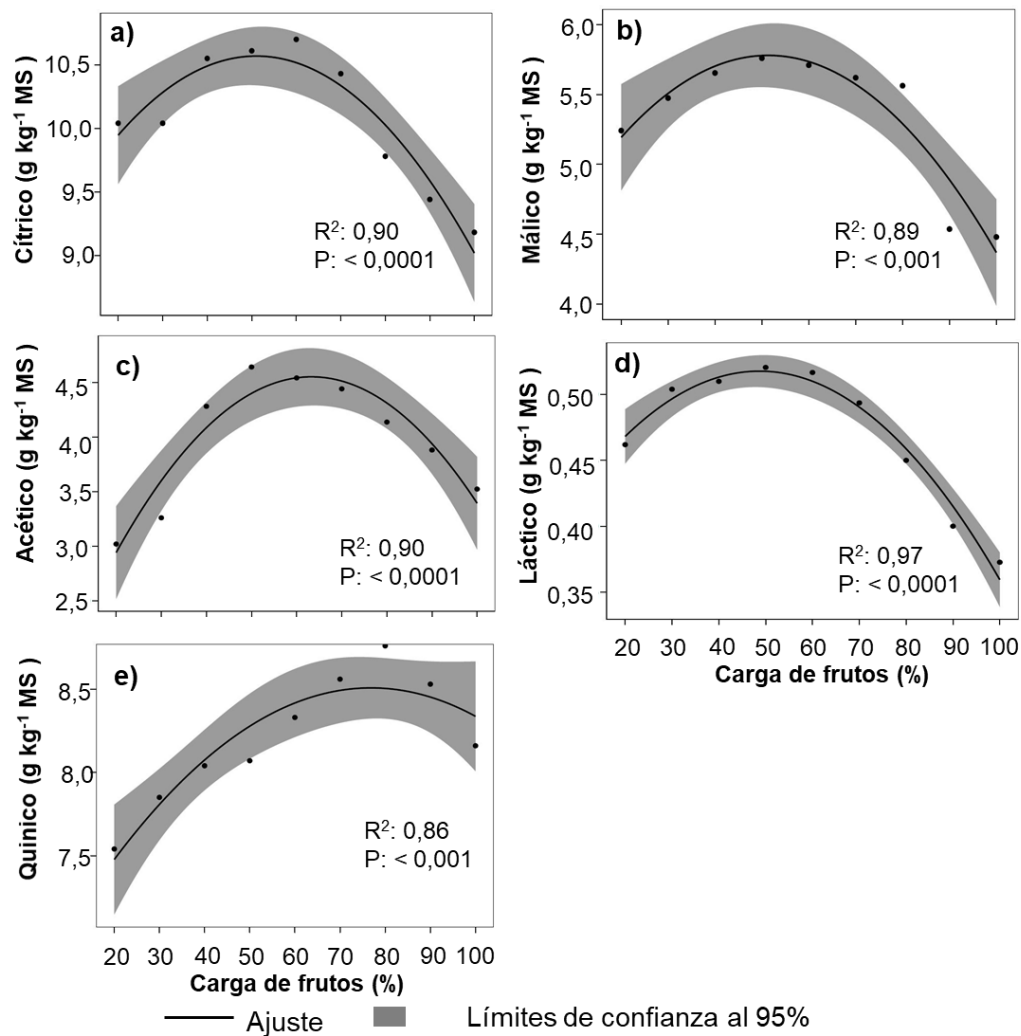


Figura 21. Modificación del contenido de ácidos orgánicos en relación a la carga de frutos. Se determinaron las concentraciones de cítrico (a), málico (b), quínico (c), acético (d) y láctico (e). Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).

Finalmente, con los alcaloides se evidenció un comportamiento distinto con respecto a las concentraciones de los compuestos bioquímicos anteriores, influenciadas por las diferentes intensidades de carga de frutos evaluadas. Se ajustó una relación de tipo polinomial cúbica para los contenidos de cafeína y trigonelina en función de la carga de frutos. Se registraron aumentos de cafeína (11,73 g kg⁻¹ MS en promedio) y trigonelina (7,36 g kg⁻¹ MS) hasta la carga de frutos del 80% y luego disminuciones muy representativas alrededor del 10% con valores

promedio de 10,06 g kg⁻¹ MS para cafeína y 6,66 g kg⁻¹ MS de trigonelina, en árboles con carga de frutos del 100% (Fig.22).

