¿LA PLENA EXPOSICIÓN SOLAR PODRÍA REPRESENTAR VENTAJAS FISIOLÓGICAS PARA EL CULTIVO DE CACAO CRIOLLO?

COULD FULL SUN EXPOSURE REPRESENT PHYSIOLOGICAL ADVANTAGES FOR CRIOLLO COCOA CULTIVATION?

Tezara, Wilmer; Blanco-Flores, Héctor Alexander; Gómez-Vera, Pedro Pablo; Ríos Bolivar, Fabiola María; De Almeida Dos santos, Jenny Cristina; Fischer Castilla, Freddy Antonio; Reynel Chila, Víctor Hugo

Wilmer Tezara
wilmer.tezara@ciens.ucv.ve
Universidad Central de Venezuela, Venezuela
Universidad Técnica Luis Vargas Torres, Ecuador
Héctor Alexander Blanco-Flores
Universidad Central de Venezuela, Venezuela
Pedro Pablo Gómez-Vera
Universidad Central de Venezuela, Venezuela
Fabiola María Ríos Bolivar
Universidad Central de Venezuela, Venezuela
Jenny Cristina De Almeida Dos santos
Universidad Central de Venezuela, Venezuela
Centro Nacional de Tecnología Química (CNTQ), Venezuela
Freddy Antonio Fischer Castilla
Finca "Las Bromelias" , Venezuela
Víctor Hugo Reynel Chila
Universidad Técnica Luis Vargas Torres, Ecuador

Revista ESPAMCIENCIA
Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí, Ecuador
ISSN: 1390-8103
Periodicidad: Semestral
vol. 13, núm. 1, 2022
revista@espam.edu.ec

Recepción: 24 Marzo 2022
Aprobación: 27 Junio 2022

URL: http://portal.amelica.org/ameli/journal/527/5274203001/

DOI: https://doi.org/10.51260/revista_espamciencia.v13i1.299

Esta obra está bajo una Licencia Creative Commons Atribución-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional.

Resumen: En Venezuela se desconoce el desempeño fisiológico de los árboles adultos de cacao a plena exposición solar. Se evaluó el efecto a largo plazo de una alta densidad de flujo fotónico (DFF) sobre el potencial hídrico foliar (Y), índice de área foliar (IAF), intercambio gaseoso, actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII) y, contenido de pigmentos fotosintéticos en árboles adultos de cacao Ocumare 61 (OC-61), con el objetivo de conocer si el clon OC-61 tiene un buen desempeño fotosintético en plantas cultivadas a plena exposición solar (E) o si por el contario existe una desventaja fisiológica en comparación con las cultivadas en sombra (S); también se evaluaron hojas autosombreadas en cada condición (E+A y S+A). El clon OC-61 cultivado en E, mostró cambios significativos en algunos rasgos fisiológicos: menor Y, menor IAF, mayores tasas de fotosíntesis (A) y eficiencia de uso de agua (EUA), menor concentración intercelular de CO2 (Ci) y un menor contenido de clorofilas totales y de carotenoides. Se encontró una mayor tasa de transporte de electrones, eficiencia cuántica del PSII, coeficiente de extinción fotoquímica y no fotoquímica que explicarían parcialmente las mayores A en E; no hubo una disminución en la eficiencia cuántica máxima indicando la ausencia de fotoinhibición. El clon OC-61 es un cultivo tolerante a la sombra; sin embargo, los resultados indican que puede aclimatarse a una alta exposición solar, sin que ocurran daños al funcionamiento del PSII, lo que podría representar una ventaja fisiológica para el clon OC-61 cultivado en el área de estudio.

Palabras clave: fotoquímica, fluorescencia, fotosíntesis, sombra, exposición solar, cacao Abstract.

Abstract: In Venezuela, the physiological performance of adult cocoa trees under full sun exposure is unknown. The long-term effect of high photon flux density (PFD) on leaf water potential (Y), leaf area index (LAI), gas exchange, photochemical activity of PSII, and photosynthetic pigment content in adult cocoa trees of Ocumare 61 (OC-61) was evaluated, in order to know if OC-61 could have a good photosynthetic performance in plants grown in full sun (E) or if on the contrary there is a

physiological disadvantage compared to those grown in shade (S), self-shaded leaves were also evaluated in each condition (E +A and S+A). The OC-61 clone grown in E showed significant changes in some physiological traits: lower Y, lower IAF, higher rates of photosynthesis (A) and water use efficiency (WUE), lower intercellular CO2 concentration (Ci) and lower total chlorophyll, and carotenoid content. An increase in electron transport rate, PSII quantum efficiency, photochemical and non-photochemical extinction coefficient was found that would partially explain the higher A's in E; there was no decrease in maximum quantum efficiency indicating the absence of photoinhibition. Clone OC-61 is a shade tolerant crop; however, the results indicate that it can be acclimatized to high sun exposure without damage to PSII functioning, which could represent a physiological advantage for clone OC-61 grown in the study area.

Keywords: photochemistry, fluorescence, photosynthesis, shade, sun exposure, cocoa.

INTRODUCCIÓN

El cacao (Theobroma cacao L.) es un árbol tropical perteneciente a la familia Malvaceae, que presenta una distribución nativa que abarca los bosques lluviosos de la cuenca amazónica y otras áreas tropicales de Centro y Sur América (Zhang et al., 2009; Dostert et al., 2011).

Generalmente, el cacao se desarrolla bajo la sombra proporcionada por sistemas agroforestales (Baligar et al., 2008), adaptación adquirida por su crecimiento en los sotobosques en las aéreas de distribución nativas (Martins et al., 2014). En el establecimiento de un cultivo de cacao criollo, se requiere inicialmente de la sombra temporal para garantizar la supervivencia y desarrollo de las plántulas, ya que a una baja densidad de flujo fotónico (DFF) reduce el déficit hídrico y de nutrientes que se genera a plena exposición solar (De Almeida et al., 2018).

