

Universidad de Los Andes
Facultad de Ciencias
Departamento de Biología
Instituto de Ciencias Ambientales y Ecológicas

RELACIONES HÍDRICAS E INTERCAMBIO DE GASES EN *THEOBROMA CACAO* L.

(VAR. PORCELANA) SOBRE TIPOS DIFERENTES DE SUELOS

Tutor: Dr. Fermín Rada

Co-tutor: Dr. Ramón E. Jaimez

Tesista: Ana M. Vespa

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Fermín Rada y Dr. Ramón E. Jaimez (tutor y co-tutor, respectivamente) por su paciencia, enseñanzas, guía y estímulo para la realización y culminación de este trabajo.

A la Dra. Aura Azócar y profesor Roberto Skwierinski por las valiosas sugerencias aportadas a dicho trabajo.

A la Estación Experimental Chama, perteneciente a Corpozulia, por permitirnos realizar el estudio en el Banco de Germoplasma de cacao variedad Porcelana; agradecimiento que hago extensivo a todo su personal y en especial a la Lic. Nancy Arroyo y Lic. Iraima Chacón.

A todo el personal del ICAE quienes amablemente colaboraron durante el trabajo en laboratorio.

Al CDCHT-ULA (Proyecto C-1000-99-01-F) por su apoyo logístico.

A mi familia por su paciencia y apoyo.

ÍNDICE GENERAL

Lista de tablas.....	i
Lista de figuras.....	iii
Lista de anexos.....	v
Resumen.....	viii
1. Introducción.....	1
2. Materiales y Métodos.....	11
2.1 Ubicación y descripción del área de estudio.....	11
2.1.1 Ubicación.....	11
2.1.2 Clima.....	11
2.1.3 Geomorfología.....	13
2.1.4 Suelos.....	14
2.1.5 Vegetación.....	15
2.2 Descripción de la especie.....	17
2.3 Caracterización de las condiciones hídricas del suelo.....	19
2.3.1 Contenido de agua en el suelo (%).....	19
2.3.2 Curvas de retención de humedad (curvas pF).....	20
2.4 Variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases.....	21
2.4.1 Determinación de las variables microclimáticas.....	22
2.4.2 Determinación del potencial hídrico foliar (Ψ_f)...	23

2.4.3	Curvas presión-volumen.....	24
2.4.4	Medidas de intercambio de gases.....	25
2.5	Determinación del contenido de nitrógeno foliar.....	28
2.6	Análisis de los datos.....	29
3.	Resultados.....	30
3.1	Disponibilidad estacional del agua en el suelo.....	30
3.2	Cursos diarios de variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases.....	35
3.3	Variación del potencial hídrico foliar (Ψ_f) y sus componentes (Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0).....	46
3.4	Respuesta de la conductancia estomática (G_s) a cambios en el potencial hídrico foliar (Ψ_f), déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV) y densidad del flujo fotónico fotosintético(DFF).....	50
3.4.1	Relación entre conductancia estomática (G_s) y potencial hídrico foliar (Ψ_f).....	50
3.4.2	Relación entre conductancia estomática (G_s) y déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV).....	52
3.4.3	Relación entre conductancia estomática (G_s) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF).....	52
3.5	Efecto de la densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF) sobre la tasa de asimilación	

de CO ₂ (A).....	54
3.6 Eficiencia en el uso de agua (EUA) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA).....	58
3.7 Contenido de nitrógeno foliar.....	60
4. Discusión.....	62
4.1 Agua en el suelo.....	62
4.2 Variación del potencial hídrico foliar y sus componentes.....	65
4.3 Respuesta de la conductancia estomática a los diferentes parámetros.....	71
4.4 Eficiencia en el uso del agua.....	73
4.5 Respuesta fotosintética.....	74
5. Conclusiones.....	79
6. Referencias.....	81
7. Anexos.....	91

LISTA DE TABLAS

1. Tasa promedio de densidad del flujo fotónico fotosintético ($DFF, \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire máxima ($DPV_{\text{max}}, \text{KPa}$), conductancia estomática ($G_s, \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración ($E, \text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 ($A, \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Se presentan medias \pm ES..... 36

2. Variación estacional del potencial hídrico foliar (Ψ_f) y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Potencial hídrico foliar promedio (Ψ_f, MPa), potencial máximo ($\Psi_{\text{max}}, \text{MPa}$), potencial mínimo ($\Psi_{\text{min}}, \text{MPa}$), potencial osmótico de saturación ($\Psi_{\pi}^{100}, \text{MPa}$) y potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0, MPa). Se presentan medias \pm ES..... 47

3. Parámetros relacionados con la tasa de asimilación obtenidos a partir de la curva A vs DFF: respiración a oscuridad ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), punto de compensación de luz ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), eficiencia cuántica (mol CO_2 / mol fotones) y asimilación máxima ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a 1500 μmol de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Los valores presentan medias \pm ES..... 57

4. Eficiencia en el uso del agua ($A/E, \text{mmol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ($A/G_s, \mu\text{mol CO}_2/\text{mol H}_2\text{O}$) para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Se presentan medias \pm ES..... 59

5. Media del contenido de Nitrógeno foliar en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de

suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante
la época de menor y mayor precipitación. Se presentan
medias \pm ES.....

LISTA DE FIGURAS

1. Ubicación del área de estudio. Estación Experimental Chama en el Estado Zulia (8°50' N y 71°44' 0).....	12
2. Contenido de agua en el suelo (%) medido a diferentes profundidades en los meses de mayor y menor precipitación. Suelo con textura franco-arenoso (a) y suelo con textura arcilloso-limoso (b). Se presentan medias ± ES.....	31
3. Curvas de retención de humedad de los suelos (Curvas pF) a diferentes profundidades. Suelo franco-arenoso (a); suelo arcilloso-limoso (b). Se presentan medias ± ES.....	32
4. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Theobroma cacao</i> de 4 (a) y 14 años (b) en el mes de menor y mayor precipitación. Suelo con textura franco-arenoso (P1). Se presentan medias ± ES.....	37
5. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para <i>Theobroma cacao</i> de 4 (a) y 14 años (b) en el mes de menor y mayor precipitación. Suelo con textura arcilloso-limoso (P4). Se presentan medias ± ES.....	42
6. Variación estacional del potencial hídrico foliar mínimo (Ψ_{\min} , MPa) y potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) para <i>Theobroma cacao</i> de 4 y 14 años. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b). Se presentan medias ± ES.....	48
7. Relación entre conductancia estomática (G_s , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) para <i>Theobroma cacao</i> de 4 y 14 años en los meses de menor y mayor precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b).....	51
8. Relación entre conductancia estomática (G_s , $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV, KPa) para <i>Theobroma cacao</i> de 4 y 14 años en los meses de menor y mayor precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b).....	53
9. Relación entre asimilación de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFP, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para <i>Theobroma cacao</i> de 4 y 14 años. Los datos corresponden a todos los cursos diarios realizados en los	

meses de menor y mayor precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b)..... 56

LISTA DE ANEXOS

1. Dinámica de la precipitación diaria (p.p, mm) durante los meses de mayor y menor precipitación. Las flechas indican el día en que se realizó la salida de campo. Se incluye el mes de enero solamente como referencia de la dinámica de la precipitación antes de la salida realizada en el mes de febrero..... 92
2. Caracterización de los suelos de la Estación Experimental Chama en donde se encuentra la plantación de cacao Porcelana de Corpozulia en base a sus propiedades físicas..... 93
3. Valores promedios del contenido de agua en el suelo (%) medidos a diferentes profundidades (cm) en cada curso diario de relaciones hídricas e intercambio de gases. Se presentan medias \pm ES..... 94
4. Valores estimados del potencial hídrico del suelo (Ψ_s , MPa) medido a diferentes profundidades (cm) en cada curso diario de relaciones hídricas e intercambio de gases..... 94
5. Valores promedio de densidad del flujo fotónico fotosintético (DFP, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES..... 95
6. Valores promedio de densidad del flujo fotónico fotosintético (DFP, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso (P4) en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES..... 95
7. Valores promedio de densidad del flujo fotónico fotosintético (DFP, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de

CO ₂ intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.....	96
8. Valores promedio de densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO ₂ (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO ₂ intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso (P4) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.....	96
9. Valores promedios del potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela franco-arenosa (P1) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES.....	97
10. Valores promedios del potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela arcillosa-limosa (P4) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES.....	97
11. Valores promedios del potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela franco-arenosa (P1) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.....	98
12. Valores promedios del potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela arcillosa-limosa (P4) en <i>Theobroma cacao</i> variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.....	98
13. Resultados de la prueba Mann-Whitney ($P < 0,05$) al ser comparado el contenido de agua (%) de las parcelas a las diferentes profundidades entre épocas y al compararse el contenido de agua (%) a las diferentes profundidades entre parcelas en una misma época. S: época de menor precipitación, H: época de mayor precipitación, P1: Parcela con textura franco-arenoso, P4: Parcela con textura arcilloso-limoso.....	99

14. Resultados de la prueba Mann-Whitney ($P < 0,05$) de los diferentes parámetros al ser comparados entre épocas, entre parcelas para una misma edad del árbol y entre edades en una misma parcela. S: época de menor precipitación, H: época de mayor precipitación, P1: Parcela franco-arenosa, P4: Parcela arcillosa-limosa..... 100

RESUMEN

El cacao es una planta americana que crece normalmente bajo sombra y es extremadamente sensible, no solamente al déficit de agua sino al exceso de humedad en el suelo. Se investigaron árboles de cacao, de 4 y 14 años de edad de la variedad Porcelana, en un suelo con textura franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación. Características microclimáticas (T_a , HR, DFF), intercambio de gases (G_s , E y A) y Ψ_f fueron medidos a lo largo del día. Mediante curvas presión-volumen se determinaron Ψ_π^0 y Ψ_π^{100} . Se midió el contenido de agua de los suelos y se realizaron curvas pF. Existe una época de menor precipitación sin alcanzar déficit importante mientras que en la época de mayor precipitación los suelos se encuentran saturados o cercanos a la saturación hídrica. En los diagramas de dispersión no se encuentra relación de la G_s a cambios en el DPV, Ψ_f y DFF. Se observa un decrecimiento pronunciado de la G_s en la época de mayor precipitación. El decrecimiento de la G_s tiene mayor impacto sobre la E que la A la cual se incrementa con la radiación. La EUA se incrementa en la época de mayor precipitación como resultado de un estrés hídrico por exceso de humedad que está afectando el sistema radical de los árboles. Se encuentran diferencias estacionales en las relaciones hídricas e intercambio de gases.

1. INTRODUCCION

El cacao es una típica planta tropical americana que se encontró originalmente en tierras bajas de los bosques densos de Centro América y parte de la América del Sur (Enríquez 1987). El cacao se cultiva principalmente en África Occidental, América Central y del Sur, Asia y Oceanía. Casi el 55% de la producción mundial se da principalmente en África Occidental como Costa de Marfil, Ghana, Nigeria y Camerún. Otro 36% procede de América Central y del Sur, donde se encuentran como principales productores Brasil y Ecuador. El resto se cultiva en Asia y Oceanía, donde Malasia es el Mayor productor (Curtis 1987).

En Venezuela la producción se distribuye de la siguiente manera: Región Central (Estados Miranda, Aragua, Carabobo y Yaracuy); Región Oriental (Estados Monagas, Sucre y Territorio Delta Amacuro), y Región Occidental (Estados Mérida, Táchira, Zulia, Portuguesa, Trujillo y Barinas). En esta última región se encuentra ubicada la zona Sur del Lago de Maracaibo que comprende los estados Zulia, Táchira y Mérida la cual ha despertado el interés de diversas instituciones para desarrollar y expandir este cultivo. Esta zona cuenta con una superficie potencial de 70.000 ha aptas para la siembra de las cuales sólo 3.642 ha son cultivadas, representando el 5% del total disponible. La creciente demanda de cacao por parte de la industria alimenticia, farmacéutica, y pecuaria, tanto nacional como internacional,

aunado a las favorables condiciones ecológicas de esta zona, constituyen un estímulo para la siembra de cacao en el país (Portillo *et al.* 1995; Chacón *et al.* 2007).

Las plantaciones de cacao requieren de un medio óptimo que permita al cultivo desarrollar sus potencialidades y mediante estudios científicos principalmente en países como Colombia, Brasil, Costa Rica, Trinidad y Venezuela entre otros, han permitido establecer ciertos parámetros fisiológicos, climáticos, edáficos y de manejo de gran importancia para lograr el desarrollo del cultivo (Alvim 1977; Rosales 1998).

El árbol de cacao crece usualmente bajo sombra y presenta muchas de las características de las plantas de sombra como son las bajas tasas fotosintéticas, bajos niveles de saturación de luz, fotoinhibición de la fotosíntesis a relativamente baja radiación (Raja Harun y Hardwick 1988 citado por Galyuon *et al.* 1996). Para un óptimo crecimiento y desarrollo del árbol, la sombra durante su cultivo provee de ventajas al árbol contra factores ecológicamente desfavorables como lo son la baja fertilidad de los suelos, el viento y la excesiva evapotranspiración (Alvim 1977; Enríquez 1987; Wood y Lass 1985).

En el desarrollo de las plantaciones de cacao varios factores ecológicos pueden ser limitantes siendo los más críticos la precipitación y la temperatura. La radiación y la humedad relativa afectan muchos procesos fisiológicos de la planta, sin embargo, no se consideran ecológicamente limitantes para el

cultivo (Alvim 1977; Braudeau 1970; Enríquez 1987; Wood y Lass 1985). Aunque diversos autores sugieren rangos óptimos de precipitación para delimitar regiones favorables para el desarrollo del cultivo (Braudeau 1970; Reyes y Reyes 1969; Vera 1987; Wood y Lass 1985; Enríquez 1987), la distribución de esta a lo largo del año resulta ser de mayor importancia. Igualmente, en la viabilidad de las plantaciones el suelo puede ser un factor limitante y de importancia primordial como lo destacan los diferentes investigadores (Molina 1989; Saenz 1991; Reyes y Reyes 1969; Mite y Motato 1987), ya que el crecimiento y la producción del cacao va a estar estrechamente asociado a la disponibilidad de agua que viene dada por el volumen y la distribución de las precipitaciones así como de las propiedades físicas del suelo. De este modo, el suelo y el déficit hídrico limitan el rendimiento del cultivo en muchas regiones (Balasimha 1999).

El cacao es extremadamente sensible, más que otros cultivos tropicales, no solamente al déficit de agua sino al exceso de humedad en el suelo debido a una aireación insuficiente. Un exceso de agua prolongado vuelve hipóxicos con rapidez a los suelos debido a que el agua llena los espacios de aire y se reduce la renovación de oxígeno alrededor de las raíces debido al movimiento lento del gas en el agua. La aireación es frecuentemente un factor limitante para el crecimiento y funcionamiento de la raíz (Salisbury y Ross 1994; Kramer 1989; Kozlowski 1997). De las propiedades físicas del suelo va a

depender la capacidad de retención o drenaje del agua, condicionando de esta forma el desarrollo y penetración de las raíces. Por tanto, un suelo ideal para el cultivo de cacao debería asegurar una buena retención del agua y a su vez estar bien drenado y aireado.

La aireación y un abastecimiento adecuado de humedad en el suelo son importantes para la respiración de las raíces y la absorción de nutrientes. El árbol de cacao no tolera el estancamiento del agua que impide la respiración de las raíces mostrando síntomas de estrés en pocos días. El cierre estomático y caída de las hojas se da más rápidamente que otros cultivos tropicales como cítricos, banana y café (Wood y Lass 1985).

En el ámbito fisiológico, el régimen hídrico desfavorable altera la apertura estomática, la tasa de transpiración y el potencial hídrico de la planta conduciendo a la reducción del crecimiento del cultivo (Sena *et al.* 1987; Balasimha 1999).

En estudios sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases en árboles de cacao variedad Guasare sometido a diferentes periodos de estrés hídrico se encuentran disminuciones significativas en la conductancia estomática y ajustes osmóticos cuando las plantas están estresadas (Rada *et al.* 2005). Del mismo modo, Deng *et al.* (1989 y 1990) consiguen en plantas de cacao sometidas a déficit hídrico disminuciones de la G_s por el decrecimiento de los Ψ_f y una caída pronunciada de la A cuando

los Ψ_f alcanzan los $-1,0$ MPa; Joly y Hahn (1989) y Joly (1987) observan fuertes variaciones en la asimilación neta a menores valores de Ψ_f y una caída de la A cuando los Ψ_f caen por debajo de $-0,8$ y $-1,0$ MPa. En este sentido, el déficit hídrico reduce la fotosíntesis, crecimiento e influye en la distribución de carbono entre distintos sumideros y por lo tanto constituye una variable para predecir la productividad de los cultivos. El suministro de carbohidratos es el factor más crítico para el ciclo de crecimiento del cacao y la distribución de ellos disminuye cuando el potencial hídrico decrece (Deng *et al.* 1990).

Muchas son las investigaciones realizadas en cacaos juveniles bajo condiciones controladas y muy pocas en plantaciones de cacao en condiciones de campo, encontrando que el balance hídrico y varios factores ambientales van a influenciar la apertura estomática. De este modo, existen respuestas directa de los estomas a cambios en la humedad relativa del aire (Sena *et al.* 1987; Balasimha *et al.* 1991) así como respuestas estomática a incrementos en la intensidad de luz reflejando luego un incremento en la fotosíntesis neta (Raja Harun y Hardwick 1986).

En la investigación sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases llevada a cabo en *Theobroma cacao* variedad Porcelana se tomó en cuenta dos de los principales factores que afectan el crecimiento y desarrollo de las plantaciones de cacao: la precipitación y el suelo.

La precipitación anual en la plantación de cacao Porcelana en nuestro estudio se encuentra dentro del rango sugerido por los diferentes investigadores que plantean un máximo anual de 2500 mm y un mínimo de 1500 mm.

Estudios previos de caracterización de suelos realizados en esta plantación de cacao Porcelana evidencian la existencia de parcelas que se van a diferenciar entre sí principalmente en cuanto a su composición física, que probablemente influyan en las marcadas diferencias en la producción anual de cacao (mazorcas/ha) que se registran; encontrando en una misma área parcelas que producen dos veces más que otras. A lo largo del perfil del suelo (0-160 cm aproximadamente) de cada parcela se tienen horizontes con texturas diferentes, lo cual indica diferencias en la distribución de agua.

En los árboles de cacao la raíz principal alcanza una longitud entre 30 a 40 cm en cuatro o cinco meses y de 70 a 80 cm a los cinco o seis años. A los diez años, la raíz principal alcanza una longitud que varía entre 0,80 m a 1,5 m aunque puede llegar a los 2 m. La raíz principal da lugar a raíces laterales encontrándose casi por completo desprovista de estas en el tramo inferior mientras que aproximadamente el 80% del sistema de raíces laterales alimentadoras se desarrollan principalmente en los primeros 30 centímetros de suelo (Braudeau 1970; Wood y Lass 1985; Gama y Cadima 1991). En suelos que presentan una buena aireación aunada a una fertilización satisfactoria se ha

encontrado un crecimiento de la raíz principal hasta los 2,2 m en cacaoteros de 5 años de edad (Cadima y Coral 1972). Del mismo modo, la distribución horizontal de las raíces laterales puede variar dependiendo de la edad del árbol y propiedades físicas del suelo. Partiendo de suelos cuyas características físicas permiten un buen desarrollo del sistema de raíces, Cadima y Coral (1972) en un estudio realizado sobre el sistema radical encuentran que la distribución horizontal de las raíces laterales en cacaoteros de 12 y 5 años se da de manera diferente. En los árboles de 5 años de edad el 70,8% de las raíces laterales se encuentran en los primeros 30 cm de suelo, 20,4% de 30 a 60 cm, 6,4% de 60 a 90 cm y 2,3% de 90 a 120 cm de profundidad, mientras que en los árboles de 12 años de edad el 61,6% se encuentra en los primeros 30 cm de suelo, 21,4% de 30 a 60 cm, 13,6% de 60 a 90 cm y 3,4% de 90 a 120 cm de profundidad. Esto es de gran importancia debido a que el estudio sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases llevada a cabo en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años de edad permitirían una exploración del perfil de suelo de manera diferente esperando que las relaciones hídricas y el intercambio de gases estén determinados principalmente por cambios de la disponibilidad de agua en cada perfil. Para dar respuestas a estas inquietudes y debido a que el desarrollo del cultivo de cacao en la zona Sur del Lago de Maracaibo presenta una serie de limitantes tales como: inadecuado manejo del cultivo debido a la ausencia de evaluaciones del comportamiento de las

plantaciones con el fin de determinar las condiciones óptimas de crecimiento, además de incluir que pocos son los estudios realizados sobre el comportamiento hídrico e intercambio de gases en la variedad Porcelana y en condiciones de campo se consideraron y plantearon las siguientes hipótesis y objetivos:

Hipótesis General.

La disponibilidad de agua para la planta está determinada, en gran parte, por la textura del suelo; por tanto se encontrarán diferencias en el comportamiento hídrico e intercambio de gases entre árboles de *Theobroma cacao* de 4 y 14 años de edad sembrados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso en comparación con los árboles de 4 y 14 años de edad sembrados en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso.

Hipótesis Específicas.

Durante la época de mayor precipitación se espera que el suelo con textura arcilloso-limoso se encuentre saturado de agua, con lo cual se estaría afectando el sistema radical de los árboles de 4 y 14 años de edad, creando un estrés hídrico por exceso de humedad con sus consecuentes efectos sobre las relaciones hídricas e intercambio de gases.

Durante la época de mayor precipitación se espera que los árboles de 4 y 14 años de edad sembrados en el suelo con textura franco-arenoso se encuentren en condiciones favorables en términos de disponibilidad de agua y por ende en sus relaciones hídricas e intercambio de gases.

En los suelos arcillosos la capacidad de retención de agua va a ser mayor y la permeabilidad menor contrario a lo que sucede en suelos arenosos; por tanto es de esperar que, para la época de menor precipitación, los árboles de 4 y 14 años de edad sembrados en el suelo con textura arcilloso-limoso presenten condiciones más favorables en relaciones hídricas e intercambio de gases en comparación a los árboles de 4 y 14 años de edad sembrados en el suelo con textura franco-arenoso.

Objetivo General.

Estudiar el comportamiento hídrico e intercambio de gases en *Theobroma cacao* L. variedad porcelana durante la época de menor y mayor precipitación, creciendo sobre suelos con texturas contrastantes y por tanto con capacidades distintas en la retención de agua.

Objetivos Específicos.

Caracterizar las condiciones hídricas de los suelos en estudio.

Analizar el comportamiento hídrico en base al potencial hídrico foliar máximo, mínimo y promedio en árboles de cacao de edades diferentes (4 y 14 años) en cursos diarios de medición.

Analizar el intercambio de gases en términos de conductancia estomática, transpiración y asimilación de CO₂ en árboles de cacao de edades diferentes (4 y 14 años) en cursos diarios de medición.

Estudiar el comportamiento hídrico en base al potencial hídrico foliar máximo, mínimo y promedio en árboles de cacao de edades diferentes (4 y 14 años) durante la época de menor y mayor precipitación.