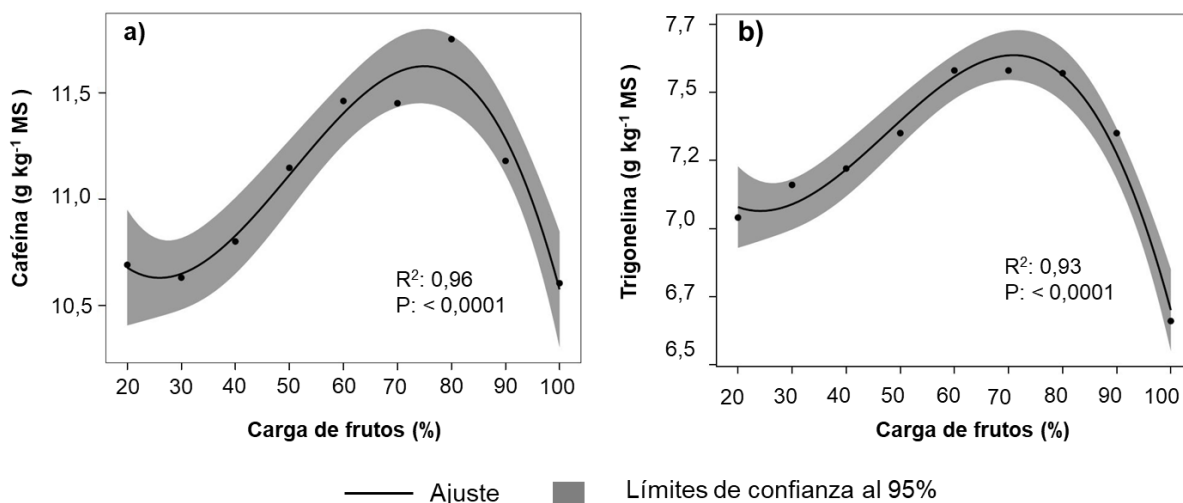


Figura 22. Concentración de cafeína (a) y trigonelina (b) en relación a la carga de frutos. Estos compuestos fueron determinados en las almendras de café obtenidas en frutos en maduración de cosecha-BBCH88. Cada dato representa la media (n=3).

3.5. Discusión

Los patrones semestral y anual de la producción de café cereza fueron favorecidos por el incremento en la carga de frutos, pero esto afectó la composición bioquímica de las almendras. Los resultados de este estudio demostraron que los incrementos en la carga de frutos en las plantas de café en años de alta producción, reducen los contenidos de azúcares solubles, ácidos orgánicos y alcaloides; compuestos que están asociados a atributos de calidad organoléptica de la bebida (Ahmed et al., 2021; Osorio et al., 2023a). Estos resultados son el primer reporte para el país en el que se evidencia el efecto de la carga de frutos en la composición bioquímica de las almendras de variedades ampliamente sembradas en la zona cafetera de Colombia y caracterizadas por ser altamente productivas (Flórez et al., 2016; Rendón, 2020).

La producción anual por planta fue favorecida por el incremento en la carga de frutos (Fig.17) y este resultado ha sido previamente reportado para árboles de *C. arabica* (DaMatta et al., 2008; Unigarro et al., 2022). Bote y Vos (2016) determinaron que los rendimientos durante un mismo año, aumentan linealmente conforme hubo una mayor carga de frutos en las plantas de café. Estos resultados se han explicado debido a que las variaciones en la carga total de frutos del cultivo dependen tanto de la fuerza de los órganos fuente como del vertedero ejercida por los frutos, para importar los fotoasimilados. Aunque se ha confirmado en estos casos que hay un desbalance en la relación fuente-vertedero (DaMatta et al., 2008), la fotosíntesis ejercida por los frutos de café representa un 20% el área fotosintética total de la planta en cargas elevadas de frutos, por tanto, se garantiza las necesidades de carbono requeridas (Vaast et al., 2005) y así se obtiene mayores producciones como las que se reporta en este estudio con la carga de frutos del 100%.

En tanto a las variaciones en la producción semestral, en particular, por el incremento para el segundo semestre (Fig.18), estas concuerdan con lo reportado para la zona de estudio, la cual, tiene una mayor distribución del 70% para la cosecha principal del segundo semestre del año (Arcila, 2007; Rendón, 2020). Este comportamiento se promueve dado que en esta localidad los eventos de mayor magnitud de las floraciones, se presentan en los meses enero a marzo de cada año y considerando la duración entre 7 a 8 meses para el desarrollo de los frutos, se proyecta la cosecha principal para el segundo semestre en esta localidad (Rendón et al., 2008; Rendón, 2020). Por otra parte, los datos de kilogramos de café cereza registrados en este estudio, corresponden a los reportados para la localidad y variedad (Flórez et al., 2016).