Cuando el cultivo de cacao crece bajo la sombra de otros árboles, generalmente se recomienda que la DFF que llega al dosel del cacao sea 60% de la luz solar total; sin embargo, hasta el momento no se ha llegado a un acuerdo universal (Jaimez et al., 2008). Se ha propuesto que el cacao no presenta la capacidad de adaptarse a altas DFF, ya que presenta rasgos fisiológicos típicos de especies umbrófilas (De Almeida et al., 2018). Sin embargo, se ha reportado que el cacao se desarrolla con éxito a plena exposición solar en Ecuador (Jaimez et al., 2018; Tezara Fernández et al., 2020), Brasil, Ghana y Costa de Marfil (Herzog, 1994).

Las condiciones climáticas en la costa de Ecuador, donde la mayor parte del año hay alta densidad de nubes y baja demanda evaporativa, favorece la posibilidad de cultivar cacao a plena exposición solar (Jaimez et al., 2018, 2021). Por el contrario, en plántulas de cacao criollo, en Venezuela cultivadas a alta DFF se reportó una desventaja fisiológica, que se tradujo en una menor tasa de crecimiento relativa; y en campo, en árboles adultos la alta exposición solar causó una reducción significativa de la eficiencia cuántica máxima del PSII (Fv/Fm) que ocasionó fotoinhibición crónica (De Almeida et al., 2018), similar a lo encontrado previamente en cacao forastero (Galyuon et al., 1996).

Se han estudiado diferentes parámetros fisiológicos: tasa neta de fotosíntesis (A), conductancia estomática (gs), eficiencia de uso de agua (EUA) y actividad fotoquímica del PSII, en clones de cacao ecuatorianos (Jaimez et al., 2022; Tezara-Fernández et al., 2020) y cacao criollo cultivados a plena exposición solar (De Almeida et al., 2018), encontrándose un aumento en A en respuesta a altas DFF, en cacaos ecuatorianos. En clones de cacao cultivados a plena exposición solar en Esmeraldas, se redujo significativamente el área

foliar específica y la Fv/Fm, mostrando cambios morfoanatómicos y regulación descendente del aparato fotoquímico, lo que sugirió la aclimatación de cacaos ecuatorianos a diferentes condiciones lumínicas (Tezara et al., 2015).

Tanto el exceso de sombra, como el exceso de luz pueden afectar el rendimiento del cultivo (Valladares & Niinemets, 2008). Sin embargo, las plantas han demostrado la capacidad de ajustar su morfología y fisiología en respuesta a las condiciones ambientales por plasticidad fenotípica (Matos et al., 2009). Estos cambios podrían observarse en algunos parámetros fisiológicos: A, gs, Fv/Fm, potencial hídrico (Y), concentración de pigmentos fotosintéticos, entre otros (De Almeida et al., 2018).

En la actualidad, a pesar de conocerse el éxito del establecimiento de plantaciones de cacao en plena exposición solar (Jaimez et al., 2021), en Venezuela se desconoce el desempeño fisiológico de los árboles adultos de cacao a plena exposición solar.

Se evaluó el desempeño fisiológico (Y, intercambio gaseoso, índice de área foliar (IAF), eficiencia fotoquímica y contenido de pigmentos fotosintéticos) de árboles adultos del clon OC-61 en condiciones de campo, con el objetivo de conocer si el clon OC-61 podría tener un buen desempeño fotosintético en plantas cultivadas a plena exposición solar (E) o si por el contario existe una desventaja fisiológica en comparación con plantas cultivadas en condiciones de sombra (S); y probar la hipótesis de si el clon OC-61 muestra una alta variación en la respuesta fotosintética a diferentes condiciones lumínicas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Área de estudio y diseño experimental

El estudio se realizó en la finca "Las Bromelias" ubicada en las costas del Estado Aragua, Venezuela (10°25'10.3"N y 67°46'48.2"W), área caracterizada por un régimen estacional monomodal: temporada de sequía (noviembre-abril) y lluvia (mayo-noviembre). Se evaluaron árboles adultos (14 años de edad) del clon de cacao, OC-61 clasificado como un cacao Criollo Moderno, es decir, Trinitario (híbrido entre el cacao Criollo y Forastero) de la selección del año 1945 (Motamayor et al., 2002). El OC-61 se caracteriza por una alta productividad y excelentes características sensoriales. La producción promedio del OC-61 reportada por el productor de la finca fue de 2500 a 4500 Kg ha-1.

Se evaluaron dos parcelas que presentaron un buen manejo agronómico, con fertilización orgánica, con suficiente riego, control de plagas, y enfermedades. En cada parcela los árboles de cacao están sembrados a una distancia de 3 x 3 m a una densidad de 1111 plantas por hectárea. En una de las parcelas los árboles se encontraban bajo la sombra (S) de unos árboles de Samán (Samanea Saman) entre las 10:00 am y 14:00 pm (máxima sombra), mientras que la otra los árboles se encontraban expuestos a plena exposición solar (E).

La unidad experimental estuvo constituida por dos parcelas: una con 290 árboles que se encontraban en S y la otra con 700 árboles en E. Las mediciones microclimáticas y fisiológicas se realizaron en hojas ubicadas en el dosel de árboles de cacao ubicados en la región central de cada unidad experimental en ambas condiciones S y E; además, se midieron hojas auto-sombreadas ubicadas dentro del dosel de los árboles de cacao en cada condición lumínica, es decir, sombra (S+A) y expuestas (E+A). En total hubo 4 tratamientos (A, E, S+A y E+A).

Condiciones microclimáticas

El microclima fue caracterizado en la región central de ambas parcelas, cerca de los árboles ubicados en cada condición (S y E). Se realizaron mediciones cada 30 minutos de la densidad de flujo fotónico (DFF), mediante el uso de un sensor cuántico (LICOR LI-250 A (Light Meter, USA), de la temperatura foliar (Tf),

con sensores de temperatura (YSI 04B0618-409B; Switch Craft LN4153-405) y un termómetro termistor (8402-10, Cole-Parmer Instrument Company); y el porcentaje de humedad relativa del aire (HR) con un higrómetro (Abbeon, Modelo AB167B). Adicionalmente se registraron medidas continuas por un lapso de dos meses de temperatura del aire (Ta) y de HR mediante el uso de un HOBO Pro V2 (Onset Computer Corporation, MA USA).