Estudiar el intercambio de gases en términos de conductancia estomática, transpiración y asimilación de CO₂ en árboles de cacao de edades diferentes (4 y 14 años) durante la época de menor y mayor precipitación.

2. MATERIALES Y METODOS

2.1 Ubicación y descripción del área de estudio.

2.1.1 Ubicación.

El estudio se realizó en la Estación Experimental Chama (8°50' Norte y 71°44' Oeste) perteneciente a CORPOZULIA la cual cuenta con una plantación de *Theobroma cacao* variedad Porcelana. Políticamente se localiza en el Municipio Santa Cruz, Dtto. Colón del Estado Zulia; a una altitud de 40 m.s.n.m. (Figura 1).

2.1.2 Clima.

Es preciso indicar que el registro de las precipitaciones en la Estación Experimental Chama se inicia en el año 1999 y no existen datos de precipitación registrados en años anteriores a este. Por tanto, solamente se dispone de los años 1999 y 2000 para aproximarse a una evaluación de la precipitación del área de estudio.

De datos de precipitación (1999 y 2000) registrados en la Estación Experimental Chama se observa un período de alta pluviosidad que comprende los meses de diciembre a febrero, siendo enero el de mayor precipitación (428 mm). En los meses restantes se registran picos de precipitación en abril, junio y

septiembre alternados con los meses de menor precipitación como son mayo, agosto (mes de menor precipitación, 67 mm) y octubre (94 mm). La precipitación promedio anual es de 2177 mm y la temperatura promedio mensual es de 27°C.

Para la realización de nuestro estudio se seleccionaron como meses de mayor precipitación a diciembre de 1999, febrero y abril de 2000 contrastando con meses de relativa baja pluviosidad como son noviembre de 1999 y octubre de 2000. La selección de estos dos grupos de meses se basa en el hecho de encontrar en los registros mensuales de precipitación que 15 días antes de la realización de la salida de campo los meses de diciembre, febrero y abril presentan valores de precipitación por encima de los 120 mm (177, 182 y 124 mm, respectivamente) mientras que los meses de menor pluviosidad como lo son noviembre y octubre presentan valores de precipitación que no alcanzan los 100 mm (78 y 20 mm, respectivamente) (Anexo 1).

2.1.3 Geomorfología.

El relieve descrito en el área de estudio es de una Llanura Aluvial (Vera 1998). El bloque de planicie aluvial es bastante uniforme recubierta por un gran manto de materiales recientes que no datan más allá del Holoceno. Todos estos materiales fueron acarreados por los diferentes ríos y depositados por la dinámica de explayamiento (Rosales 1998). La posición geomorfológica que presenta el área es una napa de explayamiento de forma plana y

con una pendiente de 1 - 2% constituidos por partículas menores a 2 mm de la formación Sierra Nevada (Vera 1998).

2.1.4 Suelos.

La plantación de *Theobroma cacao* variedad porcelana tiene una extensión de 6 ha. Un estudio de suelo realizado en esta plantación por Vera (1998), divide el área en cuatro parcelas. La parcela 1 (2,33 ha) presenta a todo lo largo del perfil de suelo, 0 - 150 cm de profundidad, textura franco-arenoso. La parcela 2 (1,80 ha) presenta en los primeros 150 cm de profundidad texturas que van desde franco-arenoso a franco-limoso encontrándose en horizontes más profundos texturas franco-arcilloso-limoso. La parcela 3 (0,527 ha) presenta texturas franco-arcilloso-limoso, francos y franco-arenoso en los primeros 100 cm de profundidad repitiéndose el mismo patrón franco-arcilloso-limoso y franco-arenoso en los últimos 60 cm de profundidad. Por ultimo, en la parcela 4 (1,38 ha) se presenta en el perfil texturas que van desde arcilloso-limoso a franco-arenoso en los primeros 70 cm de profundidad y texturas francas en el resto del perfil (Anexo 2).

Para el estudio se seleccionó la parcela 1 y la parcela 4 por presentar texturas de suelos contrastantes. La primera se caracteriza por presentar un porcentaje de arena alto a lo largo del perfil (65 - 83 %), por lo tanto se tiene un suelo de textura gruesa con baja retención de humedad. Presenta horizonte A-AB-BW1-BW2/C. El color del horizonte superficial es pardo oscuro en

seco y pardo muy oscuro en húmedo, el resto del perfil posee color pardo amarillento en seco y pardo oscuro en húmedo. El contenido de materia orgánica es media, 2,46% en el horizonte A, el resto del perfil presenta valores bajos entre 0,63-0,35%. El pH va de 4,8 a 5,5. La parcela 4 presenta un alto contenido de arcilla a lo largo del perfil y en mayor porcentaje en su horizonte superficial (42%) en comparación con las demás parcelas; por lo tanto, este suelo cuya tendencia es arcillosa va a tener una mayor capacidad de retener agua y baja permeabilidad. Presenta horizonte A-AB-IIC-IIC₂-IIC₃-IIC₄-IIC₅-IIC_{6g}. El color del horizonte superficial es negro en seco y en húmedo, el resto del perfil posee diferentes tonalidades de pardo en seco y en húmedo. El contenido de materia orgánica es media, 2,46% en el horizonte A, el resto del perfil presenta valores bajos entre 0,63-0,35%. El pH va de 7,6 a 8,2 (Anexo 2).

2.1.5 Vegetación.

De acuerdo con Ewel y Madriz (1976) la zona de vida correspondiente a la Zona Sur del Lago de Maracaibo es el Bosque Seco Tropical y Bosque Húmedo Tropical. La zona Sur del Lago de Maracaibo, sector Chama - Escalante, constituye la zona de mayor desarrollo agropecuario. Por tanto es difícil encontrar el bosque primario, encontrando las zonas boscosas diseminadas en pequeñas áreas ocupando las depresiones que han sido incorporadas a la producción (González y Galué 1973).

Con la introducción de cultivos agrícolas (cacao, café, plátano, etc.) y la actividad ganadera, con la consecuente proliferación de pastos, se ha modificado el espacio físico encontrando actualmente solo un 4% del bosque natural (Rosales 1998). Inmersa en este espacio físico se encuentra la plantación de cacao Porcelana de Corpozulia la cual se maneja como un Banco de Germoplasma siendo este una fuente de semillas y material vegetativo para propagar.

El total de árboles de cacao que se encuentran en la plantación es de 5877 sembradas a una distancia de 3 * 3 m aproximadamente. Como sombra temporal se utiliza el Plátano (*Musa paradisiaca*) con igual distancia de siembra que el cacao y ubicado en medio de este; como sombra permanente se utiliza el Bucare (*Erythrina glauca*) y el Zapote (*Pouteria zapota*) con una distancia de siembra aproximada para el primero entre los [(16-18) * (16-18)] m y (9 * 9) m para el segundo. Es importante señalar que el establecimiento de las plantas de Bucare no siguió el distanciamiento indicado y el establecimiento de las plantas de Zapote no fue total en toda la superficie de la plantación por lo tanto la distribución de los árboles por parcelas no es homogénea. La plantación estaba en rehabilitación ya que en su comienzo no tuvo un buen manejo, es por esa causa que las distancias de siembra que se tienen son aproximadas.

La plantación de cacao se fertiliza 2 veces al año después de alcanzado el pico de la cosecha y de realizada la poda,

utilizando un fertilizante comercial NPK 12-12-17 demarcando un círculo en el área de proyección de la copa del árbol de cacao que posteriormente se cubre con hojarasca. El abono foliar se aplica mensualmente.

2.2 Descripción de la especie.

Características Botánicas.

Clasificación:

Orden: Malvales.

Familia: Euphorbiaceas.

Género: *Theobroma*.

Nombre científico: *Theobroma cacao*.

El género *Theobroma* está constituido por árboles que pueden alcanzar hasta una altura de 20 m cuando crece libremente bajo sombra. El crecimiento del tronco, entre los 80 y 120 cm, está limitado por la formación de un verticilo terminal de 3 a 5 ramas principales que forman el árbol.

Las hojas son simples, lanceoladas, enteras y de color verde bastante variable. La vida de las hojas es limitada, entrando a una fase de senescencia después de máxima actividad de cuatro a cinco meses. La duración media de vida de una hoja es aproximadamente un año (Braudeau 1970).

El sistema radical del cacaotero presenta una raíz principal en forma cónica y que dependiendo del tipo de suelo profundiza hasta 1,50 m. Las raíces laterales crecen horizontalmente y se concentran principalmente en los primeros 30 cm de suelo (Braudeau 1970; Gama y Cadima 1991).

Las flores y los frutos se producen en cojines sobre el tejido maduro, ya sea del tronco, ramas principales y secundarias, por su parte deshojada. La primera floración se puede producir a la edad de dos años en variedades precoces, pero sobre todo aparece al tercer o cuarto año, pudiendo florecer durante todo el año. La época de floración depende de las condiciones climáticas, siendo favorecida por temperaturas medias elevadas y lluvias abundantes.

El fruto del cacao, mazorca, parece una baya o drupa de 15 a 20 cm de longitud, con una superficie lisa o rugosa y posee en su interior de 30 a 40 semillas. El color del fruto, así como la cantidad de surcos, forma y número de semillas va a depender del tipo de cacao. La mazorca del cacao Porcelana presenta una punta poco acusada, una superficie lisa y muy superficialmente asurcada. Presenta granos gruesos con los cotiledones frescos de color blanco o muy ligeramente pigmentados (Braudeau 1970).

2.3 Caracterización de las condiciones hídricas del suelo.

2.3.1 Contenido de agua en el suelo (%).

Entre los métodos de medición del contenido de agua en el suelo el más usado es gravimétrico, el cual expresa la humedad del suelo con base en la masa y se entiende como la masa de agua contenida por unidad de masa de sólidos del suelo expresada en porcentaje (Pla 1983).

Se tomaron muestras de suelo en ambas parcelas a diferentes profundidades (0-15; 50-60; 90-100), 3 replicas por cada profundidad para los meses de mayor precipitación (diciembre de 1999, febrero y abril de 2000) y los de menor precipitación (noviembre de 99 y octubre de 2000) colocándolas inmediatamente en cajas herméticas de aluminio.

En el laboratorio se pesaron y se introdujeron en una estufa a 105 °C por 48 horas. Se pesó nuevamente y la diferencia de peso húmedo y peso seco expresado en porcentaje representa el contenido de humedad del suelo. La siguiente fórmula permite calcular el contenido de agua en el suelo (%):

$$P_{H_2O} = ((Ph - Ps) / Ps) * 100$$

Donde:

P_{H_2O} = porcentaje de agua en el suelo.

Ph = Peso húmedo.

Ps = Peso seco.

2.3.2 Curvas de retención de humedad (Curvas pF).

Los métodos de medición del contenido de agua en el suelo se pueden clasificar en aquellos que miden el contenido total de agua, como el utilizado anteriormente, y los que miden la tensión a la cual el agua es retenida en el suelo. Para este método se utilizó la olla y el plato de presión que son equipos usados en el laboratorio para medir la relación entre tensión y contenido de humedad en el suelo. Consiste en una cámara de presión de metal conteniendo uno o varios platos porosos de cerámica apropiados para cada determinación, de manera que puedan tolerar alta presión. Sobre los platos de porcelana se colocaron anillos de goma y dentro de estos el suelo disgregado de una muestra el cual se distribuye y compacta un poco utilizando una espátula con punta doblada. Luego de ser saturadas las muestras de suelo son sometidas a diferentes presiones de N₂ o aire para extraer parte del agua retenida. El agua del suelo es extraída hasta el momento en que las fuerzas con que es retenida el agua en el suelo contrarresten la presión ejercida por el gas y que tienden a extraer el agua del suelo. En ese momento se alcanza el equilibrio y se determina gravimétricamente el contenido de agua que el suelo posee a la presión aplicada (Casanova 1996). Generalmente los valores de tensión que se aplican a las muestras de suelo van de 0 a 15 bares.

Al igual que el procedimiento anterior, se tomaron muestras de suelo en ambas parcelas a diferentes profundidades (0-15; 50-

60; 90-100; 2 replicas por cada profundidad) y se calculó el contenido de agua retenida a 1/10, 1/3 y 5 bares.

2.4 Variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases.

En el área de estudio (parcela con textura de suelo franco-arenoso y parcela con textura de suelo arcilloso-limoso) se realizaron 5 cursos diarios en cada parcela de variables microclimáticas: humedad relativa (HR), temperatura del aire (T_a) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFP); y de respuestas de las plantas: potenciales hídricos foliares (Ψ_f), conductancia estomática (Gs), transpiración (E) y asimilación de CO_2 (A). Del total de los cursos diarios 3 pertenecen a la época de mayor precipitación y 2 pertenecen a la época de menor precipitación.

En cada curso diario las mediciones de variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases se realizaron simultáneamente en horas de la mañana, mediodía y finales de la tarde en un rango comprendido entre las 9:30 y 17:00 horas.

Se seleccionaron al azar seis árboles dentro de cada parcela, tres árboles de 14 años y tres de 4 años. Se realizaron las mediciones en tres hojas expuestas y en buen estado de cada

árbol tomando en cuenta su ubicación a fin de seguir el mismo patrón en cada una de los árboles. Se registraron dos mediciones por hoja.

2.4.1 Determinación de las variables microclimáticas.

La temperatura foliar y del aire fueron determinadas usando termopares (tipo "T", Cobre-Constantan) formando dos uniones las cuales al estar a diferentes temperaturas generan un pequeño voltaje proporcional a la diferencia de temperatura entre las misma; registrándose la diferencia de voltaje en un microvoltímetro. Para la transformación de microvoltios a °C se utilizó la siguiente ecuación:

$$T (°C) = 24,88 * \text{microvoltios} + 0,224$$

Se realizaron las mediciones de temperatura foliar en tres hojas por edad, colocando los termopares en el envés de las hojas. Paralela a esta se midió la temperatura del aire registrando dos mediciones por parcela.

Para la determinación de la **humedad relativa** se colocó en el sitio de estudio a 1,5 m de altura un higrómetro - termómetro digital de lectura directa.

La diferencia de presión de vapor hoja-aire la cual es la diferencia entre la presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja y la presión de vapor ambiental, se calculó a través de la humedad relativa del ambiente y tablas de

presión de vapor de saturación (Pearcy *et al.* 1989), utilizando la fórmula:

$$DPV = P_h - (P_a * HR/100)$$

Donde:

P_h = Presión de vapor de saturación a la temperatura de la hoja (KPa).

P_a = Presión de vapor de saturación a la temperatura del aire (KPa).

HR= Humedad relativa (%).

La densidad del flujo fotónico fotosintético se determinó utilizando un sensor cuántico de la cámara Parkinson del equipo de intercambio de gases (LCA-4, the Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, Inglaterra). Estas mediciones fueron realizadas de forma simultánea con las mediciones de intercambio de gases.

2.4.2 Determinación del Potencial hídrico foliar.

Para la medición del potencial hídrico foliar se utilizó una bomba de presión de Scholander que consiste en una cámara hermética en la cual se coloca una hoja con el pecíolo hacia fuera a las cuales se aplica una presión positiva (gas nitrógeno) de manera tal de vencer la presión negativa (tensión) de la columna de agua que se encuentra en el xilema. La presión de nitrógeno es controlada mediante una válvula hasta que sea lo

suficiente para hacer retornar la columna de agua a la superficie cortada expuesta a la presión atmosférica, tomando la medición de la presión compensante mediante un manómetro integrado al aparato. Se midió el potencial hídrico a tres hojas por árbol de cacao, en las primeras horas de la mañana, durante el mediodía y a finales de la tarde, es decir, a intervalos de 2 a 3 horas entre las 9:30 y 17:00 horas.

2.4.3 Curvas Presión-Volumen.

Se elaboraron curvas presión-volumen para los meses de menor y mayor precipitación.

Estas curvas se realizaron utilizando igualmente la bomba de presión de Scholander siguiendo el método sugerido por Tyree y Hammel (1972). En el sitio de estudio se tomaron ramas de los árboles de cacao de 4 y 14 años, tanto para la parcela 1 como la 4 y se introdujeron inmediatamente en un recipiente con agua y cortadas dentro del mismo para evitar la entrada de burbujas de aire en el xilema. Las muestras fueron cubiertas con bolsas plásticas para evitar la pérdida de agua por transpiración, para ser transportadas al laboratorio donde se mantuvieron durante unas 24 horas en la oscuridad para permitir la saturación de las hojas. Después de saturadas las muestras se cortaron hojas de cada rama (4 replicas) y se determinó peso fresco, insertando luego el pecíolo de la hoja en un tapón de goma y se introdujo en la bomba de presión. Se aumentó progresivamente la presión en la

cámara hasta llegar a la presión en la cual el jugo xilemático alcanzó la superficie de corte; el valor de presión registrado es el potencial hídrico foliar. Es necesario que se despresurice la cámara lentamente para evitar daños en el tejido foliar. Se coloca la muestra al aire libre para dejarla transpirar libremente para repetir el proceso de pesado y obtención del potencial hídrico. Finalmente se obtuvo el peso seco de la muestra secando la hoja a 60 °C hasta obtener un peso constante.

Con los datos obtenidos se construyeron curvas de presión-volumen, en donde se analizó la relación entre el inverso de potencial hídrico foliar ($1/\Psi_f$) y el volumen de agua extraído a un potencial hídrico dado. Mediante curvas se pueden obtener los componentes del potencial hídrico como el potencial osmótico, tanto de saturación como en el punto de pérdida de turgor.

2.4.4 Medidas de intercambio de gases.

Las mediciones de intercambio de gases se llevaron a cabo utilizando un sistema portátil operando en "modo abierto" (sistema LCA-4, the Analytical Development Co. Ltd., Hoddesdon, Herts, Inglaterra) que consiste de una cámara foliar, una unidad de suministro de aire y un analizador infrarrojo de gases.

En el modo abierto, el material foliar se coloca dentro de la cámara por 30 segundos aproximadamente, por la cual pasa un flujo de aire controlado, con concentraciones conocidas de vapor

de agua y CO₂. Las tasas de intercambio de gases se determinan tomando en cuenta las tasas de flujo de aire, superficie de área foliar que se encuentra dentro de la cámara y de las diferencias en concentración de vapor de agua y de CO₂ del aire que entra y sale de la cámara (referencia y análisis, respectivamente).

Los cálculos de intercambio de gases se realizaron utilizando las ecuaciones de Von Caemmerer y Farquhar (1981):

Conversión de flujos volumétricos o de masa en flujo de aire.

$$f = f_v / 1000 * 1 / 22,4 * 273,15 / (273,15 + T) * p / 101,3 * 1 / 60$$

Donde:

f = flujo molar de aire (mol*s⁻¹).

f_v = flujo volumétrico del aire (cm³ min⁻¹).

22,4 = volumen en dm³ de un mol de aire en condiciones normales de presión y temperatura.

T = temperatura registrada durante la medición (°C).

p = presión atmosférica registrada durante la medición (KPa).

Cálculo de área foliar.

La cámara ADC-Parkinson a ser utilizada, tiene un área de 6.25 cm². Todas las especies estudiadas tienen hojas que cubren por completo la cámara.

Cálculo de la tasa de transpiración.

$$E = f / s * (x_o - x_e) / (1 - x_o)$$

Donde:

E = tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

x_o = fracción molar de vapor de agua a la salida de la cámara (mol mol^{-1}).

x_e = fracción molar de vapor de agua a la entrada de la cámara (mol mol^{-1}).

s = tiempo en segundos.

x_o y x_e son calculados de las presiones de vapor saturadas (es) a la temperatura foliar medida, dada la humedad relativa (HR):

$$x_o = e_s * HR / (100 * p).$$

Cálculo de la tasa de asimilación.

La fórmula básica usada es la siguiente:

$$A = f/s * \text{dif.C}$$

Donde:

dif.C = diferencia en las concentraciones de CO_2 entre los flujos de referencia y análisis (mol mol^{-1}).

Se debe aplicar una corrección por el aumento de vapor de agua por transpiración de la hoja siendo la fórmula definitiva:

$$A = f/s * \text{dif.C} * [(1 - x_e) / (1 - x_o)]$$

Cálculo de la conductancia estomática.

$$G_s = E / (X_s * T_1 - x_o)$$

Donde:

G_s = conductancia estomática ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

X_s = fracción molar de vapor de agua a saturación. Aquí se asume que la hoja este saturada con el vapor de agua a la temperatura foliar existente T_i .

Cálculo de la concentración interna de CO_2 .

$$C_i = C_o - (A * 1,6) / G_s.$$

Donde:

C_o = fracción molar de CO_2 en el aire que sale de la cámara foliar dado por $(C_e - dif.C)$, entre las medidas de referencia y diferencial ($\mu\text{mol mol}^{-1}$).

1,6 = relación de difusividad del CO_2 y el vapor de agua en el aire. La capa límite es ignorada en este cálculo simple.

2.5 Determinación del contenido de nitrógeno foliar

Con material foliar correspondiente a individuos de cada edad se obtuvieron muestras, previamente secadas y pulverizadas finamente en un molinillo, para la determinación de nitrógeno total por el método de Kjeldahl descrito por Müller (1961) de digestión ácida, destilación y titulación con HCL 0,01 N. La concentración de nitrógeno se calculó mediante la siguiente fórmula:

$$\text{mg de nitrógeno} = (T - B)N * PA$$

donde: T= ml de H_2SO_4 gastados en la valoración de la muestra.

B= ml de H_2SO_4 gastados en la valoración del blanco.

N= normalidad del H_2SO_4 .

PA= peso atómico del Nitrógeno.

Las cantidades medidas se expresaron en:

% de Nitrógeno = (mg de N/peso de la muestra en mg)*100.

Las mediciones se realizaron en muestras tomadas en cada salida de campo con la finalidad de ver la variación de la cantidad de nitrógeno foliar entre épocas.

2.6 Análisis de los datos.

Las medidas de potencial hídrico foliar y sus componentes, intercambio de gases y contenido de nitrógeno foliar fueron analizadas mediante una prueba estadística no paramétrica Mann-Whitney ($P < 0,05$). Del mismo modo, se utilizó el programa Sigma Plot Graphic Object.8 para la realización de las curvas de saturación de luz (A vs DFF). Estos dos parámetros se ajustaron a una regresión no lineal.

3. RESULTADOS

3.1 Disponibilidad estacional del agua en el suelo.

El contenido hídrico de una muestra de suelo se define generalmente como la cantidad de agua perdida al secarse a 105 °C y expresada en peso o volumen. Aún cuando es útil esta expresión debe ir acompañada de la curva de potencial hídrico de suelo (Curvas pF) debido a los distintos modos en que los suelos retienen el agua; así un porcentaje de agua que representa la saturación de un suelo arenoso resultaría demasiado seco para el crecimiento de una planta en un suelo arcilloso (Kramer 1989; Milthorpe, 1988).

La dinámica del contenido de agua en el suelo de la parcela franco-arenosa y arcillo-limosa medida a diferentes profundidades, así como su potencial hídrico se muestran en las figuras 2 y 3; anexos 3 y 4. Las diferencias significativas ($P < 0,05$) se encuentran tabuladas en anexo 13.