La influencia de elevadas cargas de frutos de café en la disminución de la composición bioquímica del grano como se observa para las cargas de frutos del 90 y 100% (Fig. 19), han sido previamente reportadas para la especie *C. arabica*

(Bertrand et al., 2006; Vaast et al., 2006). En este estudio, se evidenció una relación directa entre la disminución de los contenidos de sacarosa, glucosa y fructosa conforme aumentó la carga de frutos en los árboles de café (Fig.20). Estos bajos niveles de azúcares se asociaron a una limitada producción de fotoasimilados por medio del contenido de azúcares solubles totales desde las hojas fuentes (Fig.13), como se pudo observar en el capítulo 2. La sacarosa es el principal producto de la fotosíntesis de los órganos fuentes, que luego es transportado y descargado en el floema hacia los órganos vertederos, siempre y cuando, no se afecte la maquinaria fotosintética por limitaciones de tipo bioquímico, que promueve baja eficiencia en los procesos de la fase lumínica (Bihmidine et al., 2013; Taiz et al., 2015). En esta investigación se corroboró lo anterior, dado que bajos contenidos de clorofilas fueron reportados para las cargas de frutos del 100% en el capítulo 2 (Fig.12).

También puede asociarse con los bajos contenidos de azúcares, las deficiencias de potasio que se registraron en las cargas de frutos del 100% en el capítulo 2 (Fig. 10) y esto ha sido reportado por Clemente et al. (2015) y Vinecky et al. (2016) donde se determinó que baja dosis de fertilizantes de potasio disminuyen los contenidos de sacarosa en los granos de café. El rol del potasio ha sido relacionado con el transporte activo secundario de sacarosa desde el floema hacia los órganos vertederos, así como por su funcionalidad en las enzimas vinculadas al metabolismo de azúcares como la sacarosa fosfato sintasa-SSP, la cual, cataliza la UDP-glucosa y fructosa-6-fosfato, para promover la síntesis de sacarosa en el citosol de las células de los órganos fuentes (Wind et al., 2010; Tognetti et al., 2013; Taiz et al., 2015). Por otra parte, las disminuciones en glucosa y fructosa, corresponden a un estímulo de respuesta por el bajo contenido de sacarosa, ya que se ha reportado como molécula señalizadora del metabolismo celular y cuando es translocada hacia los órganos vertederos (frutos), se potencializa el metabolismo de hexosas donde se hidroliza a monosacáridos (glucosa y fructosa) para ser asignados a procesos de respiración de mantenimiento en los frutos (Tognetti et al., 2013; Taiz et al., 2015).

Por otro lado, las acumulaciones de ácidos orgánicos observadas corresponden a lo reportado por Koshiro et al. (2015) y Osorio et al. (2023b) en diferentes etapas de maduración de frutos de *C. arabica*. Las disminuciones representativas en los contenidos de ácidos cítrico, málico, láctico, quínico y acético conforme incrementa las cargas de frutos del 80% (Fig. 21), se pueden relacionar por las bajas concentraciones de glucosa y fructosa reportadas anteriormente, dado que están vinculadas como sustratos metabólicos para promover la biosíntesis de ácidos orgánicos en el ciclo del ácido tricarboxílico en las plantas (Araújo et al., 2012). De hecho, para la síntesis de estos compuestos en las almendras de café, se han reportado las siguientes rutas metabólicas: el ácido 3-desoxi-d-arabinoheptuloso-7-fosfato, ácido-3-dehidroquinico, fructosa-1,6-bifosfato, fructosa-6-fosfato, glucosa-6-fosfato, ácido fosfoenolpirúvico y UDP-glucosa (Koshiro et al., 2015).

Con las reducciones de estos ácidos orgánicos en árboles con elevada carga de frutos, se podría esperar efectos negativos en la calidad, puesto que se ha correlacionado estos compuestos con la acidez de la bebida (Osorio et al., 2023a) y disminuciones en este atributo ocasionadas por el efecto de la carga de frutos han sido reportados para plantas de *C. arabica* (Läderach et al., 2011; Bote y Vos, 2017). Así mismo, cambios en el perfil sensorial de la bebida se podrían atribuir por las disminuciones reportadas en cafeína y trigonelina con cargas a partir del 80% (Fig. 22). Estos compuestos han sido relacionados con descriptores de la calidad de la bebida del café (Koutouleas et al., 2022; Osorio et al., 2023b). En efecto, Vaast et al. (2006) también registraron reducciones de cafeína y trigonelina a medida que aumentó la carga de frutos en árboles de café variedad Costa Rica 95.