Índice de área foliar

Se determinó el índice de área foliar (IAF) en árboles ubicados en las parcelas de los tratamientos S y E del clon OC-61, mediante el uso de un analizador de dosel de plantas (PAC) (LAI-2200 C, Li-COR, Lincoln, NE, USA), En cada parcela se midieron 5 árboles ubicados en el centro de cada parcela, con dosel homogéneo, para ello la vara del sensor del PCA, complementada con una tapa de 90° para bloquear el operador del equipo y la copa de los árboles cercanos, se colocó a 80 cm sobre el nivel del suelo en la zona media de los árboles y se tomaran medidas con el sensor afuera del dosel y debajo en la dirección de los 4 puntos cardinales (Norte, Sur, Este y Oeste).

Estado hídrico

Se determinó el potencial hídrico foliar (Ψ) matutino entre las 6:00 y 7:00 am, del clon OC-61 de cinco hojas adultas totalmente expandidas de diferentes árboles ubicados en cada condición (S, E, E+A y S+A) con una cámara de presión PMS 200 (PMS Instruments Inc., Corvallis, OR).

Intercambio de gases

Las mediciones de los parámetros de intercambio de gases: tasa neta de fotosíntesis (A, μmol CO2 m-2 s-1), tasa de transpiración (Et; mmol H2O m-2 s-1), conductancia estomática (gs; mmol H2O m-2 s-1), concentración intercelular de CO2 (Ci; μmol mol-1) y eficiencia de uso de agua (EUA = A/Et; mmol CO2 mol H20-1); se realizaron en hojas adultas totalmente expandidas de 5 diferentes árboles (n = 5) ubicadas en el dosel (S y E) y dentro del dosel autosombreadas (E+A y S+A), con un analizador infrarrojo de gases portátil modelo CIRAS 2 (Pp Systems, Hitchin, RU). Las condiciones de medidas fueron: concentración ambiental de CO2 de 410 ± 5 μmol mol-1, 21 % de O2, 28 ± 1°C y una DFF saturante (1000 ± 20 μmol m-2 s-1).

Actividad fotoquímica del fotosistema II (PSII)

Los parámetros de fluorescencia de la clorofila a del PSII se determinaron en hojas provenientes de 4 árboles diferentes (n = 4) en cada condición (S, E, S+A y E+A), siguiendo el protocolo de Genty et al., (1989), las hojas fueron adaptadas por 2 minutos a 3 diferentes DFF (100, 500 y 1000 μmol m-2 s-1), utilizando un fluorímetro portátil (PAM 2100, WALZ, Alemania). Al amanecer se determinó la eficiencia cuántica máxima del PSII (#### = (## − ##)/##) en 40 diferentes hojas en cada tratamiento (n = 40), mientras que en hojas adaptadas a las diferentes DFF se determinó: la eficiencia cuántica relativa del PSII: F#### = (# ′ # − #)/# ′ #), el coeficiente de extinción fotoquímica: ## = (# ′ # − #)/(# ′ − # ′ #), el coeficiente de extinción no fotoquímica: ## = 1 −(# ′ # − ###)/(## − ##) y la tasa de transporte de electrones: (# = F#### × ### × # × #) (Krall & Edwards, 1992), donde "a" es la fracción de DFF absorbida por la hoja (considerada como 0,84) y "f" es la proporción de fotones absorbidos por el PSII (0,5 ya que ambos fotosistemas están involucrados de igual manera en el transporte lineal de electrones; e-).

Pigmentos fotosintéticos

Se determinó el contenido de las clorofilas a (Cla), b (Clb), clorofilas totales (Cla+b) y de carotenoides (Cx +c) en cinco hojas (n = 5) adultas totalmente expandidas en las que se evaluó previamente el intercambio gaseoso en cada tratamiento, según Bruinsma (1963) y Wellburn (1994). La extracción de pigmentos se realizó a partir de 3 discos por hoja de área conocida (1,54 cm2) las cuales fueron maceradas en frío con CaCO3 y fueron homogeneizadas en acetona 80 %. Se registró la densidad óptica de los extractos a cuatro longitudes de onda (λ; 470, 663, 652 y 645 nm) con un espectrofotómetro (Ultraspec Plus, Pharmacia LKB, UK). Las concentraciones se los diferentes pigmentos fotosintéticos se determinaron según las siguientes ecuaciones:

Cla = 12.7 A663 - 2.7 A645
Clb = 22.9 A645.- 4.7 A663
Cla+b = 27,8 A652
C(x+c) = (1000 A470 - 1.82 Cla - 85.02 Clb)/198

Se determinó el contenido de las clorofilas a (Cla), b (Clb), clorofilas totales (Cla+b) y de carotenoides (Cx+c) en cinco hojas (n = 5) adultas totalmente expandidas en las que se evaluó previamente el intercambio gaseoso en cada tratamiento, según Bruinsma (1963) y Wellburn (1994). La extracción de pigmentos se realizó a partir de 3 discos por hoja de área conocida (1,54 cm2) las cuales fueron maceradas en frío con CaCO3 y fueron homogeneizadas en acetona 80 %. Se registró la densidad óptica de los extractos a cuatro longitudes de onda (λ; 470, 663, 652 y 645 nm) con un espectrofotómetro (Ultraspec Plus, Pharmacia LKB, UK). Las concentraciones se los diferentes pigmentos fotosintéticos se determinaron según las siguientes ecuaciones:

Cla = 12.7 A663 - 2.7 A645
Clb = 22.9 A645.- 4.7 A663
Cla+b = 27,8 A652
C(x+c) = (1000 A470 - 1.82 Cla - 85.02 Clb)/198

Análisis estadístico

Todas las determinaciones fisiológicas se realizaron entre 4 y 5 plantas del clon OC-61 tomadas al azar en la región central de cada unidad experimental. Se utilizó Statistica versión 10.0 para realizar el ANOVA de una vía. La separación de medias se hizo con la prueba de Duncan a un nivel de significancia de $p<0,05$. Se utilizó el programa SigmaPlot 11,0 (Systat Software, Inc., San José, CA) para la elaboración de las gráficas.