El contenido de agua en el suelo varía de manera significativa ($P < 0,05$), estacionalmente y entre parcelas, observándose un mayor contenido de humedad en la parcela arcillosa-limosa (P4) que incluso llega a ser el doble en los primeros centímetros de suelo al contenido de agua que posee la parcela franco-arenosa (P1) (Figura 2). También para un valor de humedad dado el agua es retenida con mayor tensión en el suelo de

la parcela 4 que en el suelo de la parcela 1 (Figura 3).

En la capa superficial del suelo se observó una oscilación estacional del contenido de agua con valores máximos de $28,64 \pm 2,38\%$ ($-0,003$ MPa, P1) y $53,24 \pm 5,72\%$ ($-0,01$ MPa, P4) lo cual corresponde a potenciales hídricos del suelo cercanos a cero y valores mínimos de $12,59 \pm 2,63\%$ y $38,63 \pm 1,70\%$ ($-0,119$ y $0,06$ MPa en la parcela 1 y 4, respectivamente). El contenido de agua en el suelo a los 50-60 cm de profundidad mostró en ambas parcelas valores similares e inclusive más bajos que el registrado a los 90-100 cm de profundidad con variaciones estacionales. A los 50-60 cm de profundidad los valores máximos fueron de $17,89 \pm 2,54\%$ ($-0,001$ MPa, P1) y $36,07 \pm 5,81\%$ ($-0,005$ MPa, P4) en la época de mayor precipitación lo que corresponde a potenciales hídricos del suelo muy cercanos a cero, mientras que en la parcela 4 se registran valores mínimos de $14,19 \pm 4,07\%$ ($-0,092$ MPa) y se observa una marcada disminución del contenido de agua en el suelo y sus potenciales hídricos en la parcela 1 con valores mínimos de $5,51 \pm 0,47\%$ ($-0,189$ MPa) en la época de menor precipitación. A los 90-100 cm de profundidad el valor máximo del contenido de agua en el suelo es de $23,67\%$ ($-0,004$ MPa, P1) y $34,30 \pm 1,48\%$ ($-0,012$ MPa, P4) en la época de mayor precipitación, con disminuciones marcadas hacia la época de menor precipitación en la parcela 1 cuyo valor mínimo es de $8,38 \pm 2,63\%$ ($-0,747$ MPa) y $24,45 \pm 0,82\%$ ($-0,03$ MPa) en la parcela 4.

En esta última parcela, la mayor retención de agua a los 90 - 100 cm de profundidad y la mayor tensión con que se ejerce en esta profundidad en comparación a los 50 - 60 cm evidencia la textura franco limosa (64,4 % de limo) y franco arenosa (53,6 % de arena) existente en los 90-100 y 50-60 cm de profundidad, respectivamente. Mientras que en la parcela 1, cuya textura de suelo a lo largo del perfil es franco-arenosa y con igual porcentaje de arena, limo y arcilla en los 50 - 150 cm de profundidad (Anexo 2) la retención de agua es mayor a los 90 - 100 cm de profundidad que a los 50 - 60 cm de profundidad, indicativo esto de un porcentaje menor de arena presente a los 90 - 100 cm de profundidad (Figura 3).

Es preciso acotar que en la parcela franco-arenosa en el mes de febrero, mes muy lluvioso, los máximos del contenido de agua en el suelo se mantienen muy próximos entre los primeros 15 cm y los 90 - 100 cm de profundidad (29 y 24%, respectivamente) lo que sugeriría que el nivel freático debe estar próximo a esa profundidad.

3.2 Cursos diarios estacionales de variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases.

De los cinco cursos diarios de variables microclimáticas, relaciones hídricas e intercambio de gases realizados en ambas parcelas se seleccionaron para el análisis dos cursos diarios contrastantes. Uno realizado el mes de febrero y otro en el mes de octubre del mismo año, meses pertenecientes a la época de mayor precipitación y menor precipitación, respectivamente. Los resultados de los restantes cursos diarios se encuentran tabulados en los anexos así como las diferencias significativas ($P < 0,05$) encontradas estacionalmente, entre parcelas y edades de los diferentes parámetros (Anexos 5, 6, 7, 8 y 14).

En la tabla 1 y en la figura 4 se presentan los valores promedios y los cursos diarios de relaciones hídricas e intercambio de gases para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años que se encuentran en la parcela 1. Las diferencias significativas ($P < 0,05$) se encuentran tabuladas en anexo 14.

Los valores de DFF son superiores en la época de mayor precipitación a partir de las 12:00 h. Los máximos valores se registran, en ambas épocas, hacia las horas del mediodía entre las 12:00-14:00 h decreciendo luego hacia finales de la tarde, excepto en los árboles de 14 años que en ese momento se registra el mayor valor ($188 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1} \pm 9,66$).

La DFF promedio que se registró en la época de menor precipitación en los árboles de 4 años es significativamente menor ($P < 0,05$) al registrado en la época de mayor precipitación (131 ± 16 y $62 \pm 4 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente); mientras que en los árboles de 14 años no se registraron diferencias significativas de DFF entre épocas ($104 \pm 16 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ época de menor precipitación; $93 \pm 12 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ época de mayor precipitación).

En la época de menor precipitación los valores de DPV a lo largo del día son superiores a los de la época de mayor precipitación. Los máximos valores, en ambas épocas, se registran a finales de la tarde entre las 14:00-16:00 h encontrando que el valor máximo en la época de menor y mayor precipitación es $1,6 \pm 0,02$ y $1,2 \pm 0,1$ KPa, respectivamente. La DPV promedio entre épocas evidencia una mayor demanda evaporativa del ambiente durante la época seca ($P < 0,05$) con valores promedios alrededor de 1,3 KPa.

En los árboles de 4 años se observa una disminución del Ψ_f hacia las horas del mediodía alcanzando en este momento los valores mínimos ($-1,45 \pm 0,09$ y $-1,47 \pm 0,2$ MPa para la época de menor y mayor precipitación, respectivamente) momento por lo general de mayor demanda evaporativa. En la época de mayor precipitación el Ψ_f mostró una recuperación hacia finales de la tarde pero no alcanzó el valor del potencial medido en horas de

la mañana. Por el contrario, en la época de menor precipitación los valores del Ψ_f a lo largo del día se mantienen por debajo de -1,38 MPa no evidenciándose una recuperación de este en horas de la tarde. En árboles de cacao de 14 años el Ψ_F disminuyó progresivamente en el transcurso de la mañana alcanzando valores mínimos en las horas del mediodía ($-1,22 \pm 0,18$ MPa en el curso de la época de mayor precipitación y $-1,67 \pm 0,23$ MPa en el curso de la época de menor precipitación). En la época de menor precipitación el Ψ_f mostró una marcada recuperación a finales de la tarde superando el valor del potencial medido en la mañana. Por el contrario, en la época de mayor precipitación no se evidencio recuperación del Ψ_f hacia el atardecer manteniendo un valor similar al medido a mediodía. Aunque es en los árboles de 14 años y en la época de menor precipitación en donde se registra el valor más negativo de Ψ_F ($-1,67 \pm 0,23$ MPa), son los árboles de 4 años los que mantienen Ψ_f más negativos a lo largo del día en esta época.

En cuanto a la Gs, se observa un decrecimiento de esta hacia las horas del mediodía entre las 12:00-14:00 h momento en que se conjuga mayor demanda evaporativa y mínimo potencial hídrico. El valor máximo de Gs tiende a presentarse a primeras horas de la mañana en los árboles de 4 y 14 años en la época de menor precipitación; mientras que en la época de mayor precipitación debido a que las mediciones comenzaron a las 11:00 h el primer

valor de Gs que se registra en esta época correspondería más al valor esperado hacia las horas del mediodía. Lo anterior se hace evidente en cacao de 4 años en donde el valor de la Gs a las 11:30 h es $66 \pm 6 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $64 \pm 7 \text{ mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ entre las 12:00-14:00 h. Los valores promedios de Gs y E presentaron diferencias estacionales significativas ($P < 0,05$). Durante la época de mayor precipitación las restricciones estomáticas fueron mayores encontrando una reducción de la Gs y E en esta época.

En la época de menor precipitación la asimilación de CO_2 tendió a seguir estrechamente a lo largo del día la marcha de la apertura estomática en donde el valor máximo de A corresponde al primer punto de la mañana, disminuyendo en horas del mediodía y recuperándose a finales de la tarde. El valor máximo de A alcanzado para esta época en cacao de 4 años fue $0,98 \pm 0,12 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $1,18 \pm 0,28 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en los de 14 años. Por el contrario, en la época de mayor precipitación la A sigue un patrón estrechamente relacionado con la DFF y los máximos en asimilación coinciden con máximos en la DFF. El valor máximo en los árboles de 4 años ($2,44 \pm 0,25 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) se registra en horas del mediodía y en los de 14 años ($1,97 \pm 0,51 \text{ } \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a finales de la tarde correspondiendo este máximo de asimilación al máximo de DFF. Los valores promedios de A son superiores en la época de mayor precipitación encontrándose diferencias estacionales significativas en árboles de 4 y 14 años ($P < 0,05$).

En la Figura 5 y en la tabla 1 se presentan los cursos diarios y valores promedios de las relaciones hídricas e intercambio de gases para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años que se encuentran en la parcela 4. Las diferencias significativas ($P < 0,05$) se encuentran tabuladas en anexo 14.

El DFF a lo largo del día en ambas épocas tuvo forma de curva parabólica registrando los máximos valores hacia las 14:00 h decreciendo luego a finales de la tarde. En la época de mayor precipitación los valores de la DFF se mantienen a lo largo del día por encima de $100 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ encontrando que en los árboles de 4 y 14 años los valores máximos fueron $212 \pm 55,19 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y $560 \pm 101,73 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente; mientras que en la época de menor precipitación los valores de la DFF no llegan a superar los $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se registraron diferencias significativas de DFF entre épocas.

Al comparar la DFF entre parcelas se aprecia que en la parcela 1 a lo largo del día no se presentan, en ninguna de las dos épocas, valores superiores a los $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, mientras que en la parcela 4 los valores máximos alcanzados a mediodía llegan o superan los $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ registrando valores de DFF cercanos a los $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Los valores de DFF promedio muestran diferencias significativas ($P < 0,05$) de radiación entre parcelas posiblemente producto de una distribución no homogénea de árboles

de Bucare y la menor presencia o incluso ausencia de árboles de Zapote en la superficie de la plantación (Bustamante 1988).

En ambas épocas, la marcha de la DPV a lo largo del día tuvo una tendencia similar a la DFF con máximos valores de DPV hacia las 14:00 h coincidiendo con máximos valores de DFF y disminuyendo a finales de la tarde. El valor máximo de DPV en la época de menor y mayor precipitación fue $1,71 \pm 0,1$ y $1,49 \pm 0,05$ KPa, respectivamente. La DPV promedio entre épocas evidencia una mayor demanda evaporativa del ambiente durante la época seca ($P < 0,05$) con valores promedios alrededor de 1,4 KPa y 0,9 KPa en la época de mayor precipitación.

En forma general, el potencial hídrico foliar disminuyó progresivamente en el transcurso de la mañana alcanzando valores mínimos hacia las horas del mediodía. Al igual que en la parcela 1 los Ψ_f son más negativos en la época de menor precipitación.

El Ψ_f en cacao de 4 años alcanza al mediodía valores mínimos de $-1,65 \pm 0,04$ y $-1,47 \pm 0,07$ MPa para la época de menor y mayor precipitación, respectivamente. En esta última época el Ψ_f mostró una recuperación hacia finales de la tarde pero no alcanzó el valor del potencial medido en horas de la mañana. Por el contrario, en la época de menor precipitación el Ψ_f mostró una recuperación a finales de la tarde superando el valor del potencial medido en la mañana. En los árboles de cacao de 14 años el Ψ_f alcanza valores mínimos en las horas del mediodía de $-1,3 \pm$

0,04 MPa en el curso de la época de mayor precipitación y $-1,53 \pm 0,11$ MPa en el curso de la época de menor precipitación. En esta última época, el Ψ_f hacia finales de la tarde mostró una recuperación total en relación al valor del potencial medido en la mañana, mientras que en la época de mayor precipitación a pesar de la recuperación del Ψ_f hacia finales de la tarde este no alcanza el valor del potencial medido en horas de la mañana.

Es importante precisar en estos cursos diarios contrastantes que en los árboles de cacao de 4 y 14 años los potenciales hídricos foliares van a presentar valores similares al compararse entre parcelas y con tendencia a ser más negativos en la época de menor precipitación; pero al compararse los potenciales hídricos entre árboles de cacao de diferente edad son las de 4 años las que presentan e incluso mantienen a lo largo del día potenciales hídricos foliares más negativos tanto en la época de mayor como en la de menor precipitación. Aunque la variación estacional del potencial hídrico foliar promedio no presenta diferencias significativas se conserva esta tendencia, en la cual los potenciales hídricos en los árboles de 4 años tienden a ser más negativos (Tabla 2).

A primeras horas de la mañana se registran los valores máximos de Gs para ambas épocas con una tendencia hacia el cierre estomático en el momento en que convergen valores máximos de DFF, DPV y bajos Ψ_f . El valor máximo de Gs encontrado para los árboles

de cacao de 4 y 14 años en la época de mayor precipitación fue de 106 ± 8 y 127 ± 8 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, respectivamente; mientras que en la época de menor precipitación fue 80 ± 8 y 74 ± 9 $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para los árboles de 4 y 14 años, respectivamente. Hacia finales de la tarde no se observa un aumento de la Gs sino la tendencia a mantener los valores medidos a mediodía o incluso disminuciones de los valores de Gs. Los valores promedios de Gs y E presentaron diferencias estacionales significativas ($P < 0,05$). Durante la época de mayor precipitación las restricciones estomáticas fueron mayores presentándose una reducción de la Gs y E en esta época (Tabla 1).

En ambas épocas la asimilación de CO_2 sigue un patrón estrechamente relacionado con la DFF y los máximos en asimilación coinciden con máximos en la DFF. En los árboles de 4 años los valores máximos de asimilación fueron $1,96 \pm 0,33$ y $1,49 \pm 0,23$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la época de mayor y menor precipitación, respectivamente. En los árboles de 14 años los valores máximos de asimilación son ligeramente superiores, $2,40 \pm 0,24$ y $1,78 \pm 0,29$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la época de mayor y menor precipitación, respectivamente. Aunque en ambas épocas se observó una caída en la tasa de asimilación hacia finales de la tarde, en la época de menor precipitación fue más pronunciada con valores de A que no superaron los $0,1$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en los árboles de 4 años y $0,5$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en los de 14 años. Al igual que en la parcela 1 los valores

promedios de A son superiores en la época de mayor precipitación encontrándose diferencias estacionales significativas ($P < 0,05$).

3.3 Variación del potencial hídrico foliar y sus componentes.

En la tabla 2 y la figura 6 se presenta la variación estacional del potencial hídrico foliar y de sus componentes obtenidos a partir de las curvas presión-volumen, los cuales se utilizan como indicadores de la capacidad de osmoregulación de los tejidos vegetales. Las diferencias significativas ($P < 0,05$) se encuentran tabuladas en anexo 14.

El mantenimiento de la turgencia está asociada a bajos potenciales osmóticos permitiendo que algunas especies de plantas se adapten al estrés hídrico cuando los potenciales hídricos declinan (Jones y Turner 1980 citado por Premachandra y Joly 1991; Morgan 1984; Goldstein *et al.* 1989; Lambers 1998).

El potencial hídrico foliar promedio, el potencial hídrico foliar máximo (indicativo del estatus hídrico de la planta) y el potencial hídrico foliar mínimo mostraron una disminución estacional, aunque no significativa, registrándose valores más negativos en la época de menor precipitación (Tabla 2).

Al observar en la figura 6 la variación del potencial hídrico foliar mínimo y del potencial hídrico en el punto de pérdida de turgor se observa que estos tienden a decrecer en los meses de febrero y/u octubre. Sin embargo, este decrecimiento no

fue suficiente ya que se presentó en horas de mayor demanda evaporativa pérdida de turgencia en los meses de la época de menor precipitación. En el mes de octubre el Ψ_{\min} de las plantas de 4 y 14 años que se encuentran en la parcela 1 y 4 alcanzan o superan el valor del potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor y en el mes de noviembre (mes de transición) la pérdida de turgor se presenta solamente en las plantas de 4 años que se encuentran en la parcela 1.

En la parcela 1 y en la época de mayor precipitación los árboles de cacao de 14 años presentan Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0 más negativos que los árboles de 4 años ($P < 0,05$). Aunque no se encuentran diferencias significativas en los valores promedios del Ψ_{π}^0 estos tienden a ser menores (más negativos) en la época de mayor precipitación.

3.4 Respuesta de la conductancia estomática (Gs) a cambios en el potencial hídrico foliar (Ψ_f), déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF).

Para el estudio de estas relaciones se agruparon los tres cursos diarios correspondientes a la época de mayor precipitación: diciembre, febrero y abril y dos cursos diarios correspondientes a la época de menor precipitación: noviembre y octubre.

A fin de determinar si existe un efecto importante del Ψ_f , DPV y DFF sobre la respuesta estomática es necesario observar las relaciones entre estas variables.

3.4.1 Relación entre conductancia estomática (Gs) y potencial hídrico (Ψ_f).

En la figura 7 no se observa una respuesta estomática a disminuciones del potencial hídrico foliar, lo que podría sugerir que el potencial hídrico no influye directamente sobre la conductancia estomática.

En la relación entre Gs y Ψ_f que se aprecia en el diagrama de dispersión construido con los promedios por hora de los diferentes cursos diarios estacionales muestra que no ocurre cierre estomático aún cuando se alcanzaron valores de Ψ_f de -1,7 MPa.

3.4.2 Relación entre conductancia estomática (Gs) y déficit de presión de vapor hoja-aire (DPV).

En la figura 8 se presentan los diagramas de dispersión de la relación entre la conductancia foliar y los cambios en el DPV correspondientes a los valores promedios de ambas variables en los diferentes cursos diarios estacionales. No se encontró una buena correlación entre las variables.

Un incremento en la demanda evaporativa debido a disminuciones de la humedad relativa del aire ocasionaría cambios en la resistencia estomática, la cual se incrementa con disminuciones en la humedad relativa (Balasimha 1999). Sin embargo, en los resultados no se observa en ninguna de las dos épocas un cierre progresivo de los estomas con el aumento de DPV aún existiendo diferencias significativas ($P < 0,05$) estacionales en el DPV. Tampoco se observa un valor umbral por encima del cual se produzca un cierre estomático.

3.4.3 Relación entre conductancia estomática (Gs) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF).

El comportamiento de la Gs frente a la DFF sigue un patrón similar al de asimilación (A), una curva de saturación. Sin embargo en los resultados obtenidos no se presenta tal comportamiento y no se detectó ninguna correlación entre estas variables.

3.5 Efecto de la Densidad del Flujo Fotónico Fotosintético (DFF) sobre la tasa de asimilación de CO₂ (A).

La relación captación luminosa y fotosíntesis neta sigue una curva de saturación identificándose en esta el punto de compensación lumínica que indica la intensidad luminosa a la cual la fotosíntesis está en equilibrio con la respiración (el intercambio neto de CO₂ es de cero) seguida por una zona inicial donde existe una proporcionalidad entre la radiación disponible y el rendimiento fotosintético hasta alcanzar el punto de saturación lumínica. En este último punto el incremento de radiación ya no causa incremento en la fotosíntesis y la velocidad en la fijación de CO₂ no queda limitada por procesos fotoquímicos sino a través de los enzimáticos y del suministro de CO₂ (Salisbury y Ross 1994).

Al analizar el efecto de la DFF sobre la A no se observó diferencias muy claras en las curvas de saturación de luz entre la época de mayor y menor precipitación a pesar de encontrar diferencias significativas entre épocas para ambas variables, razón por la cual las curvas de saturación de luz se realizaron con los datos de ambas épocas encontrando valores altos de r^2 .

En las curvas de saturación representadas en la figuras 9 y en la tabla 3 se observa que, en ambas edades y parcelas, un alto porcentaje de los valores de asimilación corresponden a

radiaciones entre 20 a 100 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ con respuestas fotosintéticas que se saturan a irradiancias menores a 300 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y sus puntos de compensación lumínica se ubican entre 0,5 y 1,5 % de la luz diurna total.

En los árboles de 4 años, en ambas parcelas, el punto de saturación lumínica se encuentra entre los 150-250 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con valores de A_{max} de $4,64 \pm 0,47$ y $5,24 \pm 0,47$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y puntos de compensación de luz de $16,01 \pm 3,22$ y $24,18 \pm 3,34$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para la parcela 1 y 4, respectivamente. Los árboles de 14 años de la parcela 1 y 4 mostraron puntos de saturación de luz alrededor de los 150-200 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, con valores de A_{max} de $2,65 \pm 0,37$ y $4,92 \pm 0,41$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y puntos de compensación de luz de $9,40 \pm 4,35$ y $20,58 \pm 4,39$ $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para la parcela 1 y 4, respectivamente.

En general, los valores de A_{max} tienden a ser similares entre los árboles de cacao de 4 y 14 años de ambas parcelas, excepto en los árboles de 14 años de la parcela 1 los cuales presentan el valor más bajo de A_{max} . En el rendimiento cuantico aparente, que corresponde a la pendiente inicial de la curva de saturación de luz, así como la respiración a oscuridad mantienen valores similares entre los árboles excepto en los de 14 años de la parcela 1 en que ambos tienden a disminuir.

Tabla 3. Parámetros relacionados con la tasa de asimilación obtenidos a partir de la curva A vs DFF: respiración oscuridad ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), punto de compensación de luz ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), eficiencia cuántica y asimilación máxima ($\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) a $1500 \mu\text{mol}$ de fotones $\text{m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Se presentan medias \pm ES.

Edad/ Parcela	Respiración oscuridad	Punto de compensación	Eficiencia cuántica	Asimilación máxima
4 años P1	$0,53 \pm 0,08$	$16,01 \pm 3,22$	0,016	$4,64 \pm 0,47$
14 años P1	$0,29 \pm 0,03$	$9,40 \pm 4,35$	0,012	$2,65 \pm 0,37$
4 años P4	$0,73 \pm 0,10$	$24,18 \pm 3,34$	0,017	$5,24 \pm 0,47$
14 años P4	$0,53 \pm 0,10$	$20,58 \pm 4,39$	0,015	$4,92 \pm 0,41$

3.6 Eficiencia en el uso de agua (A/E) y eficiencia intrínseca en el uso de agua (A/Gs).

La eficiencia en el uso del agua (EUA) la definimos como la cantidad de CO₂ fijado por cantidad de agua perdida (tasa de asimilación de CO₂ dividida entre tasa transpiratoria). Para comparar la eficiencia en el uso del agua entre diferentes especies es conveniente utilizar una expresión que permita eliminar el efecto de los factores externos sobre la transpiración. Para esto se utiliza el concepto de eficiencia intrínseca en el uso del agua (EIUA), la cual se define como la cantidad de CO₂ asimilado para una dada conductancia estomática (A/Gs).