Los patrones de biosíntesis de cafeína y trigonelina en las almendras de café son similares (Koshiro et al., 2006) y por esto las acumulaciones de estos dos alcaloides fueron ajustadas a una función polinomial de tipo cubica conforme incrementó la carga de frutos (Fig.22). Sin embargo, se ha reportado que el sitio de su biosíntesis

es diferente. Para la cafeína se sintetiza principalmente en las almendras, mientras que para la trigonelina su mayor síntesis ocurre en el pericarpio (De Castro y Marraccini, 2006; Koshiro et al., 2006). Las reducciones de estos alcaloides podrían estar vinculadas a las deficiencias de nitrógeno descritas en el capítulo 2 (Fig. 10a) y esto concuerda con Vinecky et al. (2016) y Ahmed et al. (2021), quienes reportan reducciones de cafeína y trigonelina con dosis bajas de fertilizantes de nitrógeno. Las causas de lo anteriormente descrito, se asocian dado que los precursores metabólicos de las síntesis N-metiltransferasas de estos alcaloides proceden de purinas como la adenina y otros aminoácidos, los cuales, están constituidos por compuestos nitrogenados.

3.6. Conclusiones

Estos resultados demuestran que el incremento de las cargas de frutos en las plantas de *C. arabica* favorece positivamente la producción por planta de la variedad “Cenicafé 1”. Aunque se afecta la composición y acumulación de compuestos bioquímicos en las almendras de café, en particular, con cargas de frutos del 90 y 100%, se encontró que el contenido de azúcares solubles disminuye linealmente con el aumento de la carga de frutos. Así mismo, se reporta que las concentraciones de ácidos orgánicos y alcaloides es reducido en gran medida en las plantas en las que se les asigno carga de frutos por encima del 80%. Con estos efectos en la composición bioquímica de las almendras ocasionados por la carga elevada de frutos, se podrían generar cambios en el perfil sensorial de la calidad de la bebida del café.

3.7. Referencias

- Ahmed, S., Brinkley, S., Smith, E., Sela, A., Theisen, M., Thibodeau, C., Warne, T., Anderson, E., Van Dusen, N., Giuliano, P., Ionescu, K. E., & Cash, S. B. (2021). Climate Change and Coffee Quality: Systematic Review on the Effects of Environmental and Management Variation on Secondary Metabolites and Sensory Attributes of *Coffea arabica* and *Coffea canephora*. *Frontiers in Plant Science*, 12. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.708013>
- Arcila P, J. (2007). Capítulo 2. Crecimiento y desarrollo de la planta de café. Cap. 21-60 Pp. En Arcila P, J., Farfán V, F., Moreno B, A., Salazar G, L F & Hincapié G, E.

- (2007). Sistemas de producción de café en Colombia. Centro Nacional de investigaciones del café. Chinchiná, Caldas. 309 p.
<http://hdl.handle.net/10778/720>
- Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., Nikoloski, Z., Sweetlove, L. J., & Fernie, A. R. (2012). Metabolic control and regulation of the tricarboxylic acid cycle in photosynthetic and heterotrophic plant tissues. *Plant, Cell & Environment*, 35(1), 1-21.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2011.02332.x>
- Bertrand, B., Vaast, P., Alpizar, E., Etienne, H., Davrieux, F., & Charmetant, P. (2006). Comparison of bean biochemical composition and beverage quality of Arabica hybrids involving Sudanese-Ethiopian origins with traditional varieties at various elevations in Central America. *Tree Physiology*, 26(9), 1239-1248.
<https://doi.org/10.1093/treephys/26.9.1239>
- Bihmidine, S., Hunter, C. T., Johns, C. E., Koch, K. E., & Braun, D. M. (2013). Regulation of assimilate import into sink organs: Update on molecular drivers of sink strength. *Frontiers in Plant Science*, 4, 177. <https://doi.org/10.3389/fpls.2013.00177>
- Bote, A. D., & Vos, J. (2017). Tree management and environmental conditions affect coffee (*Coffea arabica* L.) bean quality. *NJAS - Wageningen Journal of Life Sciences*, 83, 39-46. <https://doi.org/10.1016/j.njas.2017.09.002>
- Cambou, A., Thaler, P., Clément-Vidal, A., Barthès, B. G., Charbonnier, F., Van den Meersche, K., Aguilar Vega, M. E., Avelino, J., Davrieux, F., Labouisse, J.-P., de Melo Virginio Filho, E., Deleporte, P., Brunet, D., Lehner, P., & Rouspard, O. (2021). Concurrent starch accumulation in stump and high fruit production in coffee (*Coffea arabica*). *Tree Physiology*, 41(12), 2308-2325.
<https://doi.org/10.1093/treephys/tpab075>
- Chaves, A. R. M., Martins, S. C. V., Batista, K. D., Celin, E. F., & DaMatta, F. M. (2012). Varying leaf-to-fruit ratios affect branch growth and dieback, with little to no effect on photosynthesis, carbohydrate or mineral pools, in different canopy positions of field-grown coffee trees. *Environmental and Experimental Botany*, 77, 207-218.
<https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2011.11.011>
- Clemente, J. M., Martinez, H. E. P., Alves, L. C., Finger, F. L., & Cecon, P. R. (2015). Effects of nitrogen and potassium on the chemical composition of coffee beans and on beverage quality. *Acta Scientiarum. Agronomy*, 37, 297-305.
<https://doi.org/10.4025/actasciagron.v37i3.19063>
- Crisosto, C. H., Grantz, D. A., & Meinzer, F. C. (1992). Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea arabica* L.). *Tree Physiology*, 10(2), 127-139.
<https://doi.org/10.1093/treephys/10.2.127>
- DaMatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5264-5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>
- de Bang, T. C., Husted, S., Laursen, K. H., Persson, D. P., & Schjoerring, J. K. (2021). The molecular–physiological functions of mineral macronutrients and their consequences for deficiency symptoms in plants. *New Phytologist*, 229(5), 2446-2469. <https://doi.org/10.1111/nph.17074>
- De Castro, R. D., & Marraccini, P. (2006). Cytology, biochemistry and molecular changes during coffee fruit development. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, 18, 175-199. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202006000100013>
- Flórez, C. P., Maldonado, C. E., Cortina, H. A., Moncada, M. del P., Montoya, E. C., Ibarra, L. N., Unigarro, C. A., Rendón, J. R., & Duque Orrego, H. (2016). Cenicafé 1 : Nueva variedad de porte bajo altamente productiva resistente a la roya y al