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Microclima

Se observó que la mayor DFF fue alcanzada al mediodía (1900 ± 20 μmol m-2 s-1) en la parcela E; mientras que la sombra de los samanes redujo en un 53 % de DFF que incide sobre la parcela S (900 ± 30 μmol m-2 s-1). La reducción de la DFF fue de 41 ± 0,33 y 74 ± 0,09 % a las 10:00 y 13:00 respectivamente. Se encontraron las menores Ta y mayores HR en las primeras horas de la mañana en S. La HR fue relativamente alta a lo largo del día (~ 80 %) en ambas condiciones (S y E). La Ta estuvo comprendida entre 25-30 ± 0,5 °C (Figura 1). Las mayores Tf se observaron en el tratamiento E (33 ± 0,9 °C).

Las menores DFF, temperaturas, demanda evaporativa y mayor HR durante las primeras horas de la mañana en la condición de S, sugieren que efectivamente la sombra sirve como un amortiguador de las

variables microclimáticas en el área del cultivo, reduciendo estrés que se genera a plena exposición solar (De Almeida et al., 2018). Es importante señalar que la alta HR y por tanto relativamente baja demanda evaporativa en las costas del Estado Aragua, en Venezuela favorece la posibilidad de cultivar cacao a plena exposición solar en esta región, similar a lo reportado en cultivos de cacao en el Ecuador (Jaimez et al., 2018, 2021).

Índice de área foliar

El IAF fue significativamente mayor en los arboles ubicados en S (3,38 ± 0,04 m2 m-2) que los encontrados en E (2,89 ± 0,16 m2 m-2). Las diferencias observadas en IAF en OC-61 posiblemente son debidas las condiciones DFF de crecimiento. En árboles de cacao productivos, los valores de IAF reportados son muy variados desde 1,5 hasta 6 m2 m-2 en Ghana (Hutcheon, 1976); entre 3,7 y 5,7 m2 m-2 en Brasil (Alvim, 1977) y entre 2,3 y 3,8 m2 m-2, en CCN51 y ICS 95, en Colombia (Leiva-Rojas et al., 2019).

Un aumento significativo en IAF del 14,5 % en los árboles cultivados en S en comparación con E, indica una mayor área foliar capaz de absorber la mayor cantidad de luz en un hábitat limitado por las baja DFF, sugiriendo una repuesta de aclimatación a baja DFF.

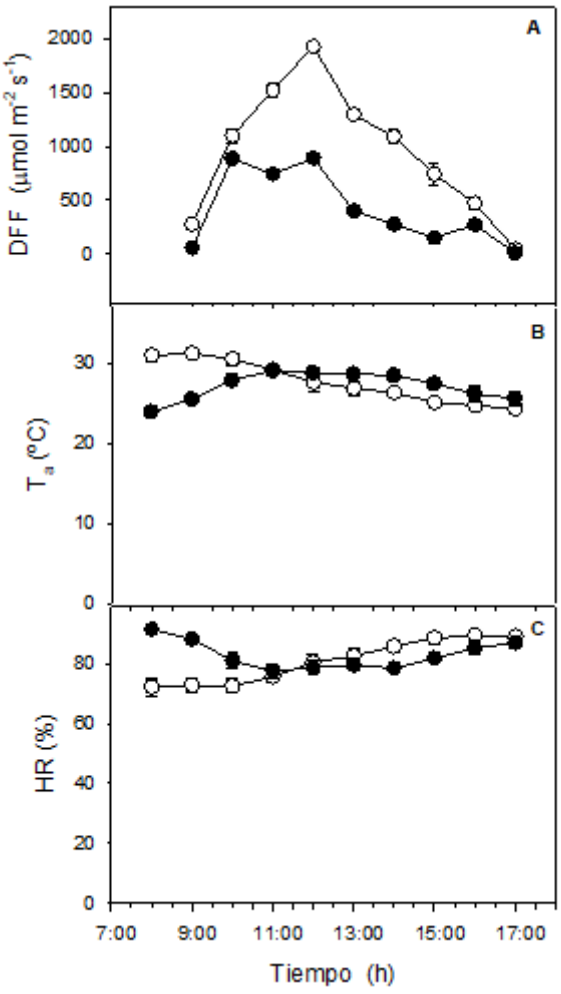

FIGURA 1.
Curso diario de las variables microclimáticas: A. Densidad de flujo fotónico; B. Temperatura del aire; C. Humedad relativa.
Las medidas realizadas en las dos diferentes condiciones del cultivo de cacao OC-61 a plena exposición solar (E, círculos abiertos) y en sombra (S, círculos cerrados). Los valores representados son los promedios ± error estándar de datos obtenidos durante un mes (n = 30).

Potencial hídrico

Los menores Ψ se observaron en hojas provenientes de árboles E (-0,34 MPa); mientras que los mayores Ψ (-0,21 MPa) se encontraron en S, S+A y E+A sin mostrar diferencias significativas, entre ellos (Figura 2).

Los árboles cacao en E mostraron menores valores de Y (-0,34 MPa) que los observados en S, debido a una mayor demanda evaporativa, que causó una mayor pérdida de agua por evapotranspiración en los individuos a plena exposición solar. Los Y observados en este estudio en todas las condiciones lumínicas estudiadas fueron similares a los reportados en 42 clones de cacaos trinitarios, criollos modernos y criollos del occidente de Venezuela en buena condición hídrica (Araque et al., 2012; Ávila-Lovera et al., 2016; Tezara et al., 2020).

Intercambio de gases

Los parámetros del intercambio gaseoso foliar (A, Et, gs, Ci y EUA) de OC-61 en los diferentes tratamientos (S, S+A, E y E+A) se muestran en la Figura 2. Se observó una mayor A (6-7 μmol m-2 s-1) en los tratamientos E y E+A en comparación con S y S+A (4 y 2 μmol m-2 s-1). La menor Et (1,2 mmol m-2 s-1) fue observada en E+A, sin observarse diferencias significativas en los otros tratamientos (S, S+A y E) mostrando un Et promedio de 1,7 mmol m-2 s-1. Similar tendencia fue observada en gs, se encontraron los menores valores de gs (100 mmol m-2 s-1) en E+A. Las menores Ci (208 μmol mol-1) se obtuvieron en E+A, mientras que los mayores valores (326-347 μmol mol-1) se observaron en S y S+A. La EUA fue 2 y 3 veces mayores en E +A y E que lo observado en S+A y S.