La conjunción de tasas de asimilación bajas con valores altos de apertura estomática y transpiración determinaron una baja EUA y EIUA en la época de menor precipitación en comparación con la de mayor precipitación (Tabla 4). A su vez, se registra una baja EUA y EIUA en los árboles de cacao que se encuentran en la parcela 1 con respecto a los de la parcela 4, encontrando diferencias significativas ($P < 0,05$; anexo 14) sólo durante la época de mayor precipitación para los árboles de 4 años (EUA: $3,08 \pm 0,24$ y $4,26 \pm 1,26$ mmolCO₂/mol H₂O; EIUA: 50 ± 4 y 40 ± 4 μ molCO₂/mol H₂O para la parcela 1 y 4, respectivamente) mientras que en los árboles de 14 años sólo durante la época de menor

precipitación (EUA: $0,96 \pm 0,1$ y $1,28 \pm 0,12$ mmolCO₂/mol H₂O; EIUA: 20 ± 3 y 25 ± 3 μmolCO₂/mol H₂O para la parcela 1 y 4, respectivamente). No se presentan diferencias significativas entre árboles de 4 y 14 años que se encuentran en una misma parcela, excepto en la parcela 4 y sólo durante la época de menor precipitación (EUA: $0,83 \pm 0,09$ y $1,28 \pm 0,12$ mmolCO₂/mol H₂O; EIUA: 16 ± 2 y 25 ± 3 μmolCO₂/mol H₂O para los árboles de 4 y 14 años respectivamente).

Tabla 4. Eficiencia en el uso del agua (A/E, mmol CO₂/mol H₂O) y eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/Gs, μmol CO₂/mol H₂O) para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Se presentan medias ± ES. (Diferencias significativas estacionales, entre parcelas y edad del árbol tabuladas en anexo 14).

Edad / Parcela	Época	A/E	A/Gs
4 años P1	Menor precipitación	$0,81 \pm 0,14$	15 ± 3
	Mayor precipitación	$3,08 \pm 0,24$	50 ± 4
14 años P1	Menor precipitación	$0,96 \pm 0,12$	20 ± 3
	Mayor precipitación	$2,76 \pm 0,23$	44 ± 4
4 años P4	Menor precipitación	$0,83 \pm 0,09$	16 ± 2
	Mayor precipitación	$4,26 \pm 1,26$	40 ± 4
14 años P4	Menor precipitación	$1,28 \pm 0,12$	25 ± 3
	Mayor precipitación	$3,65 \pm 1,30$	43 ± 4

3.7 Contenido de nitrógeno foliar.

La maquinaria fotosintética constituye más de mitad del nitrógeno foliar, y por lo tanto la asimilación de carbono está marcadamente afectado por la disponibilidad de nitrógeno (Lambers 1998).

De acuerdo al criterio establecido por Loué (1961) y Murray (1967) (citados por Braudeau 1970; Wood y Lass 1985) el contenido de nitrógeno foliar en los árboles de cacao de 4 y 14 años que se encuentran en ambas parcelas es similar a los niveles moderadamente deficientes o bajo (1,80-2,00), y severamente deficientes o deficiente ($< 1,80$) que se registra en la época de menor precipitación (Tabla 5).

Aunque los valores del contenido de nitrógeno foliar tienden a ser superiores en los árboles de 4 años y en la época de mayor precipitación no se encontraron diferencias significativas (Anexo 14) al comparar el contenido de Nitrógeno foliar entre árboles de diferente edad, parcelas ni entre épocas.

Tabla 5. Media del contenido de Nitrógeno foliar en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación. Se presentan medias \pm ES. (Diferencias significativas estacionales, entre parcelas y edad del árbol tabuladas en anexo 14).

Edad / Parcela	Época	N
4 años P1	Menor precipitación	1,86 \pm 0,06
	Mayor precipitación	2,11 \pm 0,08
14 años P1	Menor precipitación	1,69 \pm 0,05
	Mayor precipitación	1,93 \pm 0,12
4 años P4	Menor precipitación	1,77 \pm 0,13
	Mayor precipitación	2,16 \pm 0,20
14 años P4	Menor precipitación	1,68 \pm 0,10
	Mayor precipitación	2,00 \pm 0,10

4. DISCUSION

4.1 Agua en el suelo.

Variaciones en la distribución de la precipitación a lo largo del año afecta el rendimiento del cacao en mayor grado que otros factores climáticos tanto por su falta como por su exceso, por tanto el patrón de la precipitación mensual es más importante que el total anual (Alvim 1981 citado por Joly 1987; Joly y Hahn 1989; Enríquez 1987; Alvim 1977; Braudeau 1970; Wood y Lass 1985; Balasimha et al. 1991; Balasimha 1999). De este modo, el contenido de agua en el suelo está relacionado con la variabilidad y cantidad de la precipitación así como por las características intrínsecas del material de suelo, y la disponibilidad de agua para la planta depende de la cantidad de agua almacenada en el suelo y sus relaciones con los potenciales hídricos del suelo (Lambers 1998).

De los resultados en cuanto a la disponibilidad del agua en el suelo se observa que la dinámica del contenido de agua en el suelo de la plantación de cacao Porcelana refleja el patrón de la distribución de las precipitaciones. Al considerar las variaciones de este en cada horizonte encontramos valores altos en los primeros centímetros de suelo superiores a la capacidad de campo y equivalentes a potenciales hídricos de $-0,01$ MPa o aún menores que representan un estado de saturación hídrica o cercano

a la saturación hídrica en la época de mayor precipitación. Si se compara la retención de humedad entre parcelas, se observa que valores inferiores del contenido de agua en el suelo de la parcela franco-arenosa que representa un estado de saturación hídrica o cercano a esta en la época de mayor precipitación que para la parcela arcillo-limosa representa valores a capacidad de campo o próximos a este valor en ambas épocas. Plantea Pla (1983) que valores de retención de humedad a 1/10 bar superior a 25% si la diferencia con el correspondiente a 1/3 de bar es superior a 10% los problemas de excesiva humedad y reducida aireación sólo se presentarían si hay limitaciones en el drenaje interno del perfil del suelo. Lo anterior es preciso mantenerlo presente debido a los altos valores de retención de humedad encontrados especialmente en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso.

El árbol de cacao tolera periodos cortos de completa saturación, pero si permanecen los suelos saturados de agua por prolongado tiempo la condición anaerobia impide la formación de nuevas raíces y la toma de nutrientes. Después de periodos de alta pluviosidad si el árbol permanece sumergido hasta la base del tallo comienza a mostrar signos de estrés en pocos días muriendo en una semana (Braudeau 1970; Wood y Lass 1985).

Cadima y Alvim (1972) durante 5 años estudian la producción anual de cacao (Kg/ha) en áreas mal y moderadamente drenadas encontrando que el factor drenaje y el exceso de lluvia en

algunos años es el responsable directo de la disminución de la producción en un 60%. Del mismo modo, estudios realizados sobre algunos factores de suelo asociados con la producción del cacaotero resulta de observar una falta de uniformidad en la producción de las plantaciones de cacao, encontrando áreas de buena producción al lado de áreas de baja producción que producen dos o tres veces menos que las áreas buenas. Al parecer, aunque la composición química del suelo contribuye en las diferencias de productividad esto no parece tener la misma importancia de los factores físicos relacionados más directamente con el crecimiento de las raíces (Cadima y Alvim 1973). Al igual que estos autores, encontramos que en los registros de producción anual de cacao (mazorcas/ha) en la estación de Corpozulia se observa una caída del 50% de la producción de cacao en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso en comparación con la parcela que presenta textura de suelo franco-arenoso, lo cual indica que no se podría descartar que factores físicos del suelo podrían estar asociados a la caída de la productividad en la parcela con textura arcillosa-limosa.

Solamente es en la época de menor precipitación y en la parcela franco-arenosa que se presentan potenciales hídricos que alcanzan los $-0,2$ MPa, específicamente en el mes de octubre, estimando que del total de agua aprovechable que se encuentra en los primeros centímetros de profundidad el 60% está retenido entre $-0,033$ y $-0,2$ MPa y el 40% restante entre $-0,2$ y $-1,5$ MPa.

En los períodos de baja pluviosidad el árbol de cacao muestra cambios en las relaciones hídricas cuando la humedad del suelo cae entre 60-70% del agua disponible afectando la sequía procesos fisiológicos que conducen a la reducción del rendimiento del cultivo, requiriéndose solamente cortos periodos de sequía para estimular la floración (Braudeau 1970; Alvim *et al.* 1974 y 1977; Balasimha 1999).

4.2 Variación del potencial hídrico foliar y sus componentes.

En los resultados encontrados con respecto a los Ψ_f se observa que parámetros como el potencial hídrico foliar promedio, máximo y mínimo aunque tienden a ser más negativos en la época de menor precipitación estos cambios estacionales no son significativos, lo que sugiere que en ausencia de estrés hídrico la regulación del balance hídrico de los árboles de cacao no estaría limitada por la disponibilidad de agua del suelo. Sin embargo, el Ψ_f durante todos los cursos diarios disminuye progresivamente desde las primeras horas de la mañana hacia el mediodía momento en el cual se registran valores mínimos (más negativos) de Ψ_f . Además, en los diferentes cursos diarios de potencial hídrico foliar realizados en la época de menor y mayor precipitación se observa que el Ψ_{\min} supera el Ψ_{π}^0 solamente en los meses de mayor demanda evaporativa (noviembre y octubre) y aunque

ocurre una disminución en la conductancia estomática esta no fue suficiente para impedir o disminuir las pérdidas de agua por transpiración la cual se incrementan en horas del mediodía. De este modo encontramos que los menores valores de Ψ_{\min} encontrados en la época de menor precipitación en los árboles de 4 y 14 años (-1,65 y -1,67 MPa, respectivamente) son ligeramente más negativos a los valores de Ψ_{\min} encontrados en cacao a plena exposición solar por Gómez (2003) en variedad Guasare (-1,54), Azocar *et al.* (1999) y Barrera (2006) en variedad Porcelana (-1,62 y -1,50 MPa, respectivamente).

Los efectos de la tasa de transpiración sobre los potenciales hídricos foliares son bastante variables. La resistencia hidráulica de una planta puede ser tal que a una tasa transpiratoria dada podría causar la caída del potencial hídrico foliar (Farquhar y Sharkey 1982) y de experimentar las raíces un estado de anaerobiosis, la resistencia hidráulica se incrementaría. Joly y Hahn (1989) encuentran en plantas juveniles de cacao variedad Amazónico y Trinitario sometidas a déficit hídrico que la caída en los potenciales hídricos foliares se debe a la fuerte dependencia a la tasa de transpiración siendo la magnitud de la caída controlada en parte por la resistencia al flujo del agua y la magnitud de las limitaciones hídricas. Sena y Kozlowski (1987) encuentran en un trabajo realizado en juveniles de cacao variedad Común que la transpiración está menos vinculada

a la apertura estomática que a la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire. Alvim *et al.* (1974) encuentra en ausencia de estrés hídrico diferencias importantes en el Ψ_f de las hojas de cacao a plena exposición solar y bajo sombra. Con el decrecimiento de la humedad relativa del aire los Ψ_f se hacen más negativos lo que demuestra que las variaciones diurnas de Ψ_f en las hojas de cacao son mucho más dependientes de la HR del aire que de la disponibilidad de agua del suelo. El contenido de agua en el suelo toma importancia en el balance hídrico de las plantas de cacao cuando ocurren períodos prolongados de sequía. En el caso de las plantaciones de cacao de Corpozulia, la provisión de agua no parece ser un factor limitante considerándose la alta precipitación y la casi ausencia de un período seco.

En la época de mayor precipitación se observa una disminución de los valores promedios del punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0) el cual tiende a ser más negativo (no obstante no se encuentran diferencias significativas entre épocas) en esta época, momento en que se presentan suelos saturados de agua. Además, en la parcela con textura de suelo franco-arenoso los árboles de cacao de 14 años presentan en esta época diferencias estadísticas significativas ($P < 0,05$) en cuanto a los valores promedios de Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0 los cuales resultan ser más negativos en comparación con los árboles de 4 años.

Sellin (2001) encuentra en árboles de *Picea abies* creciendo en suelos saturados de agua que estos presentan ajustes osmóticos como un mecanismo que permite tolerar bajos potenciales hídricos foliares a causa de un incremento de la resistencia interna al flujo del agua.

Valores más negativos en los componentes del potencial hídrico foliar obtenidos en nuestros resultados podrían ser reflejo de un ajuste osmótico para mantener parcialmente el turgor de los tejidos posiblemente producto del estrés hídrico por exceso de humedad en el suelo.

Los suelos saturados de agua provocan respuestas metabólicas similares al de las plantas que se encuentran bajo déficit hídrico encontrando en estas marchitamiento, acumulación de ABA y cierre de los estomas (Alvim 1977; Lambers 1998; Farquhar y Sharkey 1982). En nuestro estudio encontramos que en la época de mayor precipitación los valores promedios de Gs en árboles de 4 años de la parcela con textura de suelo arcillosa-limosa y los árboles de 14 años de la parcela con textura de suelo franco-arenosa son significativamente menores ($P < 0,05$) a los encontrados en la época de menor precipitación, siendo los valores de Gs en los árboles de 14 años los más bajos registrados, seguidos por los valores promedios de Gs encontrados en los árboles de 4 años de la parcela con textura de suelo arcillosa-limoso en esta misma época. En investigaciones llevadas a cabo por Sena y Kozlowski (1986) en plantas juveniles de cacao en suelos inundados y por

Kozlowski (1997) en diferentes especies de plantas leñosas encuentran que estas plantas a menudo cierran sus estomas aún cuando las hojas no se encuentran bajo estrés hídrico sino que son las raíces las que están siendo estresadas (Davies *et al.* 1986 y Schulze 1986 citados por Salisbury y Ross 1994).

Posiblemente los árboles de 14 años de la parcela con textura de suelo franco-arenoso y los árboles de 4 años de la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso: los primeros con una distribución vertical de raíces más uniforme y un sistema radical más profundo y los segundos con una proporción mayor de raíces laterales en los primeros treinta centímetros de suelo, se estarían viendo afectados por un exceso de humedad del suelo ya que en la parcela con textura de suelo franco-arenoso durante la época de mayor precipitación el nivel freático se presenta próximo a los 90 - 100 cm de profundidad y en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso el contenido de de agua en los primeros centímetros de suelo llega a ser el doble al contenido de agua en el suelo que posee la parcela franco-arenosa además de ser el agua retenida con mayor tensión en este suelo.

Los resultados encontrados por los diferentes investigadores referente a la respuesta de las plantas en suelos saturados o inundados y específicamente la respuesta de la Gs es variada. Algunos investigadores sugieren que es cierre estomático está asociado al decrecimiento de la conductividad hidráulica (Andersen *et al.* 1984b; Davies y Flores 1986a citados por

Kozlowski 1997), mientras que otros sostienen que el cierre estomático no es inducido por el estrés hídrico en la hoja a causa del decrecimiento de la conductividad hidráulica ya que diversas investigaciones indican que el cierre estomático no está asociado con la deshidratación de la hoja (Pereira y Kozlowski 1977; Tang y Kozlowski 1982a citados por Kozlowski 1997).

A pesar que diversos estudios señalan que el cierre estomático puede resultar de una señal hormonal transmitida desde las raíces estando el ABA implicado en el cierre de los estomas de las plantas creciendo en suelos saturados o inundados (Kozlowski 1997) en nuestros resultados, posiblemente incrementos de ABA a nivel de la lámina foliar esté provocando cierre de los estomas debido a problemas en la conductividad hidráulica creándose una respuesta "feedforward" de los estomas. Lo anteriormente planteado se daría en forma transitoria ya que no se encuentran marchitamiento ni caída de las hojas de los árboles de la plantación de cacao.

4.3 Respuesta de la conductancia estomática a los diferentes parámetros.

Entre los factores externos que influyen en la apertura y cierre estomático se encuentran la densidad del flujo de fotones, DPV, temperatura y contenido de agua en suelo (Jones 1998 citado por García 2003; Salisbury y Ross 1994; Lambers 1998).

Estudios sobre estrés hídrico en cacao reportan que la Gs decrece rápidamente una vez que los potenciales hídricos foliares caen más allá de los -1,5 MPa (Hutcheon 1977 citado por Joly 1987; Balasimha 1999) lo cual contrasta con los resultados obtenidos en los que no se observó una relación definida entre la conductancia estomática y los potenciales hídricos foliares. En los diagramas de dispersión ambas variables no evidencian ningún tipo de relación aunque a nivel diario y en horas de máxima demanda evaporativa se produjeron fluctuaciones marcadas de los potenciales hídricos foliares sobre todo en la época de menor precipitación en donde los potenciales hídricos foliares mínimos alcanzan o superan el punto de pérdida de turgor.

Del mismo modo no se observó una relación definida en los diagramas de dispersión entre la conductancia estomática y la DFF. Sin embargo, se observa que los valores promedios de Gs se incrementan en la parcela arcillosa-limosa en donde se registran mayores valores de DFF. Esta respuesta es similar a la conseguida por autores como Raja Harun y Hardwick (1986) que en plantas

juveniles de cacao variedad Amelonado creciendo bajo condiciones controladas reporta un incremento de la apertura estomática con un incremento de la intensidad de luz que conlleva a un incremento en la tasa fotosintética; Thomas y Balasimha (1992) reporta que la apertura estomática ocurre en respuesta al incremento de la DFF. Igualmente, en los diagramas de dispersión no se observó una relación definida entre la conductancia estomática y el DPV siendo este resultado contrario a los conseguidos por Sena *et al.* (1987) que encuentra en juveniles de cacao variedad Catongo una respuesta directa de los estomas a la humedad del aire y estudios sobre la influencia de los factores ambientales en la fotosíntesis de árboles de cacao en condiciones de campo llevados a cabo por Balasimha *et al.* (1991) señala una reducción de la Gs en respuesta al incremento del DPV durante la época seca.

Los valores de Gs reportados por Balasimha *et al.* (1991) se encuentran entre 90 y 225 $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ en la época seca y húmeda, respectivamente. Igualmente Barrera (2006) durante la época húmeda encuentra valores de Gs cercanos a 240 $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (40% de luz) mientras que en la época seca los valores son cercanos a 90 $\text{mmolm}^{-2}\text{s}^{-1}$ (60% de luz).

4.4 Eficiencia en el uso del agua.

El cociente entre la tasa de asimilación de CO₂ y la tasa de pérdida de agua por transpiración aumenta cuando disminuye la disponibilidad de agua del suelo (Salisbury y Ross 1994).

Rada *et al.* (2005) reportan un incremento en la eficiencia del uso del agua cuando el déficit hídrico se intensifica. Por el contrario, Joly y Hahn (1989) reportan que la eficiencia en el uso del agua en juveniles de cacao bajo períodos de déficit hídrico no se incrementa cuando el déficit se intensifica.

En nuestro estudio se observa que durante la época de mayor precipitación hay un aumento de la eficiencia en el uso del agua debido a un posible estrés hídrico por exceso de humedad que debe estar afectando el sistema radical de los árboles con lo cual disminuye la capacidad de extraer agua del suelo; la misma tendencia se observó en la EIUA.

La tendencia al cierre estomático registrado en la época de mayor precipitación y más pronunciadamente en los árboles 14 años de la parcela con textura de suelo franco-arenoso y los árboles de 4 años de la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso tiene mayor impacto sobre la tasa de transpiración que sobre la tasa de asimilación de CO₂ favoreciendo el incremento en la eficiencia en el uso del agua.

Estos resultados sostienen que las plantas son capaces de tener un control de la Gs que le permita alcanzar una máxima EUA

mientras que al mismo tiempo tratan de mantener una tasa fotosintética relativamente alta (Cowan 1977 citado por Farquhar y Sharkey 1982).

4.5 Respuesta fotosintética.

El comportamiento de la curva de saturación de luz es similar al de otras especies de plantas en donde la fotosíntesis se incrementa linealmente a baja intensidad de luz y alcanza un *plateau* a mayores niveles de luz (Raja Harun y Hardwick 1986).

Las características fotosintéticas que presentan las plantas de sombra son similares: la asimilación máxima de CO₂ varía entre 1 y 5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y la saturación de luz ocurre entre 200 y 500 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Chazdon *et al.* 1986; Press *et al.* 1996 citado por Gómez 2003). En nuestros resultados se aprecia que los valores de A_{max} están dentro de este rango obtenido para plantas de sombra. Los valores máximos de asimilación obtenidos en los diferentes cursos diarios de asimilación en la época de mayor precipitación se encuentran dentro del reportado para plantas de cacao bajo sombra por Azocar *et al.* (2002) en cacao variedad Porcelana (2,5 - 3,5 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (citado por Gómez, 2003), Raja Harun y Hardwick (1986) en cacao variedad Amelonado (3,89 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y Gómez (2003) en cacao variedad Guasare (3,4 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$). Por otra parte, el punto de saturación de luz tanto en los

árboles de 4 como de 14 años de ambas parcelas tienden a ser inferiores a los reportados por Joly (1987); Deng *et al.* (1990); Joly y Hahn (1989) (citado por Deng *et al.* 1990); Raja Harun y Hardwick (1986) y Balasimha *et al.* (1991) que encuentran que el punto de saturación lumínica es a $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Se esperaba que variaciones en el contenido de nitrógeno foliar se reflejara o afectara la tasa de asimilación de CO_2 . Sin embargo, no se encontró relación entre estas dos variables. No obstante, cabe destacar las disminuciones en el rendimiento cuantico aparente en los árboles de 14 años de la parcela con textura de suelo franco-arenoso. Las plantas de sombra regulan su actividad fotosintética disponiendo de menor cantidad de Rubisco al mismo tiempo que incrementan la producción de pigmentos captadoras de luz que permite hacer uso de toda la cantidad de luz incidente en ellas (Salisbury y Ross 1994) y el rendimiento cuantico aparente puede variar debido a diferencias de la concentración de clorofila por unidad de área foliar (Lambers 1998). Los valores de nitrógeno encontrados en nuestros resultados son muy bajos y la disponibilidad de este nutriente podría jugar un rol importante en esta respuesta.

La asimilación de CO_2 tanto promedio como los valores máximos encontrados en los diferentes cursos diarios de asimilación de CO_2 en los árboles de 4 y 14 años tienden a ser mayores en la época de mayor precipitación presentándose

diferencias significativas estacionales ($P < 0,05$). Por otra parte, los menores valores en la A en la época de menor precipitación están asociados a la menor radiación existente en esta época.

Los valores de la relación C_i/C_a se encuentran dentro del rango de valores característicos las plantas C_3 0,80 - 0,88 reportados igualmente por Balasimha *et al.* (1991) y Thomas y Balasimha (1992). La relación C_i/C_a fue mayor durante la época de menor precipitación ($P < 0,05$) indicando posibles limitaciones estomáticas durante la época de mayor precipitación momento en que se encuentran suelos saturados con agua acompañado de una disminución de la conductancia estomática que podría estar limitando el abastecimiento de CO_2 . Sin embargo, resalta el hecho de encontrar mayores valores de asimilación, tanto en los árboles de 4 como en los de 14 años, en la época de mayor precipitación.

Farquhar y Sharkey (1982) encuentran que el rol de los estomas es minimizar la pérdida de agua en la planta mientras que la ganancia de carbono solo se limita marginalmente, siendo la limitación de los estomas a la fotosíntesis usualmente ligera.