- CBD con mayor calidad física del grano. *Avances Técnicos Cenicafé*, 469, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0469>
- Jaramillo, A. (2018). El clima de la caficultura en Colombia. Cenicafé. 206 p. <https://doi.org/10.38141/cenbook-0031>
- Koutouleas, A., Sarzynski, T., Bordeaux, M., Bosselmann, A. S., Campa, C., Etienne, H., Turreira-García, N., Rigal, C., Vaast, P., Ramalho, J. C., Marraccini, P., & Ræbild, A. (2022). Shaded-Coffee: A Nature-Based Strategy for Coffee Production Under Climate Change? A Review. *Frontiers in Sustainable Food Systems*, 6. <https://doi.org/10.3389/fsufs.2022.877476>
- Koshiro, Y., Zheng, X.-Q., Wang, M.-L., Nagai, C., & Ashihara, H. (2006). Changes in content and biosynthetic activity of caffeine and trigonelline during growth and ripening of *Coffea arabica* and *Coffea canephora* fruits. *Plant Science*, 171(2), 242-250. <https://doi.org/10.1016/j.plantsci.2006.03.017>
- Koshiro, Y.; Jackson, M.C.; Nagai, C.; Ashihara, H. Changes in the content of sugars and organic acids during ripening of *Coffea arabica* and *Coffea canephora* fruits. *Eur. Chem. Bull.* 2022, 4, 378–383. Disponible en: <http://www.eurchembull.com/.../193> (Consultado 23 Julio 2023).
- Läderach, P., Oberthür, T., Cook, S., Estrada Iza, M., Pohlan, J. A., Fisher, M., & Rosales Lechuga, R. (2011). Systematic agronomic farm management for improved coffee quality. *Field Crops Research*, 120(3), 321-329. <https://doi.org/10.1016/j.fcr.2010.10.006>
- Linne, B. M., Tello, E., Simons, C. T., & Peterson, D. G. (2023). Characterization of the impact of chlorogenic acids on tactile perception in coffee through an inverse effect on mouthcoating sensation. *Food Research International*, 172, 113167. <https://doi.org/10.1016/j.foodres.2023.113167>
- López, M. E., Santos, I. S., Oliveira, R. R. de, Lima, A. A., Cardon, C. H., Chalfun-Junior, A., López, M. E., Santos, I. S., Oliveira, R. R. de, Lima, A. A., Cardon, C. H., & Chalfun-Junior, A. (2021). An overview of the endogenous and environmental factors related to the *Coffea arabica* flowering process. *Beverage Plant Research*, 1(1), 1-16. <https://doi.org/10.48130/BPR-2021-0013>
- Osorio Pérez, V., Matallana Pérez, L. G., Fernandez-Alduenda, M. R., Alvarez Barreto, C. I., Gallego Agudelo, C. P., & Montoya Restrepo, E. C. (2023a). Chemical Composition and Sensory Quality of Coffee Fruits at Different Stages of Maturity. *Agronomy*, 13(2), Art. 2. <https://doi.org/10.3390/agronomy13020341>
- Osorio, V., Medina, R., Acuña, J. R., Pabón, J., Álvarez, C. I., Matallana, L. G., & Fernández-Alduenda, M. R. (2023b). Transformation of organic acids and sugars in the mucilage and coffee beans during prolonged fermentation. *Journal of Food Composition and Analysis*, 105551. <https://doi.org/10.1016/j.jfca.2023.105551>
- Peñuela-Martínez, A. E., Sanz-Urbe, J. R., Guerrero, A., & Ramírez, C. A. (2022). Siete prácticas en el beneficio para obtener café de buena calidad - Proceso 7P®. *Avances Técnicos Cenicafé*, 546, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0546>
- Rendón S., J., Arcila P., J., Montoya-Restrepo, E C. (2008). Estimación de la producción de café con base en los registros de floración. *Revista Cenicafé* 59 (3): 238-259. <https://doi.org/10.38141/rev.cenicafe59-3>
- Rendón S., J. R. (2020). Administración de sistemas de producción de café a libre exposición solar. En Centro Nacional de Investigaciones de Café (Ed.), *Manejo Agronómico de los Sistemas de Producción de Café* (pp. 34–71). Cenicafé. https://doi.org/10.38141/10791/0002_2