Los resultados de A y gs encontrados en E y E+A concuerdan con los reportados en árboles de cacao Criollos y Trinitarios, cultivados a diferentes intensidades lumínicas (Araque et al., 2012; De Almeida et al., 2016, 2018; Ávila-Lovera et al., 2016; Tezara et al., 2016). Los valores de A y gs medidos en plantas en E y S en el campo son similares a los reportados en otros clones de cacao forasteros bajo diferente condiciones crecimiento (Joly & Hahn, 1989; Miyaji et al., 1997; Daymond et al., 2011) y cacao ecuatoriano expuesto a plena exposición solar (Jaimez et al., 2018; Tezara Fernández et al., 2020). Se ha considerado las bajas A de las plantas cultivadas en sombra, como rasgos asociados a la tolerancia a la sombra, ya que no reciben las mismas DFF que las plantas cultivadas en plena exposición (Valladares & Niinemets, 2008).

La EUA fue 2 y 3 veces mayor en E+A y E que lo observado en S+A y S. Las mayores EUA en árboles expuestos fueron el resultado de altas A y una disminución en la transpiración en los árboles expuestos y hojas autosombreadas (E+A); una mayor EUA se traducirá en una mayor ganancia de carbono con una menor pérdida de agua, lo cual representa una optimización del uso de agua en árboles de OC-61 expuestos. Un aumento en DFF debería resultar en un aumento en EUA debido al aumento en A; sin embargo, el cacao de Chuao mostró una baja EUA en alta DFF, debido a daños fotoquímicos y reducción de A (De Almeida et al., 2018). La EUA puede disminuir si la disponibilidad de agua del suelo es un limitante de la A.

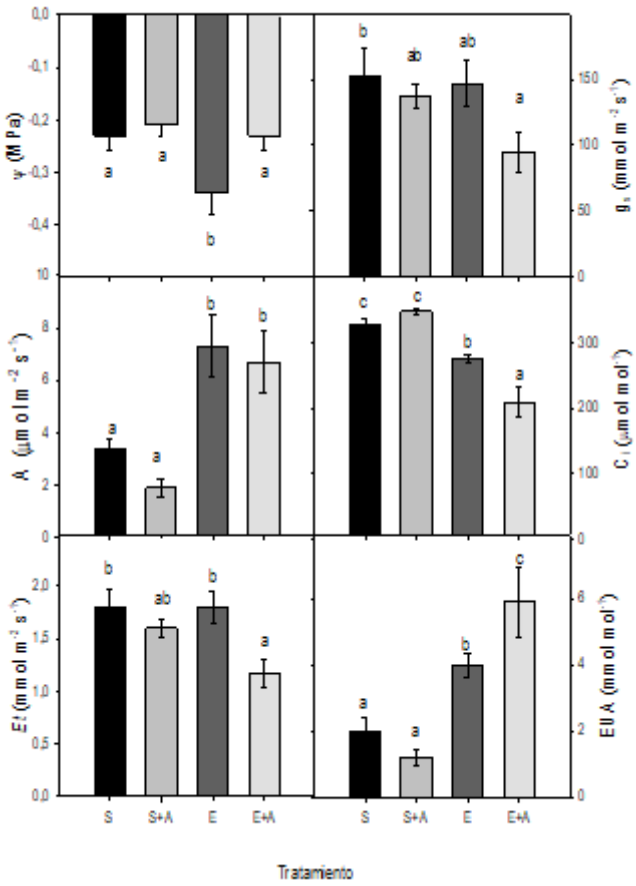

FIGURA 2
Potencial hídrico (Y), tasa fotosintética (A), transpiración (Et), conductancia estomática (gs), concentración intercelular de CO2 (Ci), eficiencia del uso de agua (EUA) en los árboles de cacao (OC-61) con los tratamientos: sombra (S), sombra con auto sombreado (S+A), expuesto (E), y expuesto con autosombreado (E+A).
Los valores representados son los promedios ± error estándar (n = 5). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos.

Actividad fotoquímica del PSII

No se encontraron diferencias significativas en Fv/Fm entre tratamientos; 0.807 ± 0,003 y 0,809 ± 0,003 en E y S, respectivamente. Los parámetros de actividad fotoquímica (J, FPSII, qP y qN) en árboles sometidos a los diferentes tratamientos (S, S+A, E y E+A) se muestran en la Figura 3. En la mayoría de los tratamientos, no hubo diferencias significativas en J entre tratamientos y la DFF de medida (100, 500, o 1000 μmol m-2 s-1); excepto en E, donde se obtuvo la mayor J (53 μmol e- m-2 s-1). Un patrón similar fue observado para FPSII, qP y qN los máximos valores fueron obtenido para el tratamiento E a una DFF de 1000 μmol m-2 s-1 (Figura 3).

En este estudio, Fv/Fm fue 0,81 indicando un buen funcionamiento del aparato fotoquímico, característicos de plantas sanas no sometidas a ningún estrés (Maxwell & Johnson, 2000). No se observaron diferencias significativas en Fv/Fm en el clon OC-61 entre los tratamientos (S y E); indicando que E no afectó negativamente la actividad fotoquímica, y por lo tanto no causó daño del aparato fotoquímico (fotoinhibición). Similares valores de Fv/Fm han sido reportado en cacao Forastero, en plántulas de cacao

Chuao cultivadas en invernadero a bajas DFF y plantas sombreadas en el campo (Daymond et al., 2011; Tezara et al., 2016; De Almeida et al., 2018). A diferencia, se han reportado bajos valores de Fv/Fm (0,66, 0,70 y 0,75) en plantas de cacao cultivadas a plena exposición solar, baja disponibilidad de fósforo y sequía; solo el estrés lumínico causó fotoinhibición (Galyuon et al., 1996; Araque et al., 2012; Ávila-Lovera et al., 2016).