En general, los árboles de cacao Porcelana de 4 y 14 años a lo largo de los cursos diarios de relaciones hídricas e intercambio de gases presentan respuestas similares en los diferentes parámetros. Durante la época de mayor precipitación, en la que existe cierto nivel de estrés hídrico por exceso de humedad, ambos disminuyen sustancialmente la G_s y E ; además, se

observan ajustes en los componentes del Ψ_f (Ψ_{π}^{100} y Ψ_{π}^0) y aumento de la EUA lo que responde parcialmente a las hipótesis planteadas.

En la época de menor precipitación no se presentan condiciones más favorables en relaciones hídricas e intercambio de gases marcadas al comparar los árboles sembrados en diferentes parcelas, incluso existe un ligero aumento de la EUA en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso en comparación con la parcela con textura de suelo franco-arenoso. Lo anterior no se corresponde con la hipótesis expuesta.

Aunque el trabajo desarrollado no tiene por objetivo el estudio del rendimiento de la productividad de los árboles de cacao resalta el hecho de observar en los cursos diarios de relaciones hídricas e intercambio de gases llevados a cabo que si bien se encuentran diferencias estacionales en los diferentes parámetros, estas no permiten explicar la fuerte caída en la productividad de la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso, incluso encontrando mayores valores de radiación en esta parcela que conlleva a mayores valores de A. Sin embargo, se observa que los costos respiratorios en esta parcela se incrementan invirtiéndose parte del carbono asimilado en compensarlo y posiblemente solo una porción modesta es utilizada para el aumento de biomasa. Otras posibles respuestas se encuentran en los estudios sobre el rendimiento del cultivo de

cacao que señalan que los principales factores que determinan el rendimiento son: a) Cambios en los patrones de distribución de asimilados entre el fruto y otras partes de la planta b) la arquitectura del dosel y la intercepción de luz influyen en el rendimiento del cultivo y el tipo de poda a realizarse debe orientarse a obtener un óptimo del índice de superficie foliar, incrementando de este modo la intercepción y penetración de la luz a través del árbol (Alvim 1977; Thomas y Balasimha 1992; Lawlor 1995; Hadley y Pearson 1996). Del mismo modo, entre los factores climáticos que más influyen en el crecimiento y producción de cacao se encuentra la precipitación. En la plantación de cacao Porcelana se observa la ausencia de una estación seca y destaca el hecho de observar en la parcela con textura de suelo arcilloso-limoso sólo ligeras disminuciones en el contenido de humedad, mientras que el árbol de cacao requiere de cortos períodos de sequía para estimular la floración (Alvim *et al.* 1974 y 1977; Balasimha 1999). Por lo tanto, no se podría descartar que la abundante precipitación y problemas a nivel del suelo pudieran ser factores limitativos en la producción de cacao como lo reportan Cadima y Alvim (1972) y Cadima y Alvim (1973) en los trabajos mencionados anteriormente.

5. CONCLUSIONES

A pesar de observar disminuciones en la humedad ambiental y en el suelo, no existe una época de menor precipitación marcada en términos de disponibilidad de agua que afecte las relaciones hídricas y el intercambio de gases.

En la época de mayor precipitación se observa un mayor cierre de los estomas causado posiblemente por un estrés hídrico por exceso de humedad que esté afectando el sistema radical de los árboles de cacao de 4 y 14 años de edad, y en caso de encontrarse limitada la asimilación de CO_2 es solo marginalmente con lo cual la concentración interna de CO_2 no se ve altamente afectada.

La mayor apertura estomática con incrementos de la intensidad de luz se hace presente al compararse la G_s entre parcelas.

En general, los árboles de 4 y 14 años tienen comportamientos y respuestas similares en cuanto a relaciones hídricas e intercambio de gases y efectivamente se encuentran diferencias estacionales que vienen dados por la textura del suelo. No se descarta que el sistema radical de estos árboles

podiera jugar un rol importante al encontrar que respuestas similares se dan en suelos con texturas diferentes atendiendo sólo a posibles diferencias a nivel del sistema radical.

6. REFERENCIAS

Alvim, P. de T. 1977. Cacao. En *Ecophysiology of Tropical Crops*. P de T Alvim y T. T. Kozlowski (Eds.). New York, Academic Press.

Alvim, P. de T; Dantas, A y Vello, F. 1974. Physiological responses of cacao to environmental factors. *Revista Theobroma*. 4:3-25.

Azócar, A; García, C.; Hernández, M.; Jaimez, R.; Rada, F. y Ramírez, E. 1999. Estudio agro-ecofisiológico de diferentes alternativas de sombra con especies frutales en cultivos de *Theobroma cacao* var. Porcelana en el área Sur del Lago de Maracaibo. Resumen de las primeras jornadas técnicas del cacao.

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

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

Barrera, L. 2006. Respuesta de la clorofila a y la fotosíntesis al déficit hídrico y diferentes condiciones de luz en dos variedades de cacao (*Theobroma cacao* L). Tesis de Grado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Mérida, Venezuela.

Braudeau, J. 1970. El cacao: Técnicas agrícolas y producciones tropicales. Ed. Blume. Barcelona, España.

Bustamante, L. 1988. Informe de pasantía realizado en la plantación de cacao Porcelana (*Theobroma cacao* L) en la Estación Experimental Chama, Corpozulia. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Mérida, Venezuela.

Cadima, A. y Alvim, P. de T. 1972. Efectos del drenaje sobre la producción del cacaotero. Revista *Theobroma* 2: 27-32.

Cadima, A. y Alvim, P. de T. 1973. Algunos factores del suelo asociados con la productividad del cacaotero en Bahía, Brasil. Revista *Theobroma* 3: 13-26.

Cadima, A. y Coral F. 1972. Sistema radicular do cacaueiro em duas unidades de solos do estado de Sao Paulo. Revista *Theobroma* 2: 16-22.

Casanova, E. 1996. Introducción a la ciencia del suelo. Consejo de desarrollo científico y humanístico. Universidad Central de Venezuela. Caracas.

Chacón, I; Gómez, C y Márquez, V. 2007. Caracterización morfológica de frutos y almendras de plantas de cacao (*Theobroma cacao* L.) en la región sur-occidental de Venezuela. Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ) 1: 202-207.

Curtis, B. 1987. Cacao: Guía del Comerciante. Centro de Comercio Internacional UNCTAD/GATT. Ginebra.

Deng, X.; Joly, R. y Hahn, D. 1989. Effects of plant water deficit on the daily carbon balance of leaves of cacao seedlings. *Physiologia Plantarum* 77: 407-412.

Deng, X.; Joly, R. y Hahn, D. 1990. The Influence of plant water deficit on photosynthesis and translocation of ¹⁴C-labelled assimilates in cacao seedlings. *Physiologia Plantarum* 78: 623-627.

Enríquez, G. 1987. Curso sobre el cultivo de cacao. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. CATIE. Turrialba, Costa Rica.

Ewel, J. y Madriz, A. 1976. Zonas de Vida de Venezuela. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias. Ed. Sucre. Caracas, Venezuela.

Farquhar, G. y Sharkey, D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 317-345.

Galyon, I.; McDavid, C.; Lopez, F. y Spence, A. 1996. The effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): I. Growth and leaf adaptations. *Tropical Agriculture (Trinidad)* 73: 23-28.

Gama, A y Cadima, A. 1991. Efectos de fertilización sobre sistema radicular de cacao en suelos de *Tabuleiros* del Sur de Bahía, Brasil. *Turrialba* 41: 135-141.

García, C. 2003. Aspectos ecofisiológicos del establecimiento de dos especies de árboles siempreverdes de las sabanas estacionales. Tesis doctoral. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Postgrado de Ecología Tropical. Mérida, Venezuela.

Goldstein, G.; Rada, F.; Orozco, A.; Montilla, M.; Zabala, O.; Cavelier, J. y Azócar, A. 1989. Mantenimiento de turgor en especies leñosas tropicales: un modelo basado en cambios estacionales de osmolaridad y elasticidad. *Annals of the Missouri Botanical Garden*. Medellín. Simposio.

Gómez, A. 2003. Efectos de las diferentes intensidades de luz en la respuesta fotosintética de cacao. Tesis de maestría. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias. Postgrado de Ecología tropical. Mérida, Venezuela.

González, R y Plácido G. 1974. Estudio preliminar de drenaje zona Sur del Lago de Maracaibo, Sector Chama-Escalante. V Jornadas de Riego. Ministerio de Obras Públicas. Dirección de Recursos Hidráulicos. Caracas.

Hadley, P. y Pearson, S. 1996. A physiologist's view of cacao yield. Proceedings of the Malaysian International Cacao Conference. Kuala Lumpur, Malaysia.

Joly, R. 1987. Physiological adaptations for maintaining photosynthesis under water stress in cacao. Proceedings of the 10th International Cocoa Research Conference. Santo Domingo. Dominican Republic.

Joly, R., y Hahn, T. 1989. Net CO₂ assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. Photosynthesis Research 21: 151-159.

Kozlowski, T. 1997. Responses of woody plants to flooding and salinity. Tree Physiology Monograph N°1.

Kramer, P. 1989. Relaciones hídricas de suelo y planta: una síntesis moderna. Ed. Harla, S.A. México, D.F.

Lambers, H.; Chapin, F y Pons, T. 1998. Plant Physiological Ecology. Springer - Verlag, New York Inc.

Lawlor, D. 1995. Photosynthesis, productivity and environmental. Journal of Experimental Botany 46: 1449-1461.

Márquez, N. 1979. Estudios de suelos especial Estación Experimental Chama, Distrito Colón, Edo. Zulia. Ministerio del Ambiente y de los Recursos Naturales Renovables. Maracaibo, Venezuela.

Milthorpe, F. y Moorby, J. 1982. Introducción a la fisiología de los cultivos. 1ra Edición. Ed. Hemisferio Sur, S.A. Argentina.

Mite, T. y Motato, N. 1987. Suelos y fertilizantes. Manual del cacao. N°25. 2ª Edición. Instituto Nacional Autónomo de Investigaciones Agropecuarias (INIAP). Ecuador.

Molina, M. 1989. Manual técnico del cultivo de cacao en Venezuela. Ministerio de Agricultura y Cría, Fondo Nacional del Cacao. Caracas, Venezuela.

Morgan, J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. Annual Review of Plant Physiology 35: 299-319.

Müller, L. 1961. Un aparato microkjeldahl simple para análisis rutinarios rápidos de materiales vegetales. Turrialba 11: 17-25.

Pearcy, R; Ehleringer, J; Money, H y Rundell, P. 1989. Plant physiological ecology: field methods and instrumentation. Chapman and Hall, New York.

Pla, I. 1983. Metodología para la caracterización física con fines de diagnóstico de problemas de manejo y conservación de suelos en condiciones tropicales. Revista Alcance (UCV-Maracay) 32: 66-77.

Portillo, E.; Martínez, E; Araujo, F; Parra, R y Esparza, D. 1995. Diagnóstico técnico-agronómico para el cultivo cacao (*Theobroma cacao* L.) en el Sur del Lago de Maracaibo. Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ) 12: 151-166.

Premachandra, G. y Joly, R. 1991. Leaf water relations, net CO₂ assimilation, stomatal conductance and osmotic concentration as affected by water deficit in cacao seedlings. Proceedings of the International Cacao Research Conference. Kuala Lumpur, Malaysia.

Rada, F.; Jaimez, R.; García, C.; Azócar, A. y Ramírez, E. 2005. Water relations and gas exchange in *Theobroma cacao* var. Guasare under periods of water deficit. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 22: 112-120.

Raja Harun, M. y Hardwick, K. 1986. Photosynthesis and transpiration of cocoa leaves. International conference cocoa and coconuts. Malaysia.

Reyes, M. y Reyes, L. 1969. Origen de cacao. Ministerio de Agricultura y Cría. Fondo Nacional de Investigaciones Agropecuarias y Fondo Nacional del Cacao. Caracas, Venezuela.

Rosales, H. 1998. Caracterización físico-química de algunos suelos cacaoteros de la zona Sur del Lago de Maracaibo. Trabajo Especial de Grado. Universidad de Los Andes. Facultad de Ciencias Forestales. Escuela de geografía. Mérida, Venezuela.

Saenz, C. 1991. El cultivo de cacao. Federación de Cafeteros de Colombia. Ed. Tolaser. Colombia.

Salisbury, F. y Ross, C. 1994. Fisiología vegetal. Grupo Editorial Iberoamericano. México, D.F.

Sellin, A. 2001. Hydraulic and stomatal adjustment of Norway spruce tree to environmental stress. *Tree Physiology* 21: 879-888.

Sena, G. y Kozlowski, T. 1986. Effects of flooding on water relations and growth of *Theobroma cacao* var. Catongo seedlings. *Journal of Horticultural Science* 61: 265-276.

Sena, G. y Kozlowski, T. 1987. Effects of temperature on growth and water relations of cacao (*Theobroma cacao* var. Comum) seedlings. *Plant and Soil* 103: 3-11.

Sena, G., Kozlowski, T. y Reich, P. 1987. Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. Catongo seedlings to air humidity. *The New Phytologist* 107: 591-602.

Thomas, G y Balasimha, D. 1992. Canopy architecture, photosynthesis and yield of cocoa trees. *Café Cacao, The* 36: 103-108.

Tyree, M. y Hammel, H. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. *Journal of Experimental Botany* 23: 267-282.

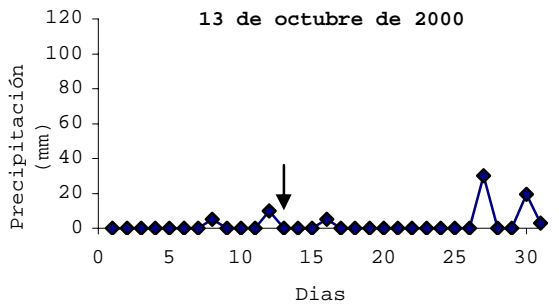
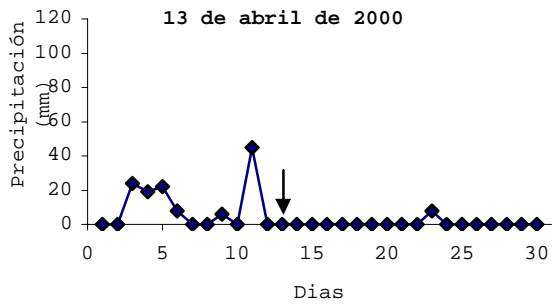
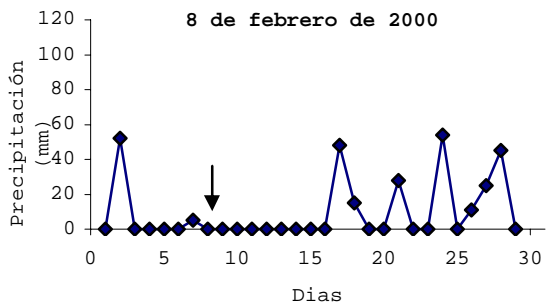
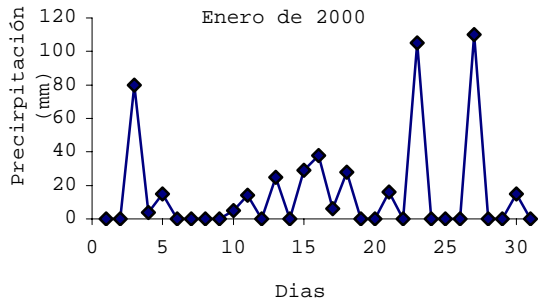
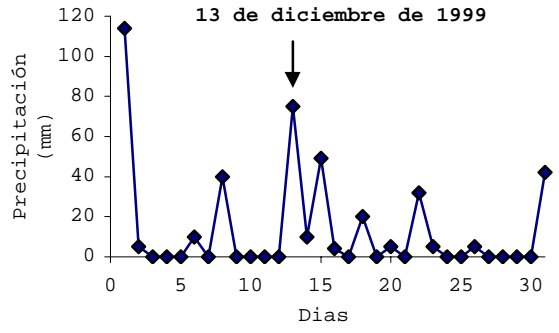
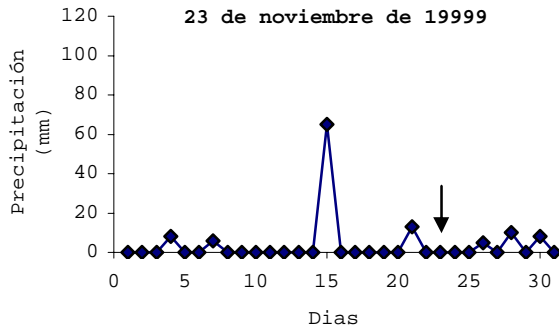
Vera, M. 1987. *Ecología del Cacao. Manual del cultivo de cacao.* N° 25. Costa Rica.

Vera, M. 1998. Informe Técnico: Proyecto cacao. Facultad de Ciencias Forestales y Ambientales. Instituto de Geografía y Conservación de Recursos Naturales. Universidad de Los Andes. Mérida, Venezuela.

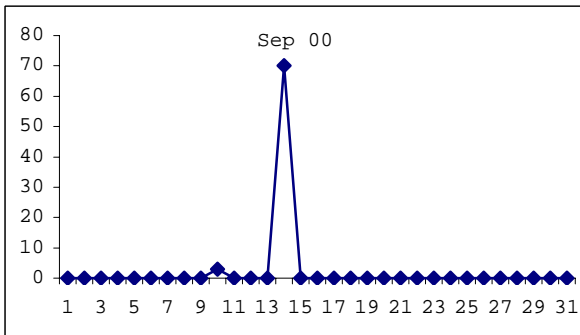
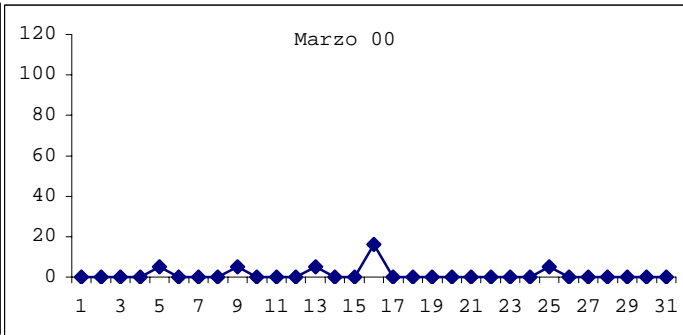
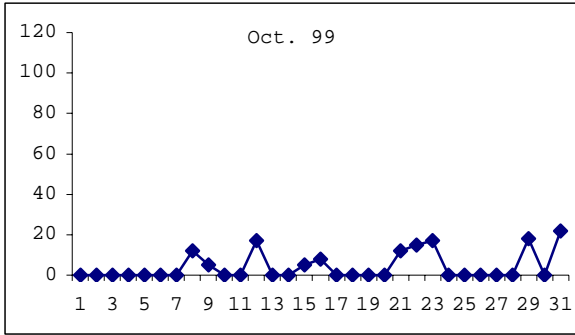
Von Caemmerer, S y Farquhar, G. (1981). Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange of leaves. *Planta* 153: 376-387.

Wood, G. y Lass, R. 1985. Cocoa. Tropical Agriculture Series. Fourth Edition. Longman Scientific Technical.

7. ANEXOS



Anexo 1. Dinámica de la precipitación diaria (p.p, mm) durante los meses de mayor y menor precipitación. Las flechas indican el día en que se realizó la salida de campo. Se incluye el mes de enero solamente como referencia de la dinámica de la precipitación antes de la salida realizada en el mes de febrero.

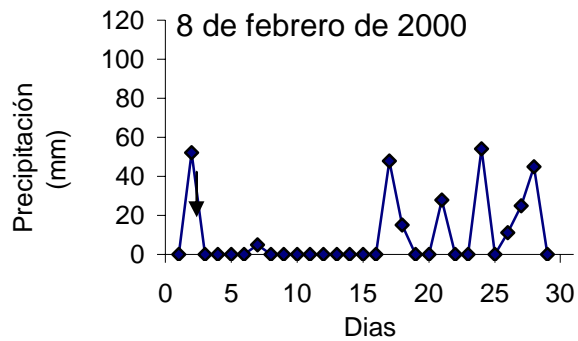


Mes/Día	1	2	3	4	5	6	7
Oct-99	0	0	0	0	0	0	0
Mar-00	0	0	0	0	5	0	0
Sep-00	0	0	0	0	0	0	0
Mes/Día	8	9	10	11	12	13	14
Oct-99	12	5	0	0	17	0	0
Mar-00	0	5	0	0	0	5	0
Sep-00	0	0	3	0	0	0	70
Mes/Día	15	16	17	18	19	20	21
Oct-99	5	8	0	0	0	0	12
Mar-00	0	16	0	0	0	0	0
Sep-00	0	0	0	0	0	0	0
Mes/Día	22	23	24	25	26	27	28
Oct-99	15	17	0	0	0	0	0
Mar-00	0	0	0	5	0	0	0
Sep-00	0	0	0	0	0	0	0
Mes/Día	29	30	31 Total Mensual				
Oct-99	18	0	22	116			
Mar-00	0	0	0	36			
Sep-00	0	0 *		73			

Mes/Día	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
Nov-99	0	0	0	8	0	0	6	0	0	0	0	0	0	0
Dic-99	114	5	0	0	0	10	0	40	0	0	0	0	75	10
Ene-00	0	0	80	4	15	0	0	0	0	5	14	0	25	0
Feb-00	0	52	0	0	0	0	5	0	0	0	0	0	0	0
Abr-00	0	0	24	19	22	8	0	0	6	0	45	0	0	0
Oct-00	0	0	0	0	0	0	0	5	0	0	0	10	0	0

Mes/Día	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28
Nov-99	65	0	0	0	0	0	13	0	0	0	0	5	0	10
Dic-99	49	4	0	20	0	5	0	32	5	0	0	5	0	0
Ene-00	29	38	6	28	0	0	16	0	105	0	0	0	110	0
Feb-00	0	0	48	15	0	0	28	0	0	54	0	11	25	45
Abr-00	0	0	0	0	0	0	0	0	8	0	0	0	0	0
Oct-00	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	30	0

Mes/Día	29	30	31	total
Nov-99	0	8 *		115
Dic-99	0	0	42	416
Ene-00	0	15	0	490
Feb-00	0 *	*		283
Abr-00	0	0 *		132
Oct-00	0	19,5	3	72,5



23	24	25	26	27	28	29	30	31	Total Mensual
17	0	0	0	0	0	18	0	22	116
0	0	5	0	0	0	0	0	0	36
0	0	0	0	0	0	0	0 *		73

Anexo 2. Caracterización de los suelos de la Estación Experimental Chama en donde se encuentra la plantación de cacao Porcelana de Corpozulia en base a sus propiedades físicas (Vera 1998).