- Sanz-Urbe, J. R., Oliveros-Tascón, C. E., Duque Orrego, H., Mejía, C. G., Benavides Machado, P., & Medina-Rivera, R. (2018). Retención de pases: Una opción para mejorar la productividad de la mano de obra en la cosecha de café. *Avances Técnicos Cenicafe*, 488, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0488>
- Sarmiento-Herrera, N., Ramírez-Carabalí, C., García-López, J. C., Hincapié-Velásquez, K. A., & Orozco-Jaramillo, D. (2022). Aplicativo de balance hídrico para el cultivo de café en Colombia. *Avances Técnicos Cenicafe*, 539, 1-8. <https://doi.org/10.38141/10779/0539>
- Silva, P. C. da, Junior, W. Q. R., Ramos, M. L. G., Rocha, O. C., Veiga, A. D., Silva, N. H., Brasileiro, L. de O., Santana, C. C., Soares, G. F., Malaquias, J. V., & Vinson, C. C. (2022). Physiological Changes of Arabica Coffee under Different Intensities and Durations of Water Stress in the Brazilian Cerrado. *Plants*, 11(17), Art. 17. <https://doi.org/10.3390/plants11172198>
- Taiz, L., Zeiger, E., Maller, I A., & Murphy, A. (2015). *Plant Physiology and Development*. Six edition. Massachusetts, USA. Sinauer Associates Inc Publisher. 692 pp.
- Tognetti, J. A., Horacio, P., & Martinez-Noel, G. (2013). Sucrose signaling in plants: A world yet to be explored. *Plant Signaling & Behavior*, 8(3), e23316. <https://doi.org/10.4161/psb.23316>
- Unigarro, M, C. A. U., Bejarano, L. M. D., & Acuña, J. R. (2022). Effect of fruit load of the first coffee harvests on leaf gas exchange. *Pesquisa Agropecuária Tropical*, 51, e69865. <https://doi.org/10.1590/1983-40632021v516986> 5
- Vaast, P., Angrand, J., Franck, N., Dauzat, J., & Génard, M. (2005). Fruit load and branch ring-barking affect carbon allocation and photosynthesis of leaf and fruit of *Coffea arabica* in the field. *Tree Physiology*, 25(6), 753-760. <https://doi.org/10.1093/treephys/25.6.753>
- Vaast, P., Bertrand, B., Perriot, J.-J., Guyot, B., & Génard, M. (2006). Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee (*Coffea arabica* L.) under optimal conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(2), 197-204. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2338>
- Vélez A., B. E., Jaramillo R., A., Chaves C., B., & Franco A., M. (2000). Distribución de la floración y la cosecha de café en tres altitudes. *Avances Técnicos N° 272*. Cenicafe. 4 Pp. <https://biblioteca.cenicafe.org/handle/10778/794>
- Vinecky, F., Davrieux, F., Mera, A. C., Alves, G. S. C., Lavagnini, G., Leroy, T., Bonnot, F., Rocha, O. C., Bartholo, G. F., Guerra, A. F., Rodrigues, G. C., Marraccini, P., & Andrade, A. C. (2017). Controlled irrigation and nitrogen, phosphorous and potassium fertilization affect the biochemical composition and quality of Arabica coffee beans. *The Journal of Agricultural Science*, 155(6), 902-918. <https://doi.org/10.1017/S0021859616000988>
- Wind, J., Smeekens, S., & Hanson, J. (2010). Sucrose: Metabolite and signaling molecule. *Phytochemistry*, 71(14), 1610-1614. <https://doi.org/10.1016/j.phytochem.2010.07.007>