El mayor J se encontró en plantas cultivadas en E medidos a alta DFF en comparación con plantas en S, S+A y E+A, sugiriendo que el valor obtenido de A para dicho tratamiento se encuentra relacionado con mayores FPSII y qP (la mayor cantidad de centros de reacción "abiertos"). Plantas sometidas a un alto DFF en el campo mostró aumentos en J con DFF en comparación con a aquellos medidos baja DFF, como se reportó en plántulas de cacao en el invernadero (De Almeida et al., 2018).

Un mayor transporte de electrones explica parcialmente las mayores tasas de fotosíntesis y por lo tanto mayor producción de fotoasimilados en E. Los máximos valores de J (53 µmol e- m-2 s-1) en plantas de OC-61 en E, fueron inferiores a los reportados en árboles de cacaos Criollo Modernos y Criollos (90 µmol e- m-2 s-1; De Almeida et al., 2018; Ávila-Lovera et al., 2016). Los bajos valores de A del cacao podrían explicarse en gran medida por el bajo J (Ávila-Lovera et al., 2016). Las mayores J estuvieron asociadas a mayores FPSII, qp y a un aumento de qN en plantas en E sugiere, que OC-61 fue eficiente disipando el exceso de energía en forma de calor, mostrando una regulación positiva del aparato fotoquímico (fotoprotección), similar a los cacaos Criollos en el occidente de Venezuela (Araque et al., 2012, Ávila-Lovera et al., 2016).

Contenido de pigmentos fotosintéticos

Los valores obtenidos de la Cla, Clb, Cla+b y Cx+c, en hojas de los árboles de cacao OC-61 en los tratamientos S, S+A, E y E+A se muestran en la Figura 4. Se encontró una mayor concentración de Cla en las hojas de los tratamientos (S, S+A, y E+A) en comparación con E, alcanzándose el valor más alto en S (32,4 ± 2,5 µg cm-2) y el más bajo en E (19,2 ± 1,4 µg cm-2).

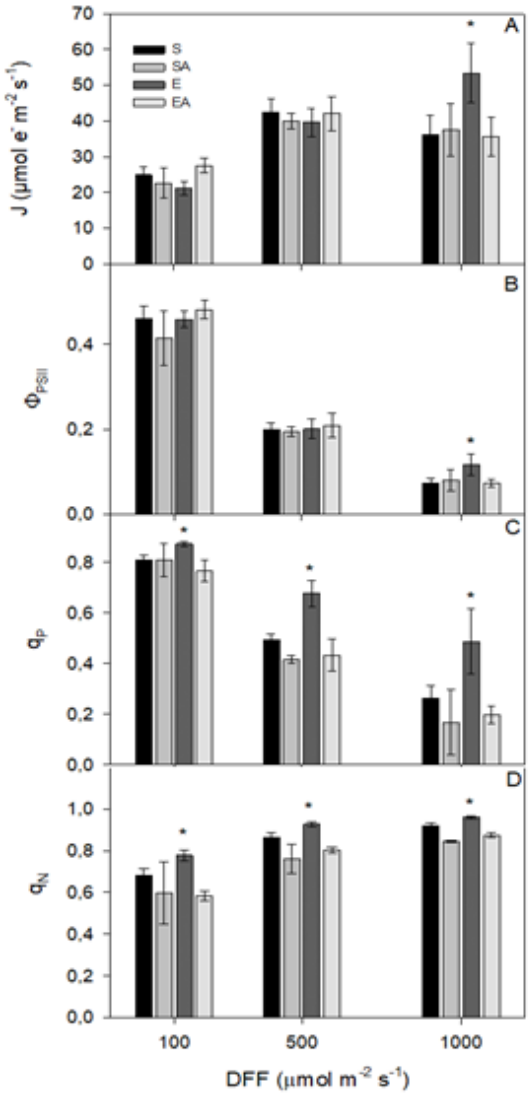

FIGURA 3

Transporte total de electrones (J), Eficiencia cuántica relativa del PSII (FPSII), Coeficiente de extinción fotoquímica (qP) y Coeficiente de extinción no fotoquímica (qN) determinados a tres diferentes densidades de flujo de fotones (DFF) en hojas provenientes de los árboles de cacao (OC-61) de los tratamientos S, S+A, E y E+A.

Los asteriscos indican diferencias significativas entre tratamientos.
Los valores representados son los promedios ± error estándar (n = 4).

La Clb y Cla+b, mostró un patrón similar, es decir mayores concentraciones en S (11,7 ± 0,9 y 42,9 ± 3,4 µg cm-2) que en E (6,9 ± 0.6 y 25,7 ± 1,9 µg cm-2), respectivamente. Se observó una mayor concentración Cx+c, en los tratamientos S y S+A en comparación con el tratamiento E, encontrándose el mayor valor en S (11,5 ± 0,5 µg cm-2) y el menor en E (7,9 ± 0,9 µg cm-2).

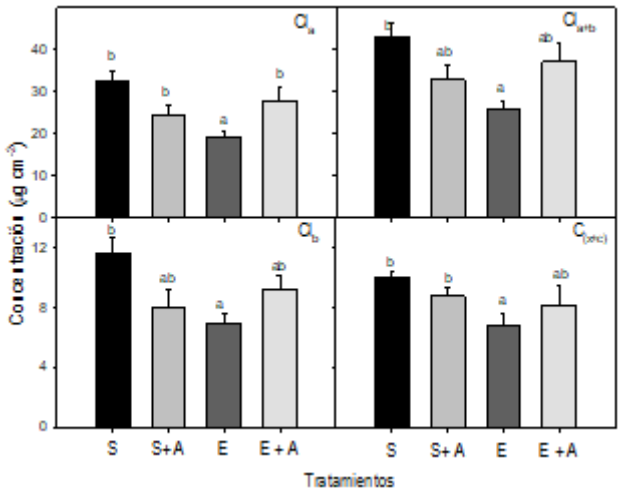

FIGURA 4
Concentración de clorofila a (Cla), clorofila b (Clb), clorofila total (Cla+b) y carotenoides totales (Cx+c), en hojas de los árboles de cacao (OC-61) en los tratamientos S, S+A, E y E+A.
Los valores representados son los promedios ± error estándar (n = 5). Las diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) entre tratamientos.