Parcela 1*				
Horizonte	% Arena	% Limo	% Arcilla	Textura
0 - 14	65,6	16,4	18,0	Fa
14 - 26	73,6	10,4	16,0	Fa
26 - 51	81,6	4,4	14,0	Fa
51 - 150	83,6	2,4	14,0	Fa

* Producción de cacao Porcelana año 99-00 (mazorcas/ha): 24.765

Parcela 2*				
Horizonte	% Arena	% Limo	% Arcilla	Textura
0 - 15	69,6	12,4	18,0	Fa
15 - 95	85,6	2,2	12,0	aF
95 - 143	3,6	74,4	22,0	FL
143 - +	1,6	54,4	32,0	FAL

* Producción de cacao Porcelana año 99-00 (mazorcas/ha): 24.805

Parcela 3*				
Horizonte	% Arena	% Limo	% Arcilla	Textura
0 - 14	5,6	60,4	34,0	FAL
14 - 30	39,6	38,4	22,0	F
30 - 55	81,6	4,4	14,0	aF
55 - 72	51,6	86,4	16,0	Fa
72 - 126	27,6	54,4	18,0	FL
126 - 146	0,0	68,0	32,0	FAL
146 - 160	63,6	22,4	14,0	Fa

* Producción de cacao Porcelana año 99-00 (mazorcas/ha): 21.404

Parcela 4*				
Horizonte	% Arena	% Limo	% Arcilla	Textura
0 - 22	7,6	50,4	42,0	AL
22 - 34	45,6	34,0	20,0	F
34 - 52	53,6	28,4	18,0	Fa
52 - 72	53,6	32,4	14,0	Fa
72 - 119	17,6	64,4	18,0	FL
119 - 139	0,0	68,0	32,0	FAL
139 - 143	47,6	36,4	16,0	F
143 - +	33,6	50,4	16,0	FL

* Producción de cacao Porcelana año 99-00 (mazorcas/ha): 12.364

Anexo 3. Valores promedios del contenido de agua en el suelo (%) medidos a diferentes profundidades (cm) en cada curso diario de relaciones hídricas e intercambio de gases. Se presentan medias \pm ES.

Salida	Suelo de textura franco-arenoso			Suelo de textura arcilloso-limoso		
	0 - 15	50 - 60	90 - 100	0 - 15	50 - 60	90 - 100
23/11/1999	17,07 \pm 2,01	9,57 \pm 2,07	10,38 \pm 3,06	41,55 \pm 2,76	19,62 \pm 3,75	28,98 \pm 1,18
13/12/2000	28,64 \pm 2,38	10,70 \pm 0,86	23,67 \pm 0	38,63 \pm 1,70	36,07 \pm 5,81	34,3 \pm 1,48
08/02/2000	23,95 \pm 2,86	17,89 \pm 2,54	19,67 \pm 0,80	45,16 \pm 1,12	28,57 \pm 0,91	30,11 \pm 1,35
13/04/2000	25,08 \pm 2,24	11,29 \pm 3,92	8,59 \pm 0,86	53,24 \pm 5,72	35,17 \pm 0,90	30,23 \pm 1,70
13/10/2000	12,59 \pm 2,63	5,51 \pm 0,47	8,38 \pm 2,63	41,55 \pm 1,94	14,19 \pm 4,07	24,45 \pm 0,82

Anexo 4. Valores estimados del potencial hídrico del suelo (Ψ_s , MPa) medidos a diferentes profundidades (cm) en cada curso diario de relaciones hídricas e intercambio de gases. Se presentan medias \pm ES.

Salida	Suelo de textura franco-arenoso			Suelo de textura arcilloso-limoso		
	0 - 15	50 - 60	90 - 100	0 - 15	50 - 60	90 - 100
23/11/1999	-0,024 \pm 0,008	-0,033 \pm 0,025	-0,246 \pm 0,013	-0,04 \pm 0,014	-0,028 \pm 0,013	-0,019 \pm 0,002
13/12/2000	-0,003 \pm 0,001	-0,010 \pm 0,003	-0,004 \pm 0	-0,060 \pm 0,015	-0,005 \pm 0,001	-0,012 \pm 0,001
08/02/2000	-0,01 \pm 0,002	-0,001 \pm 0,0004	-0,01 \pm 0,001	-0,021 \pm 0,003	-0,008 \pm 0,001	-0,017 \pm 0,002
13/04/2000	-0,005 \pm 0,001	-0,022 \pm 0,012	-0,189 \pm 0,048	-0,010 \pm 0,005	-0,004 \pm 0,0003	-0,017 \pm 0,002
13/10/2000	-0,119 \pm 0,04	-0,189 \pm 0,063	-0,747 \pm 0,040	-0,038 \pm 0,010	-0,092 \pm 0,058	-0,030 \pm 0,002

Anexos 5 y 6. Valores promedio de densidad de flujo de fotones (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire máxima (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4), respectivamente en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES.

Salida	DFF	DPV	Gs	E	A	C_i/C_a
23/11/1999	56,60 \pm 3,06	1,39 \pm 0,07	58,43 \pm 3,41	0,93 \pm 0,04	0,62 \pm 0,07	0,87 \pm 0,014
13/12/2000	170,42 \pm 36,28	1,04 \pm 0,13	72,00 \pm 4,81	0,92 \pm 0,08	1,34 \pm 0,16	0,83 \pm 0,006
08/02/2000	123,70 \pm 28,90	0,91 \pm 0,18	74,82 \pm 3,81	1,01 \pm 0,01	1,99 \pm 0,08	0,79 \pm 0,003
13/04/2000	107,97 \pm 0,25	0,81 \pm 0,15	23,38 \pm 0,40	0,37 \pm 0,01	1,83 \pm 0,01	-
13/10/2000	66,83 \pm 2,94	1,21 \pm 0,15	56,87 \pm 1,12	1,01 \pm 0,01	0,75 \pm 0,10	0,88 \pm 0,005

Salida	DFF	DPV	Gs	E	A	C_i/C_a
23/11/1999	129,17 \pm 1,55	1,30 \pm 0,08	71,61 \pm 2,95	1,08 \pm 0,02	1,07 \pm 0,01	0,89 \pm 0,005
13/12/2000	109,19 \pm 5,54	0,88 \pm 0,13	66,30 \pm 2,91	0,97 \pm 0,03	1,37 \pm 0,15	0,87 \pm 0,010
08/02/2000	166,58 \pm 15,59	1,62 \pm 0,16	85,00 \pm 2,63	1,38 \pm 0,06	1,83 \pm 0,17	0,86 \pm 0,005
13/04/2000	110,04 \pm 2,25	0,82 \pm 0,10	31,47 \pm 3,82	0,41 \pm 0,04	1,50 \pm 0,01	-
13/10/2000	76,59 \pm 0,88	1,31 \pm 0,15	73,04 \pm 1,05	1,23 \pm 0,01	0,74 \pm 0,30	0,89 \pm 0,012

Anexos 7 y 8. Valores promedio de densidad de flujo de fotones (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire máxima (DPV, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), asimilación de CO_2 (A, $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO_2 intercelular y el ambiente (C_i/C_a), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4), respectivamente en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.

Salida	DFF	DPV	Gs	E	A	C_i/C_a
23/11/1999	139,07 \pm 6,87	1,36 \pm 0,10	43,92 \pm 5,79	0,81 \pm 0,07	0,97 \pm 0,04	0,86 \pm 0,004
13/12/2000	38,38 \pm 3,40	1,03 \pm 0,10	57,25 \pm 4,53	0,77 \pm 0,05	0,50 \pm 0,05	0,91 \pm 0,009
08/02/2000	110,02 \pm 0,28	0,90 \pm 0,17	54,83 \pm 2,76	0,78 \pm 0,02	1,66 \pm 0,01	0,80 \pm 0,002
13/04/2000	106,80 \pm 2,88	0,86 \pm 0,12	19,58 \pm 0,52	0,29 \pm 0,01	1,19 \pm 0,02	-
13/10/2000	68,12 \pm 3,50	1,36 \pm 0,1	67,74 \pm 26,88	1,18 \pm 0,13	0,81 \pm 0,49	0,88 \pm 0,003

Salida	DFF	DPV	Gs	E	A	C_i/C_a
23/11/1999	194,48 \pm 0,01	1,36 \pm 0,13	62,09 \pm 2,24	1,01 \pm 0,02	1,49 \pm 0,01	0,84 \pm 0,005
13/12/2000	243,62 \pm 11,14	0,82 \pm 0,13	69,50 \pm 4,62	1,06 \pm 0,05	1,51 \pm 0,27	0,86 \pm 0,010
08/02/2000	310,55 \pm 25,43	1,17 \pm 0,17	87,76 \pm 13,93	1,33 \pm 0,07	1,91 \pm 0,06	0,83 \pm 0,013
13/04/2000	196,71 \pm 2,30	1,75 \pm 0,17	43,70 \pm 3,05	0,57 \pm 0,03	2,17 \pm 0,09	-
13/10/2000	117,54 \pm 15,55	1,43 \pm 0,15	64,99 \pm 0,51	1,17 \pm 0,004	1,17 \pm 0,03	0,84 \pm 0,004

Anexos 9 y 10. Valores promedios del potencial hídrico del foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los curso diario realizados en la parcela franco-arenosa (P1) y arcillosa-limosa (P4) respectivamente en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 años. Se presentan medias \pm ES.

Salida	Ψ_f	Ψ_{\max}	Ψ_{\min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
23/11/1999	-0,93 \pm 0,07	-0,60 \pm 0,06	-1,47 \pm 0,09	-1,16 \pm 0,06	-1,31 \pm 0,06
13/12/2000	-0,83 \pm 0,14	-0,80 \pm 0,14	-0,90 \pm 0,14	-1,10 \pm 0,09	-1,29 \pm 0,13
08/02/2000	-1,15 \pm 0,11	-0,87 \pm 0,05	-1,47 \pm 0,22	-1,41 \pm 0,09	-1,79 \pm 0,13
13/04/2000	-0,63 \pm 0,05	-0,37 \pm 0,05	-0,83 \pm 0,04	-1,15 \pm 0,09	-1,29 \pm 0,15
13/10/2000	-1,42 \pm 0,08	-1,38 \pm 0,09	-1,45 \pm 0,09	-1,28 \pm 0,09	-1,33 \pm 0,1

Salida	Ψ_f	Ψ_{\max}	Ψ_{\min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
23/11/1999	-0,88 \pm 0,06	-0,58 \pm 0,07	-1,08 \pm 0,07	-1,00 \pm 0,0	-1,24 \pm 0,02
13/12/2000	-0,69 \pm 0,04	-0,28 \pm 0,02	-0,98 \pm 0,02	-1,08 \pm 0,16	-1,23 \pm 0,26
08/02/2000	-1,17 \pm 0,08	-0,97 \pm 0,11	-1,47 \pm 0,07	-1,37 \pm 0,15	-1,88 \pm 0,15
13/04/2000	-0,82 \pm 0,06	-0,35 \pm 0,06	-1,32 \pm 0,07	-1,08 \pm 0,23	-1,40 \pm 0,21
13/10/2000	-1,44 \pm 0,12	-1,23 \pm 0,23	-1,65 \pm 0,04	-1,36 \pm 0,26	-1,48 \pm 0,32

Anexos 11 y 12. Valores promedios del potencial hídrico del foliar (Ψ_f , MPa) y sus componentes para todos los curso diario realizados en la parcela franco-arenosa (P1) y arcillosa-limosa (P4) respectivamente en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 14 años. Se presentan medias \pm ES.

Salida	Ψ_f	Ψ_{\max}	Ψ_{\min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
23/11/1999	-0,67 \pm 0,07	-0,28 \pm 0,02	-0,92 \pm 0,09	-1,21 \pm 0,01	-1,65 \pm 0,14
13/12/2000	-1,03 \pm 0,12	-0,87 \pm 0,11	-1,22 \pm 0,09	-1,34 \pm 0,09	-1,71 \pm 0,19
08/02/2000	-1,03 \pm 0,16	-0,68 \pm 0,07	-1,22 \pm 0,18	-1,43 \pm 0,07	-2,0 \pm 0,27
13/04/2000	-0,67 \pm 0,04	-0,23 \pm 0,05	-0,92 \pm 0,04	-	-
13/10/2000	-1,36 \pm 0,20	-1,17 \pm 0,14	-1,67 \pm 0,23	-1,27 \pm 0,08	-1,39 \pm 0,09

Salida	Ψ_f	Ψ_{\max}	Ψ_{\min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
23/11/1999	-0,78 \pm 0,07	-0,48 \pm 0,02	-1,19 \pm 0,17	-1,05 \pm 0,05	-1,39 \pm 0,23
13/12/2000	-0,68 \pm 0,09	-0,33 \pm 0,02	-1,0 \pm 0,21	-0,84 \pm 0,09	-1,30 \pm 0,19
08/02/2000	-1,02 \pm 0,06	-0,72 \pm 0,04	-1,3 \pm 0,04	-1,32 \pm 0,10	-1,65 \pm 0,18
13/04/2000	-0,72 \pm 0,05	-0,30 \pm 0,04	-1,03 \pm 0,07	-1,91 \pm 0,36	-
13/10/2000	-1,26 \pm 0,09	-0,83 \pm 0,11	-1,53 \pm 0,11	-1,38 \pm 0,17	-1,5 \pm 0,19

Anexo 13. Resultados de la prueba Mann-Whitney ($P < 0,05$) al ser comparado el contenido de agua (%) de las parcelas a las diferentes profundidades entre épocas y al compararse el contenido de agua (%) a las diferentes profundidades entre parcelas en una misma época. S: época de menor precipitación, H: época de mayor precipitación, P1: Parcela con textura franco-arenoso, P4: Parcela con textura arcilloso-limoso.

	Profundidad (cm)		
	0 - 15	50 - 60	90 - 100
P1 S:H	$2,4 \cdot 10^{-3}$	$3,3 \cdot 10^{-2}$	0,1747
P4 S:H	0,2159	$1,8 \cdot 10^{-3}$	$8 \cdot 10^{-3}$
P1:P4 S	$5,1 \cdot 10^{-3}$	$1,3 \cdot 10^{-2}$	$5,1 \cdot 10^{-3}$
P1:P4 H	$6,0 \cdot 10^{-4}$	$6,0 \cdot 10^{-4}$	$1,0 \cdot 10^{-3}$

	Ψ_f	Ψ_{\max}	Ψ_{\min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
4 años P1 S:H	0,22	0,56	0,39	0,35	0,95
14 años P1 S:H	0,66	0,56	0,77	0,06	0,16
4 años P4 S:H	0,16	0,25	0,56	0,95	0,56
14 años P4 S:H	0,28	0,25	0,25	0,56	0,25
4 años P1:P4 - S	0,90	0,44	1	0,43	0,72
4 años P1:P4 - H	0,70	0,51	0,38	0,81	0,7
14 años P1:P4 - S	0,95	1	1	0,42	0,42
14 años P1:P4 - H	0,42	0,83	0,83	0,19	0,56
P1 4:14 años -	0,41	0,44	1	0,94	0,05
P1 4:14 años -	0,38	0,66	0,51	0,04	0,03
P4 4:14 años -	0,57	0,44	1	0,42	0,69
P4 4:14 años -	0,65	0,83	0,51	0,47	0,56

Anexo 14. Resultados de la prueba Mann-Whitney ($P < 0,05$) de los diferentes parámetros al ser comparados entre épocas, entre parcelas para una misma edad del árbol y entre edades en una misma parcela y época. S: época de menor precipitación, H: época de mayor precipitación, P1: parcela con textura franco-arenoso, P4: parcela con textura arcilloso-limoso.

	DFE	DPV	Gs	E	A	C_i/C_a	A/E	A/Gs	N
4 años - P1 S:H	$7,3 \cdot 10^{-4}$	$9,9 \cdot 10^{-3}$	$3,7 \cdot 10^{-3}$	$3,2 \cdot 10^{-8}$	$3,8 \cdot 10^{-10}$	$1,4 \cdot 10^{-5}$	$1,0 \cdot 10^{-15}$	$4,6 \cdot 10^{-12}$	0,08
14 años - P1 S:H	0,55	$1,8 \cdot 10^{-3}$	$3,4 \cdot 10^{-5}$	$8,0 \cdot 10^{-17}$	$7,7 \cdot 10^{-4}$	$2,5 \cdot 10^{-2}$	$1,5 \cdot 10^{-13}$	$2,8 \cdot 10^{-8}$	0,11
4 años - P4 S:H	$5,7 \cdot 10^{-3}$	$2,6 \cdot 10^{-2}$	$1,8 \cdot 10^{-4}$	$1,0 \cdot 10^{-6}$	$1 \cdot 10^{-5}$	$6,0 \cdot 10^{-3}$	$7,5 \cdot 10^{-9}$	$3,7 \cdot 10^{-7}$	0,08
14 años - P4 S:H	$8,1 \cdot 10^{-4}$	$1,2 \cdot 10^{-2}$	0,77	0,18	$4,1 \cdot 10^{-3}$	0,48	$9,2 \cdot 10^{-5}$	$9,5 \cdot 10^{-4}$	0,08
4 años P1:P4 - S	$4,8 \cdot 10^{-3}$	1	$8,0 \cdot 10^{-5}$	$2,9 \cdot 10^{-4}$	0,12	0,82	0,60	0,91	0,43
4 años P1:P4 - H	0,11	0,89	$6,8 \cdot 10^{-3}$	$4,4 \cdot 10^{-4}$	0,62	0,12	$1,3 \cdot 10^{-8}$	0,02	0,82
14 años P1:P4 - S	$5,9 \cdot 10^{-4}$	0,91	$2,4 \cdot 10^{-3}$	0,38	$2,2 \cdot 10^{-3}$	0,05	$4,7 \cdot 10^{-3}$	0,04	1
14 años P1:P4 - H	$8,36 \cdot 10^{-12}$	0,72	$2,4 \cdot 10^{-11}$	$1,0 \cdot 10^{-17}$	$4,1 \cdot 10^{-4}$	0,69	0,06	0,73	0,51
P1 4:14 años- S	0,54	0,75	0,19	0,79	0,69	0,36	0,85	0,57	0,12
P1 4:14 años- H	0,03	0,91	$4,2 \cdot 10^{-3}$	$3,0 \cdot 10^{-3}$	$2,3 \cdot 10^{-3}$	0,19	0,25	0,32	0,27
P4 4:14 años- S	0,08	0,85	$4,0 \cdot 10^{-3}$	$5,6 \cdot 10^{-3}$	0,035	$2,9 \cdot 10^{-3}$	$5,0 \cdot 10^{-3}$	$3,8 \cdot 10^{-3}$	0,44
P4 4:14 años- H	$1,2 \cdot 10^{-3}$	0,82	0,20	0,08	0,34	0,53	0,85	0,27	0,38

Tabla 1. Tasa promedio de densidad de flujo fotónico (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), diferencia de presión de vapor hoja-aire máxima (DPVmax, KPa), conductancia estomática (Gs, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), transpiración (E, $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$), asimilación de CO₂ (A, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y relación entre la concentración de CO₂ intercelular y el ambiente (Ci/Ca), para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en Theobroma cacao variedad Porcelana de 4 y 14 años. Se presentan medias \pm ES. (Diferencias significativas estacionales, entre parcelas y edad del árbol tabuladas en anexo 14).

Edad / Parcela	Época	DFF	DPVmax	Gs	E	A	Ci/Ca
4 años P1	Menor precipitación	62 \pm 4	1,52 \pm 0,13	7,62 \pm 2,70	0,97 \pm 0,00	0,69 \pm 0,00	0,88 \pm 0,012
	Mayor precipitación	131 \pm 16	1,34 \pm 0,08	3,57 \pm 3,00	0,73 \pm 0,01	1,73 \pm 0,12	0,81 \pm 0,014
14 años P1	Menor precipitación	104 \pm 16	1,60 \pm 0,17	5,75 \pm 3,71	1,00 \pm 0,00	0,89 \pm 0,11	0,87 \pm 0,013
	Mayor precipitación	93 \pm 12	1,45 \pm 0,13	9,81 \pm 2,00	0,56 \pm 0,01	1,19 \pm 0,09	0,84 \pm 0,012
4 años P4	Menor precipitación	105 \pm 11	1,59 \pm 0,12	2,27 \pm 2,51	1,15 \pm 0,00	0,92 \pm 0,11	0,89 \pm 0,010
	Mayor precipitación	129 \pm 12	1,50 \pm 0,11	9,52 \pm 2,70	0,90 \pm 0,01	1,58 \pm 0,11	0,86 \pm 0,010
14 años P4	Menor precipitación	159 \pm 20	1,72 \pm 0,23	3,41 \pm 2,61	1,08 \pm 0,01	1,34 \pm 0,13	0,84 \pm 0,013
	Mayor precipitación	250 \pm 25	1,62 \pm 0,16	6,54 \pm 3,20	0,98 \pm 0,01	1,88 \pm 0,13	0,84 \pm 0,009

Tabla 2. Variación estacional del potencial hídrico foliar y sus componentes para todos los cursos diarios realizados en la parcela con textura de suelo franco-arenoso (P1) y arcilloso-limoso (P4) durante la época de menor y mayor precipitación en *Theobroma cacao* variedad Porcelana de 4 y 14 años. Potencial hídrico foliar promedio (Ψ_{prom} , MPa), potencial máximo (Ψ_{max} , MPa), potencial mínimo (Ψ_{min} , MPa), potencial osmótico de saturación (Ψ_{π}^{100} , MPa) y potencial osmótico en el punto de pérdida de turgor (Ψ_{π}^0 , MPa). Se presentan medias \pm ES. (Diferencias significativas estacionales, entre parcelas y edad del árbol tabuladas en anexo 14).

Edad / Parcela	Época	Ψ_{prom}	Ψ_{max}	Ψ_{min}	Ψ_{π}^{100}	Ψ_{π}^0
4 años P1	Menor precipitación	$-1,14 \pm 0,1$	$-0,99 \pm 0,2$	$-1,46 \pm 0,1$	$-1,21 \pm 0,0$	$-1,32 \pm 0,04$
	Mayor precipitación	$-0,85 \pm 0,1$	$-0,68 \pm 0,0$	$-1,07 \pm 0,1$	$-1,19 \pm 0,1$	$-1,41 \pm 0,16$
14 años P1	Menor precipitación	$-0,96 \pm 0,1$	$-0,73 \pm 0,2$	$-1,30 \pm 0,2$	$-1,23 \pm 0,0$	$-1,56 \pm 0,11$
	Mayor precipitación	$-0,89 \pm 0,1$	$-0,59 \pm 0,0$	$-1,12 \pm 0,0$	$-1,39 \pm 0,0$	$-1,87 \pm 0,16$
4 años P4	Menor precipitación	$-1,12 \pm 0,1$	$-0,91 \pm 0,2$	$-1,37 \pm 0,0$	$-1,18 \pm 0,1$	$-1,36 \pm 0,13$
	Mayor precipitación	$-0,87 \pm 0,1$	$-0,53 \pm 0,1$	$-1,26 \pm 0,0$	$-1,18 \pm 0,0$	$-1,50 \pm 0,18$
14 años P4	Menor precipitación	$-0,98 \pm 0,1$	$-0,66 \pm 0,1$	$-1,36 \pm 0,1$	$-1,22 \pm 0,1$	$-1,44 \pm 0,14$
	Mayor precipitación	$-0,79 \pm 0,1$	$-0,45 \pm 0,0$	$-1,11 \pm 0,0$	$-1,35 \pm 0,3$	$-1,48 \pm 0,46$

Situación nacional



Situación regional

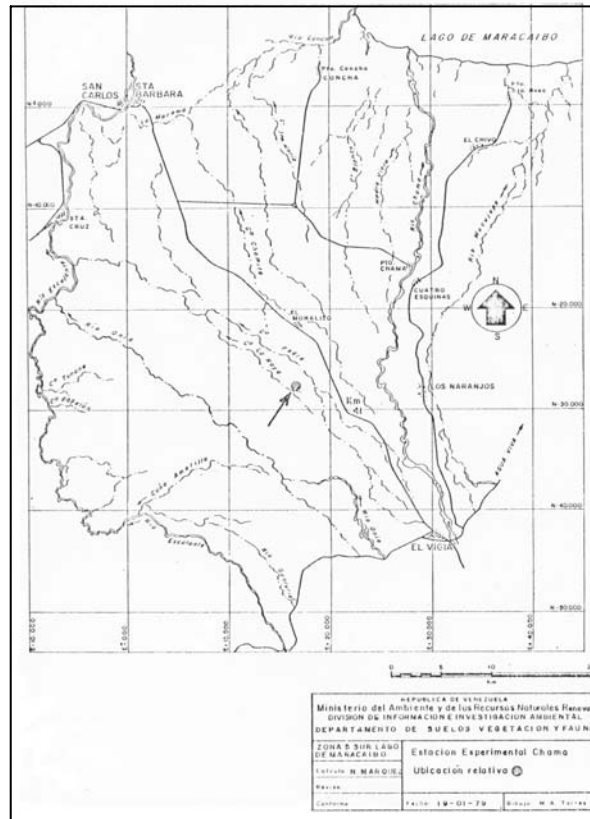


Figura 1. Ubicación del área de estudio. Estación Experimental Chama en el Estado Zulia ($8^{\circ}50'N$ y $71^{\circ}44'O$) (Tomado de Márquez, 1979).