Conclusiones generales

Tomados en conjunto, los resultados de esta investigación sugieren que el incremento de la carga de frutos en plantas de *C. arabica* variedad "Cenicafé 1" modificó el crecimiento vegetativo aéreo, la partición de masa seca de los órganos de la parte aérea, el estado nutricional foliar, la concentración de clorofilas y azúcares solubles a nivel foliar y la composición bioquímica de las almendras de café. Se confirmó que los frutos de café son órganos vertederos muy competitivos para importar altas cantidades de carbohidratos y nutrientes, lo que eventualmente puede promover un desbalance negativo en el suministro de productos fotosintéticos en los órganos fuentes. También se observó que las deficiencias nutricionales de nitrógeno, potasio y cobre reportadas para la carga de frutos del 100%, pueden generar disminución de la concentración de clorofilas totales y azúcares solubles en las hojas, y quizás en las variaciones de la composición bioquímica determinada en las almendras.

Se corroboró la correlación negativa entre la alta carga de frutos y el crecimiento vegetativo. Así, se confirma que los frutos de café son vertederos con mayor fuerza para competir en comparación con otros órganos vertederos funcionales como las hojas en expansión y el crecimiento activo de las ramas plagiotrópicas. Por último, la manipulación de los órganos vertederos a través de las variaciones en las intensidades de carga de frutos a nivel de la planta, constituye una metodología adecuada que hace evidente evaluar el desempeño fisiológico de la planta *C. arabica* variedad "Cenicafé 1" en años donde se concentra la mayor producción de café reportadas en los ciclos productivos del cultivo en Colombia.

Modelo conceptual

A partir de los resultados de este estudio descritos en cada uno de los capítulos, se propone el siguiente modelo conceptual realizado en Biorender, en el cual, se unifica las repuestas más relevantes sobre el efecto de la carga de frutos en las plantas de *C. arabica* variedad "Cenicafé 1 (Fig. 23).

En el modelo se representa la influencia de la carga de frutos en los procesos de crecimiento, síntesis de clorofila y translocación de fotoasimilados en las plantas que fueron objeto de estudio. Estas respuestas fueron unificadas a diez subprocesos por los cuales se vinculó el efecto de la carga de frutos.