Las diferencias en el contenido de Cla+b entre los tratamientos S y E, se deben a las adaptaciones de las plantas de sombra para mejorar la capacidad de captura de luz (De Almeida et al., 2018). Esta respuesta de mayor contenido de clorofilas en S, permite a estos árboles ser más eficientes utilizando bajas DFF. El contenido de Cla+b fue similar a los reportados en cacaos venezolanos en campo en condiciones de sombra (Tezara et al., 2016), fueron más del doble que en clones Trinitario cultivado a 946 mmol m-2 s-1 (Bertolde et al., 2012) y solo la mitad de cacao Forastero cultivados en condiciones de invernadero a baja DFF (Daymond et al., 2011). El mayor contenido de Cx+c en S en comparación con E, pudo deberse al contenido de Cla +b, variable directamente proporcional con el número de los fotosistemas/complejos antena. Sin embargo, se esperaba un mayor contenido de Cx+c en árboles expuestos al ser más tolerantes a la exposición solar, contribuyendo a la fotoprotección de los fotosistemas (Valladares & Niinemets, 2008; De Almeida et al., 2018); probablemente con la concentración de Cx+c obtenida en E, se disipó de manera eficiente el exceso de energía y explicaría la ausencia de fotoinhibición en E.

La Cla+b fue similar a los encontrados en el cacao Chuao; mientras que el Cx+c fue el doble, probablemente para proporcionar fotoprotección (De Almeida et al., 2018). En el presente estudio la relación Cla+b/Cx+c se mantuvo constante; a diferencia de lo reportado en el cacao de Chuao, donde la alta DFF disminuyó la relación Cla+b/Cx+c producto de una reducción de Cla+b y un aumento de Cx+c, consistente con lo observado en especies con una menor tolerancia a la S (Valladares & Niinemets, 2008).

Se obtuvo una correlación positiva entre CX+C y Cla+b (r = 0,92) y entre CX+C y Cla (r = 0,90), sugiriendo que en OC-61, la relación Cla+b/CX+C (3,6) en los complejos colectores de luz de los fotosistemas fue similar en todas las condiciones.

No hubo diferencias significativas en las concentraciones de pigmentos fotosintéticos y los parámetros de fluorescencia de la clorofila entre los tratamientos S+A, S y E+A. Por el contrario, en los árboles cultivados a plena exposición solar (E), el contenido de pigmentos fotosintéticos fue menor en comparación con S+A, S y E+A; el J y FPSII fue mayor a una DFF de 1000 µmol m-2 s-1; mientras que, el qP y qN fueron más altos para E en los 3 DFF de medidas (100, 500 y 1000 µmol m-2 s-1). Estos resultado sugieren que la aclimatación de la hojas de árboles de OC-61 a estos ambientes de luz incidente, generaran una respuesta diferencial del aparato fotoquímico.

CONCLUSIONES

El cacao es considerado un cultivo tolerante a la sombra; en Venezuela, tradicionalmente es cultivado en el sotobosque con baja disponibilidad lumínica; sin embargo, el clon OC-61 cultivado a plena exposición solar mostró un buen desempeño fisiológico. Una reducción del 53% en la DFF que incide sobre el cacao OC-61, afectó significativamente el estado hídrico, intercambio gaseoso, actividad fotoquímica y concentración de pigmentos fotosintéticos.

Los árboles de cacao OC-61 mostraron cambios en los rasgos fisiológicos en respuesta a la plena exposición solar apoyando nuestra hipótesis de trabajo: mayores A, EUA, J, FPSII, qP; y una mayor disipación térmica en forma de calor; sin reducción en Fv/Fm indicando la ausencia fotoinhibición.

El cacao OC-61 es un cultivo tolerante a la sombra; sin embargo, los resultados indicaron que puede aclimatarse a plena exposición solar, sin que ocurran daños al funcionamiento del PSII; lo que podría representar una ventaja fisiológica; una mayor capacidad fotosintética y una mejor EUA se traduciría en una mayor producción de fotoasimilados lo cual podría representar una ganancia importante para lograr altos rendimientos.

Agradecimiento

Agradecemos a la Fundación Empresas Polar, CDCH-UCV PGE 03-036-2018/1, Corporación para el Desarrollo Científico y Tecnológico (CODECYT, S.A.) y FONACIT Nº 2019000026, por el apoyo financiero. Gracias a Freddy Fischer de la granja Bromelias, por permitirnos trabajar y desarrollar esta investigación en sus instalaciones.

LITERATURA CITADA

Alvim, P. de T. 1977. Cacao. In: Alv im P de T, Kozlowsky TT, eds. Ecophysiologv of Tropical Crops. *London: Academic Press*, 279-313.

Araque, O., Jaimez, R.E., Tezara, W., Coronel, I., Urich, R., Espinoza, W. 2012. Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile Criollo cacao cultivars (Theobroma cacao) during dry and wet seasons. Experimental Agriculture 48: 513 – 522.

Ávila-Lovera, E., Coronel, I., Jaimez, R., Urich, R., Pereyra, G., Araque, O., Chacón, I., Tezara, W. 2016. Ecophysiological traits of adult trees of Criollo cocoa cultivars (*Theobroma cacao* L.) from a germplasm bank in Venezuela. Experimental Agriculture 52: 137–153.

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

Bertolde F.Z., Almeida A-A.F., Pirovani C.P., Gomes F.P., Ahnert D., Baligar V.C., Valle R.R. 2012. Physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to flooding. Photosynthetica 50: 447–457.

Bruinsma, J. 1963. The quantitative analysis of chlorophylls a and b in plant extracts. Photochemistry and Photobiology 2(2): 241–249. doi:10.1111/j.1751-1097.1963.tb08220.x

Daymond, A., Tricker, P.J., Hadley, P. 2011. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. Biologia Plantarum 55: 99–104.