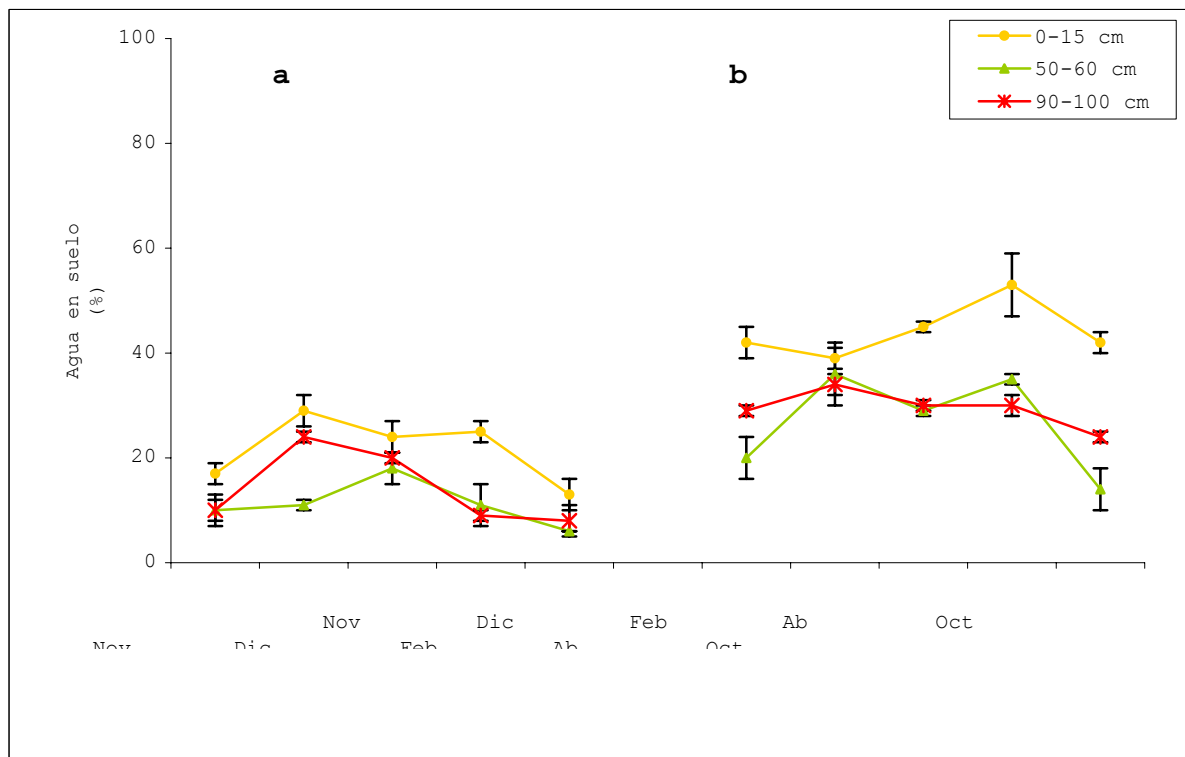
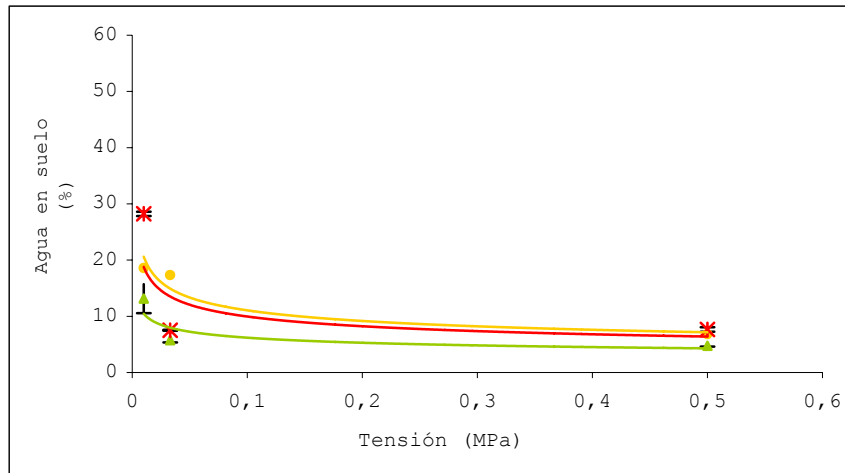


Figura 2. Contenido de agua en el suelo (%) medido a diferentes profundidades en los meses de mayor y menor precipitación. Suelo con textura franco-arenoso (a) y suelo con textura arcilloso-limoso (b). Se presentan medias \pm ES.

a



b

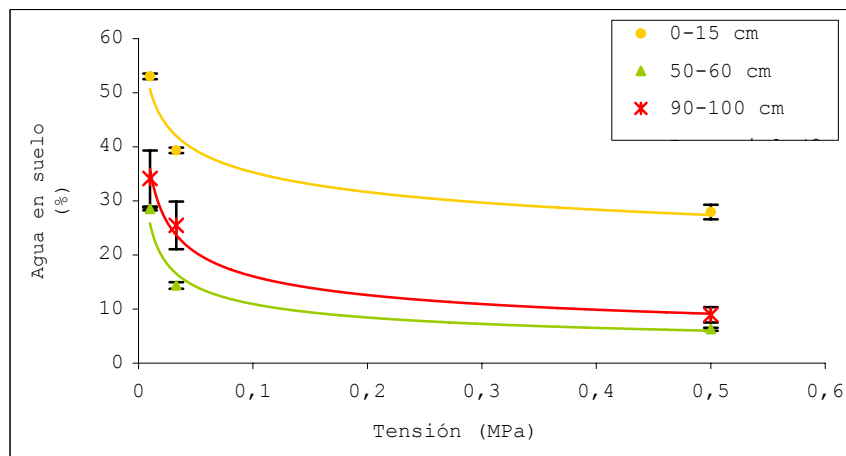


Figura 3. Curvas de retención de humedad de los suelos (Curvas pF) a diferentes profundidades. Suelo franco-arenoso (a); suelo arcilloso-limoso (b). Se presentan medias \pm ES. La curva es descrita mediante la ecuación: (a) 0-15 cm, $y = 5,9343x^{-0,2704}$, $r^2 = 0,94$; 50-60 cm, $y = 3,6703x^{-0,2274}$, $r^2 = 0,71$; 90-100 cm, $y = 5,2848x^{-0,2753}$, $r^2 = 0,53$ (b) 0-15 cm, $y = 24,569x^{-0,1572}$, $r^2 = 0,96$; 50-60 cm, $y = 4,6285x^{-0,3735}$, $r^2 = 0,97$; 90-100 cm, $y = 7,1696x^{-0,3501}$, $r^2 = 0,99$.

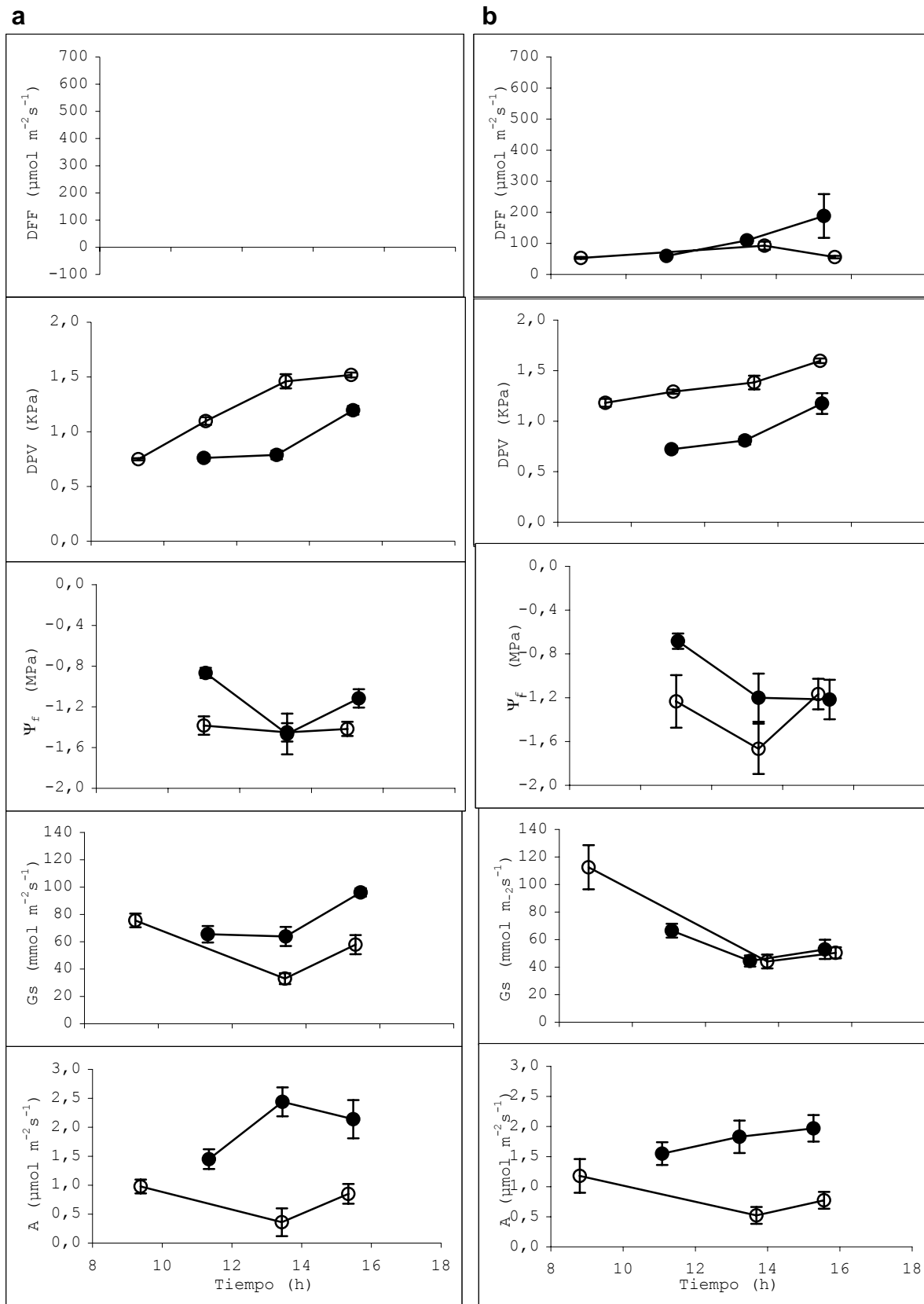


Figura 4. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Theobroma cacao* de 4 (a) y 14 años (b) en el mes de menor (círculo vacío) y mayor precipitación (círculo lleno). Suelo con textura franco-arenoso (Parcela 1). Se presentan medias \pm ES.

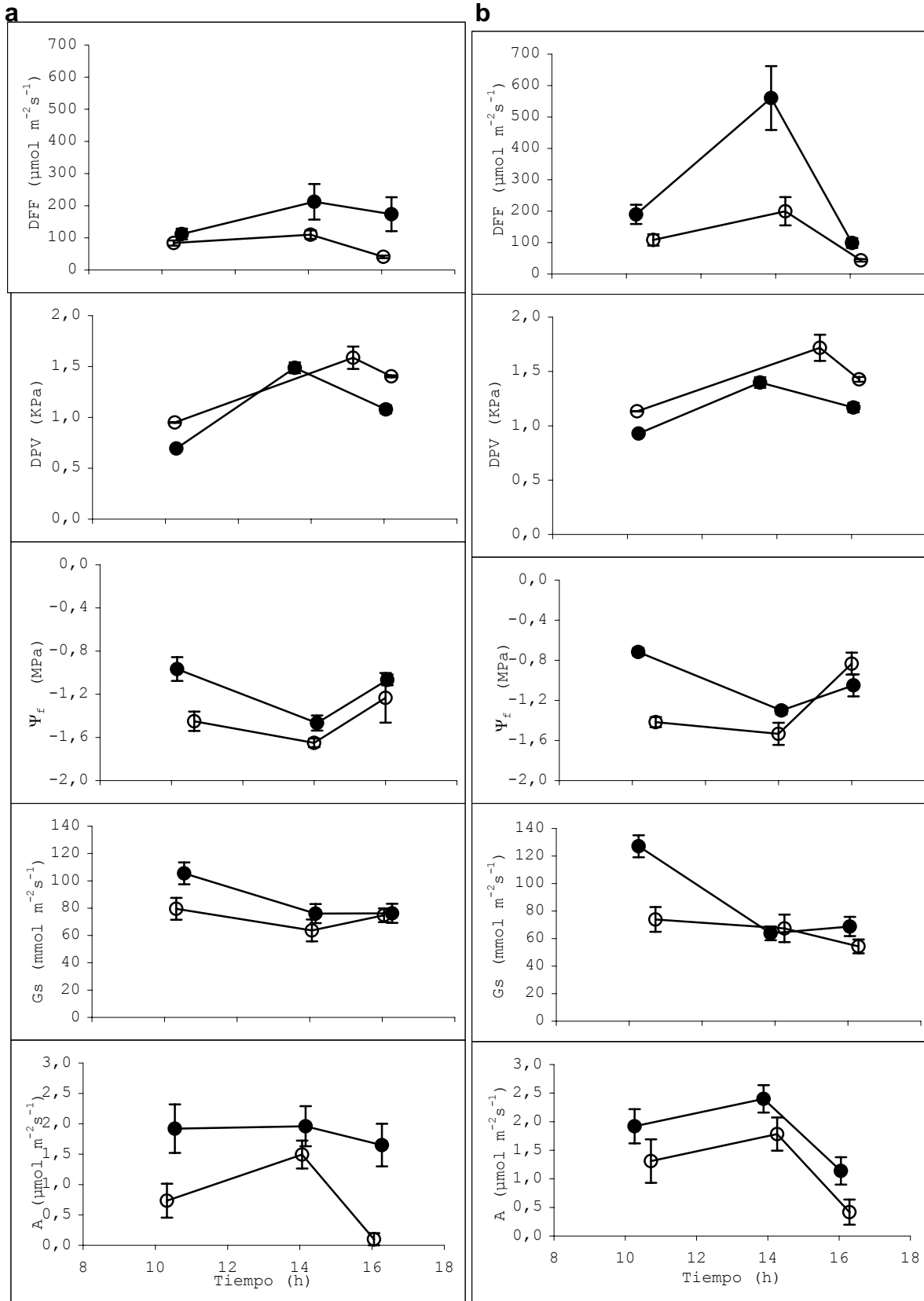


Figura 5. Cursos diarios de intercambio de gases y relaciones hídricas para *Theobroma cacao* de 4 (a) y 14 años (b) en el mes de menor (círculo vacío) y mayor precipitación (círculo lleno). Suelo con textura arcilloso-limoso (Parcela 4). Se presentan medias \pm ES.

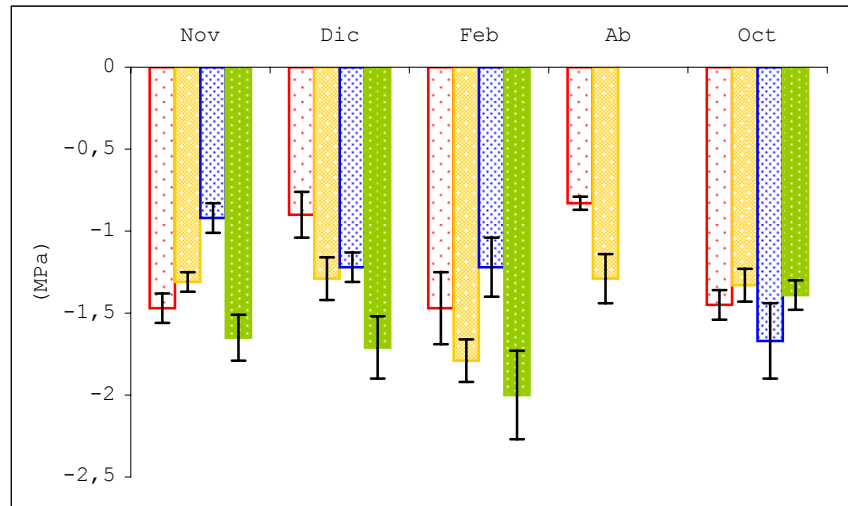
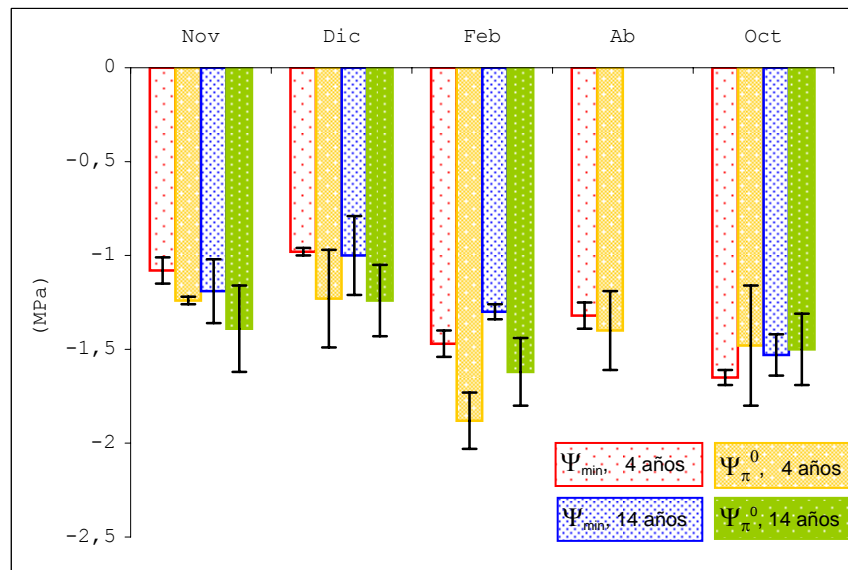
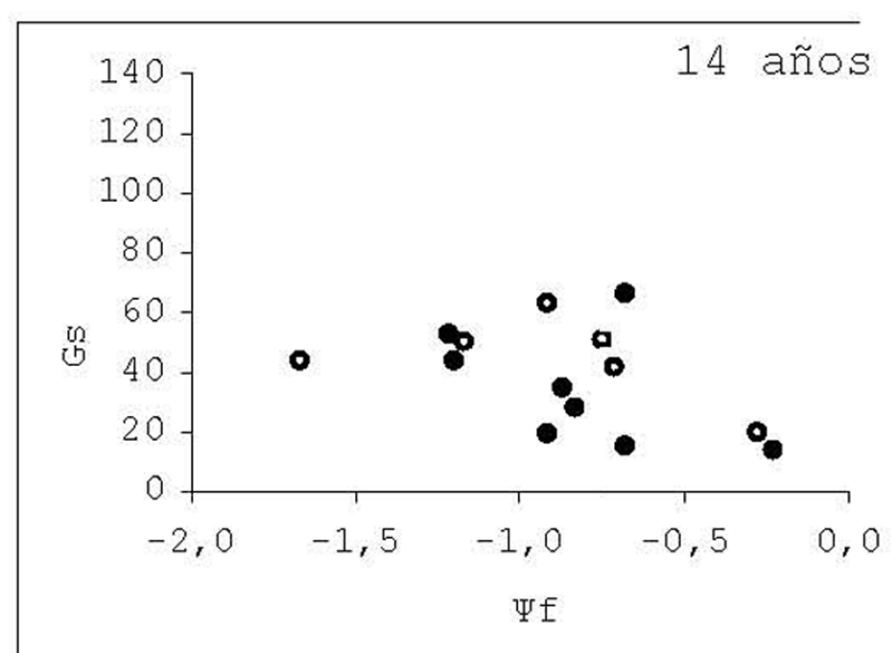
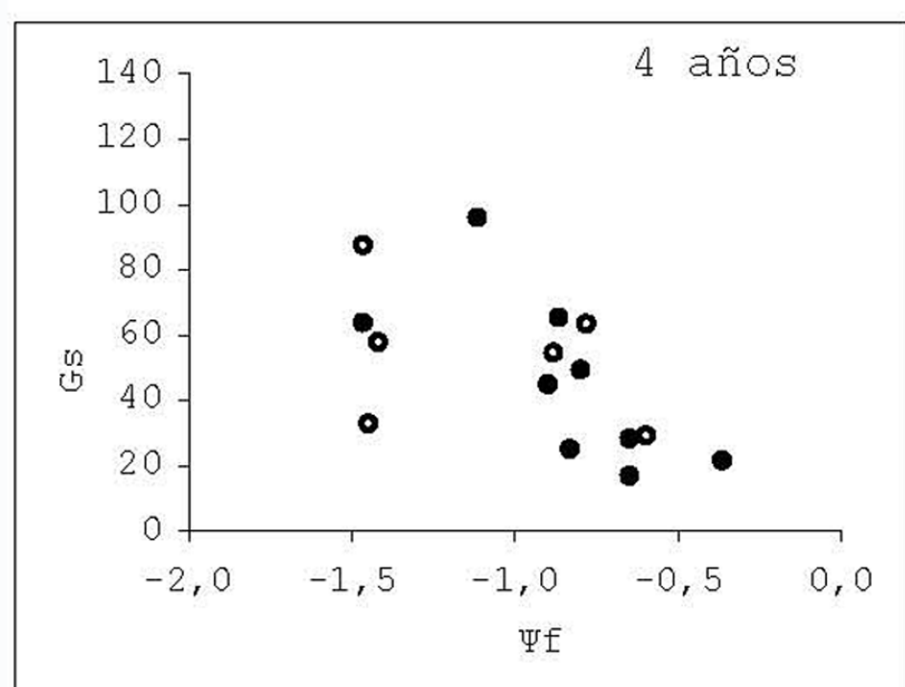
a**b**