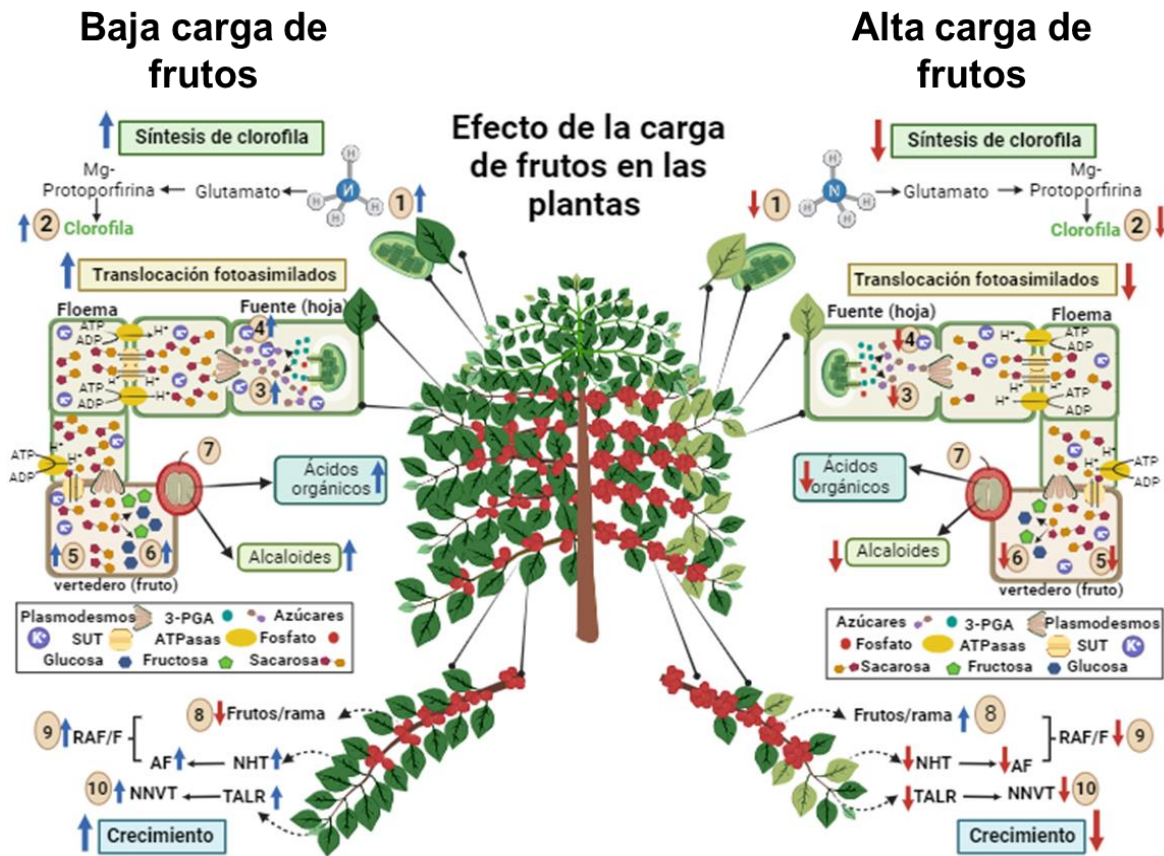


Figura 23. Modelo conceptual del efecto de la carga de frutos en los árboles de café variedad Cenicafé 1. Flechas de color rojo y azul indican efectos negativos o positivos

determinados en el crecimiento, acumulación de nitrógeno y potasio foliar, mediciones bioquímicas en las hojas y almendras.

De manera general, la elevada carga de frutos afecta 1) la acumulación de nitrógeno en las hojas a niveles que promueven deficiencia nutricional, lo cual, limita el metabolismo de nitrógeno en la planta y esto conlleva a disminuciones 2) en la síntesis de clorofilas. Por otro lado, la baja estabilidad de las clorofilas promueve baja eficiencia fotosintética y 3) se reduce la capacidad de producción de fotoasimilados que en su mayoría son azúcares solubles. Así mismo, se reporta 4) bajas concentraciones de potasio categorizados a niveles de deficiencia nutricional y esto puede desencadenar efectos en la translocación de fotoasimilados, lo cual, se asocia a 5) las disminuciones de sacarosa determinadas en las almendras. El efecto anterior promueve reducciones en 6) fructosa y glucosa y esto se relaciona con 7) bajas concentraciones de ácidos orgánicos y alcaloides vinculadas en la calidad de bebida del café.

Por otro lado, la alta carga de frutos impacta de forma negativa el crecimiento vegetativo determinado a nivel de las ramas. Por 8) aumento de los frutos por rama en los árboles, se disminuye 9) el número de hojas totales-NHT, menor área foliar-AF y por tanto reducción en la relación de área foliar requerida para el desarrollo de un fruto-RAF/F. Finalmente, las reducciones de las magnitudes de crecimiento vegetativo descritas anteriormente por la influencia de la carga de frutos, conllevan a afectar 10) la tasa de crecimiento en longitud de las ramas-TALR y el número de nudos vegetativos totales-NNVT, medidas que han sido relacionadas como responsables en soportar el desarrollo de las yemas reproductivas para las futuras cosechas.

En contraste, la baja carga de frutos en los árboles de café variedad Cenicafé 1, no afecta ninguno de los procesos descritos anteriormente, por tanto, se conservan los procesos fisiológicos y bioquímicos de forma adecuada para suministrar los fotoasimilados tanto para los frutos como los órganos vegetativos en crecimiento

activo. De esta manera, no se espera efectos negativos ni en la calidad en la bebida y quizás en las futuras cosechas.

Perspectivas

Con los hallazgos reportados en esta investigación, es necesario profundizar en estudios sobre la contribución de la actividad fotosintética propia de los frutos, para suplir los requerimientos de carbono, cuando se incrementa la carga de frutos en las plantas de la variedad “Cenicafé 1”. Así mismo, es de interés elucidar la estrategia de “supervivencia” postulada para las plantas de *C. arabica*, donde se promueve la removilización de carbono en órganos de reserva desde otras regiones de la planta, como aquellas reservas almacenadas en el tallo de etapas de crecimiento previas, para garantizar la alta demanda en años de mayor producción. Con esto se podría clarificar los mecanismos fisiológicos que posiblemente pueden promover las plantas de *C. arabica* variedad “Cenicafé 1”, para garantizar la alta demanda de frutos a nivel de la planta, en años donde se concentra la producción de café durante el ciclo productivo en el país.

Por la fisiología perenne de la planta de *C. arabica*, se justifica replicar estos estudios con más de un año experimental, en el que se pueda integrar de forma holística, la variabilidad climática anual y el seguimiento de las mediciones fisiológicas y bioquímicas de las plantas en las etapas fenológicas claves del desarrollo del fruto, para precisar con más detalle todos los mecanismos que pueden estar correlacionados en la respuesta de las plantas de *C. arabica* variedad “Cenicafé 1” en los años de alta producción.