De Almeida, J., Tezara, W., Herrera, A. 2016 Physiological responses to drought and experimental water deficit and waterlogging of four clones of cocoa (*Theobroma cacao* L.) selected for cultivation in Venezuela. Agricultural Water Managment 171: 80–88.

De Almeida, J.; Herrera, A; Tezara W. 2018. Phenotypic plasticity to photon flux density of physiological, anatomical and growth traits in a modern Criollo cocoa clone. Physiologia Plantarum 166(3): 821–832.

Dostert, N., Roque, J., Cano, A., La Torre, M. I., Weigend, M. 2011. Hoja Botánica: Cacao (*Theobroma cacao* L.). Reporte técnico, Museo de Historia Natural. Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Primera edición.

Galyuon, I.K.A., McDavid, C.R., Lopez, F.B., Spencem J.A. 1996. The effect of irradiance level on cacao (*Theobroma cacao* L.). II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence. Tropical agriculture 73: 29–33

Genty, B., Briantais, J., Baker, N. 1989. The relationships between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. Biochimica et Biophysica 990:87–92.

Herzog, F. 1994. Multipurpose shade trees in coffee and cocoa plantations in Côte d'Ivoire. Agroforestry Systems 27: 259–267.

Hutcheon, W.W. 1976. Photosynthesis of cacao. Annual Report1973-74, Cacao Research Institute, Ghana, 186-190.

Jaimez, R.E., Tezara, W., Coronel, I., Urich, R. 2008 Ecophysiology of cocoa (*Theobroma cacao* L.): its management in agro forestry system. Suggestions for improvement in Venezuela. Revista Forestal de Venezuela 35 (2): 253 – 258.

Jaimez, R., Amores, F., Vasco, A., Loor, R., Tarqui, O., Quijano, G., Jiménez, J., Tezara, W. 2018. Photosynthetic response to low and high light of cacao growing without shade in an area of low evaporative demand. Acta biológica Colombiana. 23(1): 95–103.

Jaimez, R.E., Loor, R., Arteaga, F., Márquez, V., Tezara, W. 2021. Differential response of photosynthetic activity, leaf nutrient content and yield to long-term drought in cacao (*Theobroma cacao* L.) Accepted 03th December 2021 in Acta agronomica.

Jaimez. R.E., Barragan, L, Fernández-Niño, M., Wessjohann, L.A., Cedeño-Garcia, G., Sotomayor, Cantos, I., Arteaga, F. 2022. *Theobroma cacao* L. cultivar CCN 51: a comprehensive review on origin, genetics, sensory properties, production dynamics, and physiological aspects. PeerJ 10:e12676 http://doi.org/10.7717/peerj.12676.

Joly, R., Hahn, D. 1989. Net assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. Photosynthesis Research 21: 151–159.

Krall, J.P., Edwards, G.E. 1992. Relationship between photosystem II activity and CO. fixation in leaves. Physiologia Plantarum 86: 180 – 187.

Leiva-Rojas, E.I., Gutiérrez-Brito, E.E., Pardo-Macea C. J., Ramírez-Pisco R. 2019. Comportamiento vegetativo y reproductivo del cacao (*Theobroma cacao* L.) por efecto de la poda. Revista Fitotecnia Mexicana 42 (2): 137 – 146.

Martins, S. C. V., Galmés, J., Cavatte, P. C., Pereira, L. F., Ventrella, M. C., DaMatta, F. M. 2014. Understanding the low photosynthetic rates of sun and shade coffee leaves: bridging the gap on the relative roles of hydraulic, diffusive and biochemical constraints to photosynthesis. PlosOne 9: 1- 10.

Matos, F. S., Wolfgramm, R., Gonçalves, F. V., Cavatte, P., Ventrella, M., DaMatta, F. M. 2009. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. Environmental and Experiment Botany 67: 421–427.

Maxwell, K., Johnson, G. 2000. Chlorophyll fluorescence a practical guide. Journal Experimental Botany 51: 659–668.

Miyaji, K.L., da Silva, W.S., Alvim, P.D.T. 1997. Productivity of leaves of a tropical tree, Theobroma cacao, grown under shading. Relation to leaf age and light conditions within the canopy. New Phytologist 137: 463–472.

Motamayor, J., Risterucci, A., Lopez, P., Ortíz, C., Moreno, A., Lanaud, C. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. Heredity 89: 380-385.

Tezara, W., De Almeida, J., Valencia, E., Cortes, J., Bolaños, M. 2015. Actividad fotoquímica de clones élites de cacao (*Theobroma cacao* L.) ecuatoriano en el Norte de la Provincia Esmeraldas. Investigación y Saberes IV 3: 37-52.

Tezara, W., Urich, R., Jaimez, R., Coronel, I., Araque, O., Azocar, C., Chacón, I. 2016. Does Criollo cocoa have the same ecophysiological characteristics as Forastero? Botanical Sciences 94(3): 563–574.

Tezara, W., Pereyra, G., Ávila-Lovera, E., Herrera A. 2020. Variability in physiological responses of venezuelan cacao to drought. Experimental Agriculture 56: 407–421. doi:10.1017/S0014479720000058.

Tezara Fernández, W., Valencia Caicedo, EE, Reynel Chila, V.H., Bolaños Ortega, M.J., Blanco-Flores, H. 2020. Actividad fotosintética de 10 clones de cacao nacional y su relación con el rendimiento. Revista ESPAMCIENCIA 11(1): 19-27.

Valladars, F., Niinemets, Ü. 2008. Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 38: 237–257.

Wellburn, A. 1994. The spectral determination of chlorophylls a and b, as well as total carotenoids, using various solvents with spectrophotometers of different resolution. Journal Plant Physiology 144: 307 – 313.

Zhang, D., Boccara, M., Motilal, L., Mischke, S., Johnson, E. S., Butler, D. R., Bailey, B., Meinhardt, L. 2009. Molecular characterization of an earliest cacao (*Theobroma cacao* L.) collection from Upper Amazon using microsatellite DNA markers. Tree Genetics Genomes 5(4): 595–607.