Figura 6. Variación estacional del potencial hídrico foliar (Ψ_{min} , MPa) y potencial osmótico en el punto de pérdida (Ψ_{π}^0 , MPa) para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años. Suelo arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b). Se presentan med

a



b

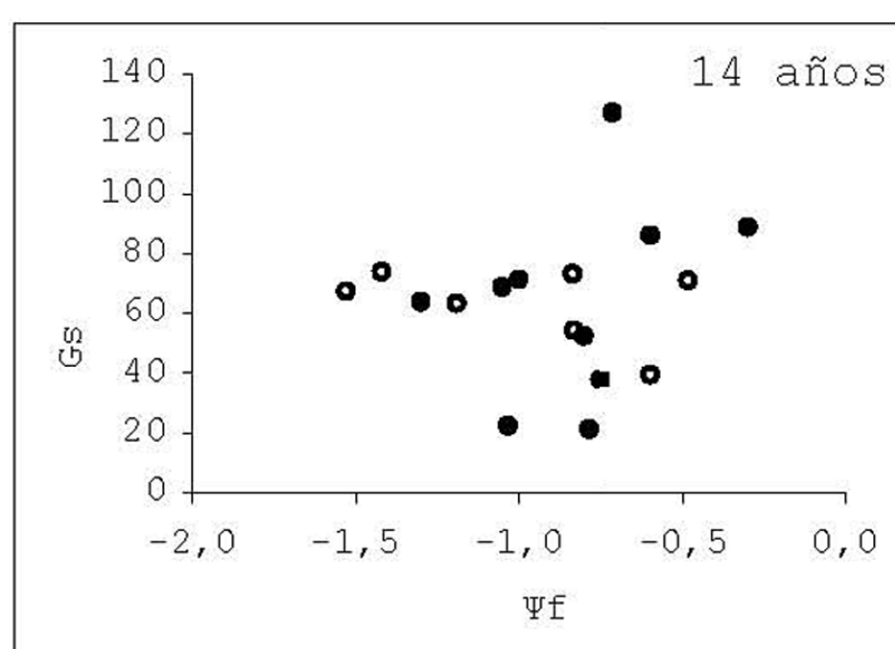
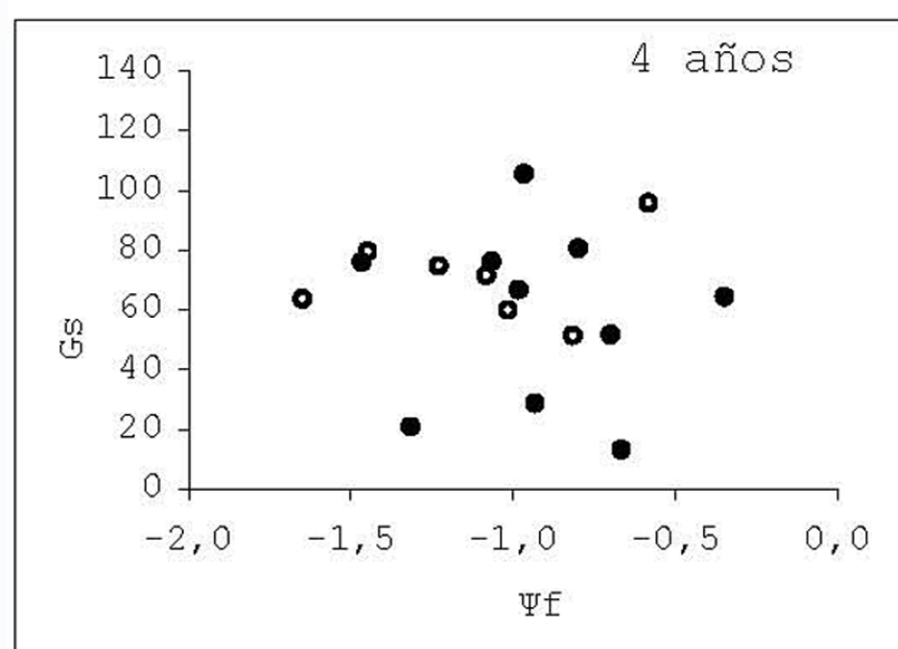
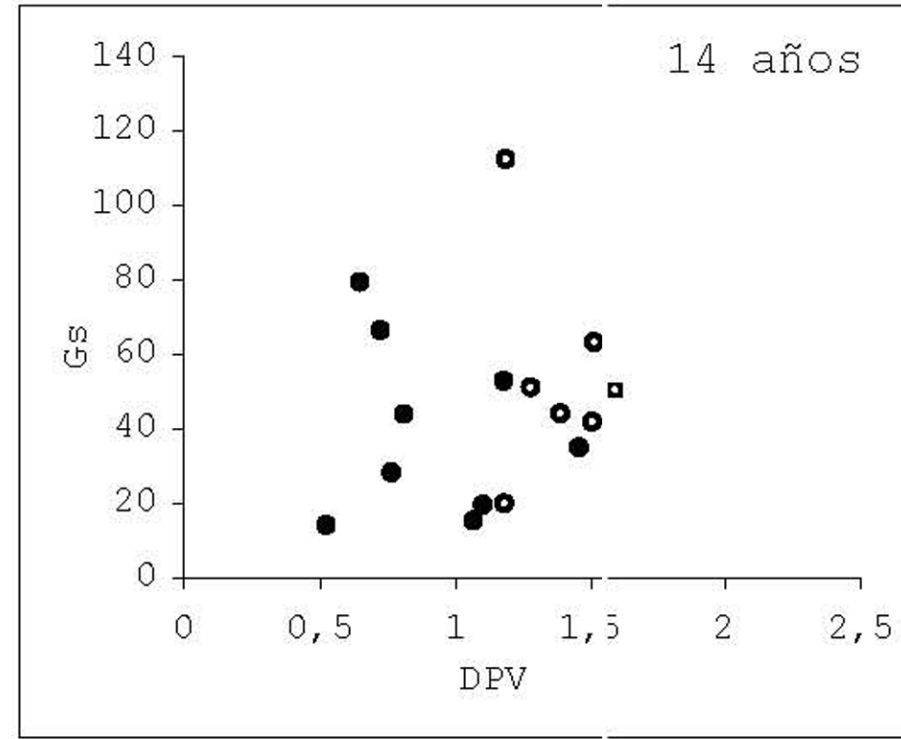
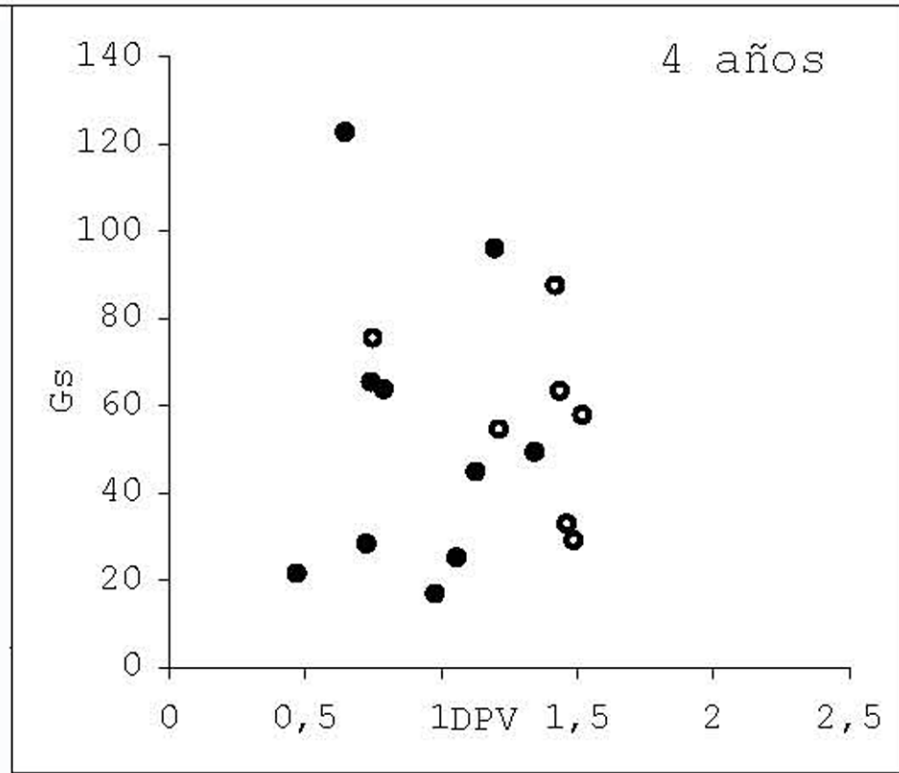


Figura 7. Relación entre conductancia estomática (G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y potencial hídrico foliar (Ψ_f , MPa) para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años en los meses de menor (círculo vacío) y mayor (círculo lleno) precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b).

a



b

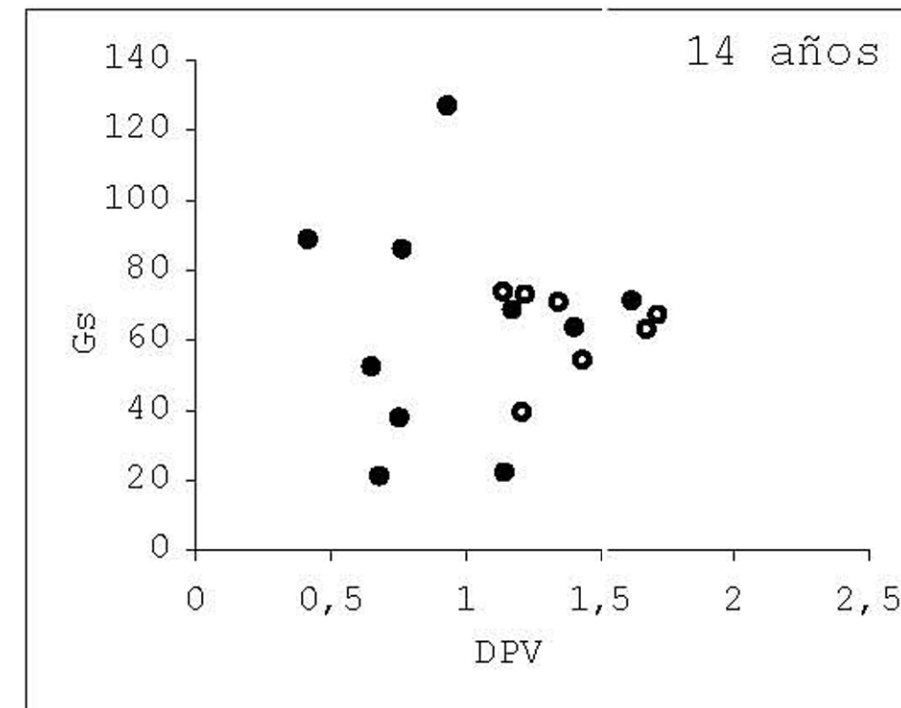
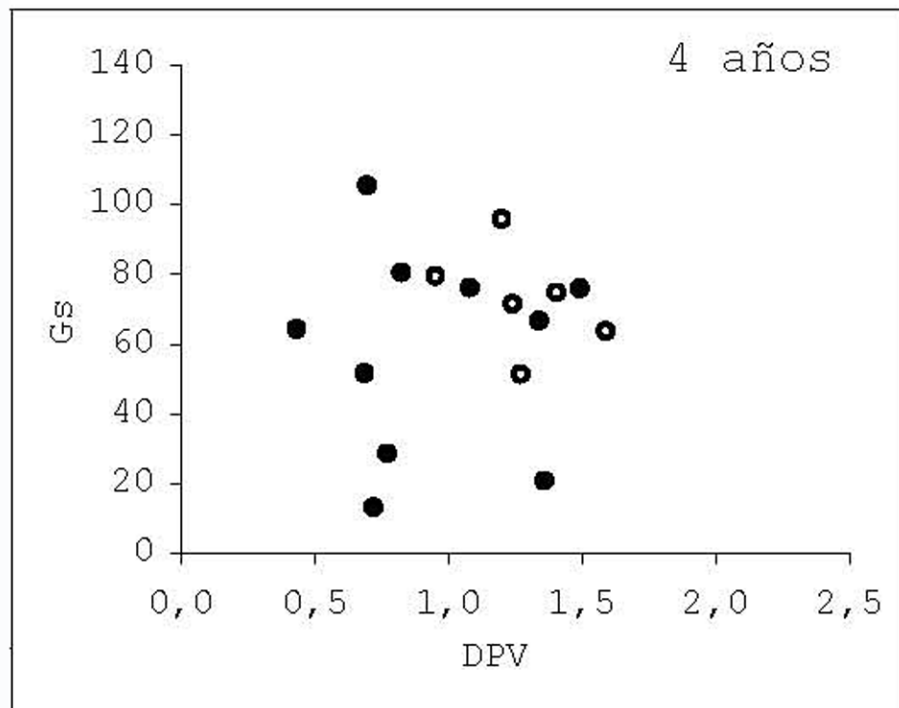
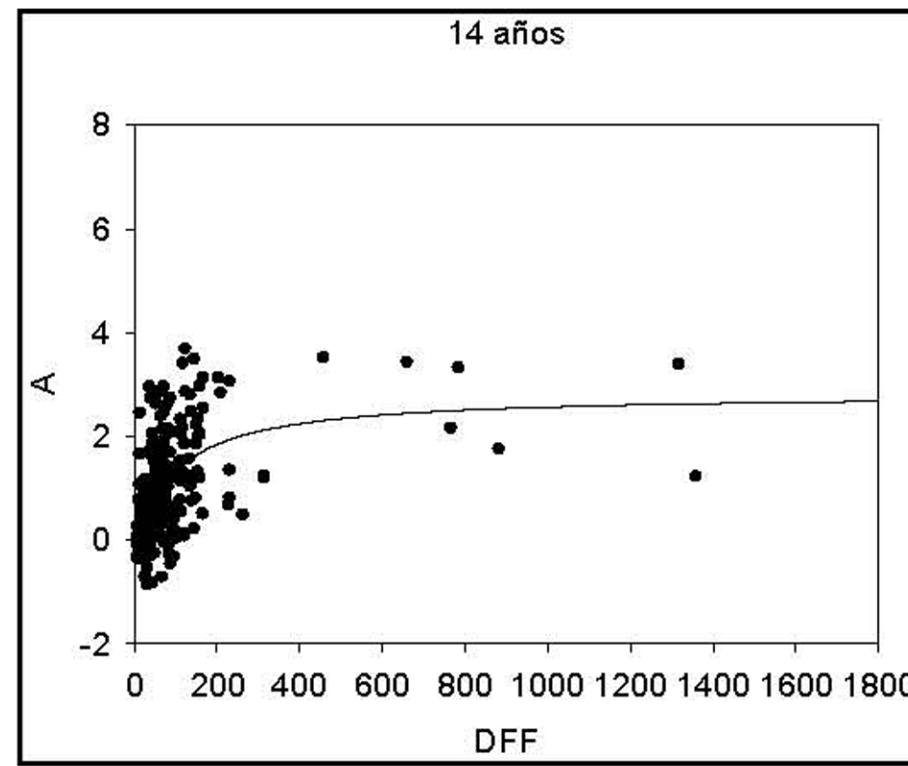
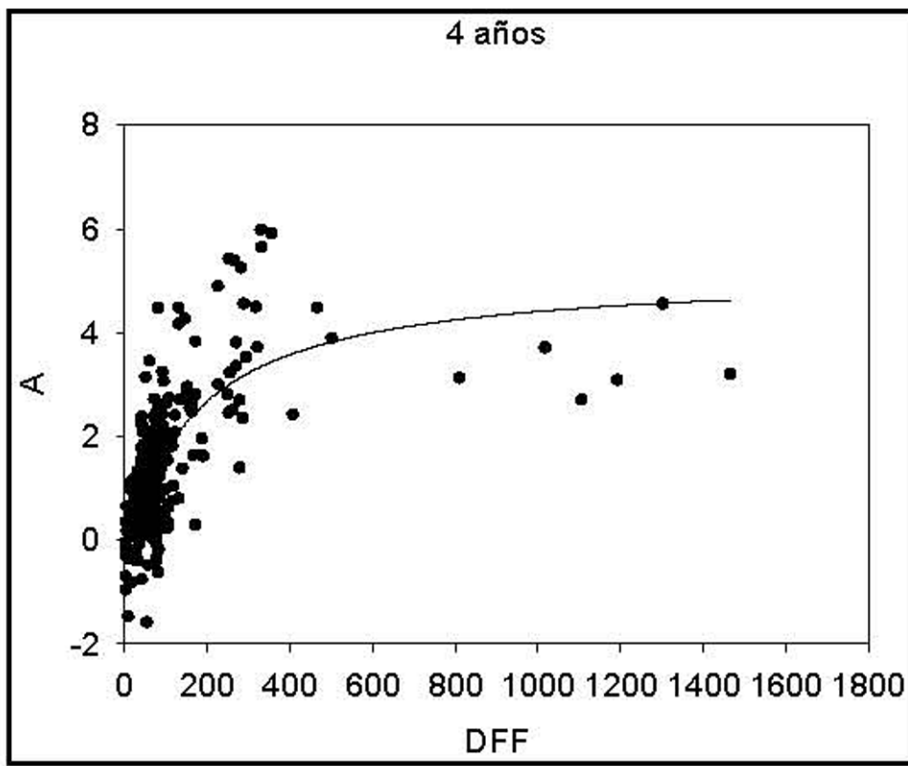


Figura 8. Relación entre conductancia estomática (G_s , $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y déficit de presión de vapor (DPV, KPa) para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años en los meses de menor (círculo vacío) y mayo (círculo lleno) precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b).

a



b

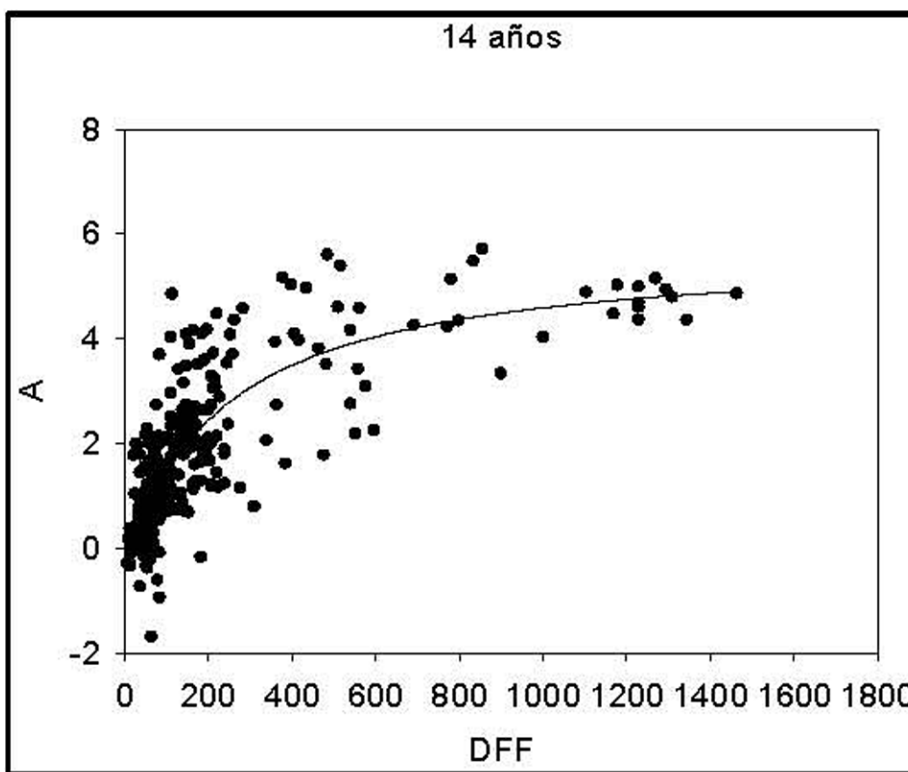
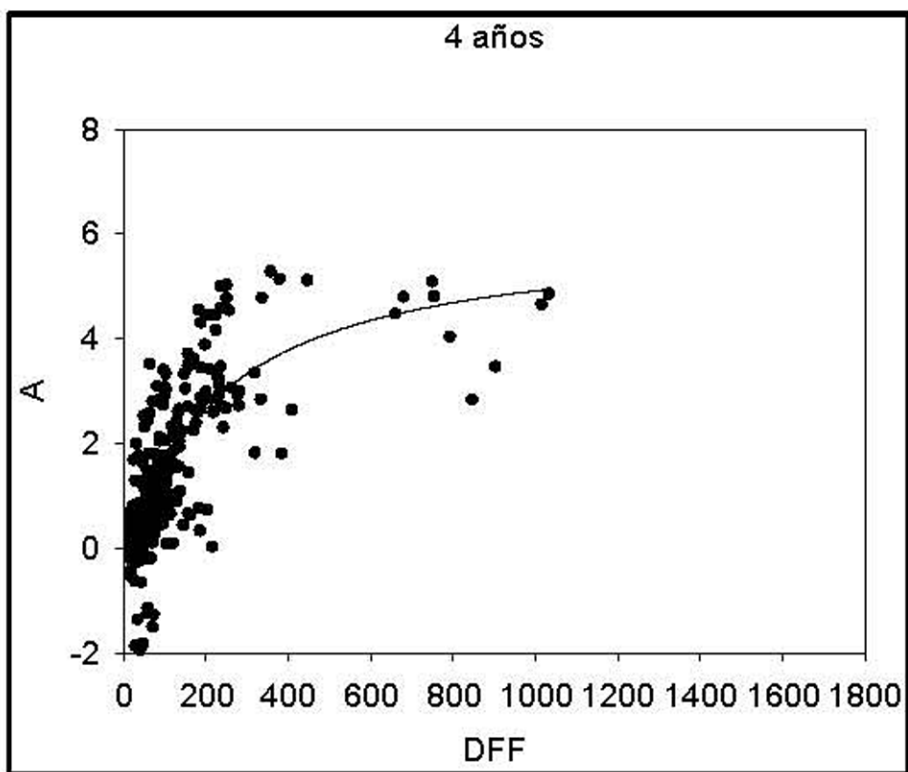


Figura 9. Relación entre asimilación de CO_2 (A , $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y densidad del flujo fotónico fotosintético (DFF, $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) para *Theobroma cacao* de 4 y 14 años. Los datos corresponden a todos los cursos diarios realizados en los meses de menor y mayor precipitación. Suelo franco-arenoso (a) y suelo arcilloso-limoso (b). La curva es descrita mediante la ecuación: (a) 4 años, $y = (5,1813 (-16,0121+x))/(-16,0121+172,8644+x)$, $r^2 = 0,57$; 14 años, $y = (2,8271 (-9,3902+x))/(-9,3902+101,6141+x)$, $r^2 = 0,34$. (b) 4 años, $y = (6,0436 (-24,1750+x))/(-24,1750+224,8920+x)$, $r^2 = 0,61$; 14 años, $y = (5,7247 (-20,5835+x))/(-20,5835+243,2401+x)$, $r^2 = 0,67$.