



CURVAS DE RESPUESTA FOTOSINTÉTICA A LA LUZ: ELUCIDANDO LA CAPACIDAD FOTOSINTÉTICA DE PLANTAS DE CACAO (*THEOBROMA CACAO L.*) ACLIMATADAS A LUZ SOLAR PLENA EN CUNDINAMARCA, COLOMBIA

PHOTOSYNTHETIC LIGHT RESPONSE CURVES: ELUCIDATING THE PHOTOSYNTHETIC CAPACITY OF CACAO PLANTS (*THEOBROMA CACAO L.*) TO FULL SUN LIGHT IN CUNDINAMARCA, COLOMBIA

¹ MAYRA ANDREINA OSORIO ZAMBRANO¹, ¹ LOYLA RODRÍGUEZ PÉREZ^{1*}, ¹ RAFAEL SIERRA RÍOS², AND ¹ WILSON TERÁN¹

¹ Biología de Plantas y Sistemas Productivos, Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana, Bogotá, Colombia.

² Geoambiente SAS.

*Autor de correspondencia: loyla.rodriguez@javeriana.edu.co

Resumen

Antecedentes: El cacao es un cultivo del neotrópico de importancia económica mundial, de uso ancestral en las culturas precolombinas. Se considera una especie de sombra, aunque algunos genotipos híbridos pueden crecer a plena exposición solar. Esta capacidad de tolerar diferentes niveles de luz varía, pudiendo aprovecharse para optimizar el rendimiento de los cultivos.

Preguntas: ¿Existen diferencias en la capacidad fotosintética de los clones de cacao ICS60, TSH565, FEAR5, CCN51 y EET8 frente a diferentes niveles de densidad de flujo fotónico (DFF)?

Especie de estudio: *Theobroma cacao* L.

Sitio y años de estudio: Estación Bambusa. Pacho, Cundinamarca, Colombia. Octubre 2021.

Métodos: Se hicieron curvas de respuesta fotosintética a la DFF en plantas de dos años de edad que crecieron expuestas a la luz solar. Se evaluó el funcionamiento del fotosistema II (PSII) a partir de las variables de la fluorescencia de la clorofila.

Resultados: Se encontraron diferencias significativas en la capacidad fotosintética de los clones, siendo CCN51 el que presentó la mayor capacidad fotosintética a mayor cantidad de DFF, mientras que el clon TSH565 mostró mejor capacidad fotosintética a baja DFF. La actividad fotoquímica fue similar entre clones, sin evidencia de afectación al PSII, sugiriendo ausencia de photoinhibición bajo las condiciones evaluadas.

Conclusión: Estos resultados podrían guiar y recomendar el uso y aprovechamiento de estos clones bajo condiciones específicas de luz. El conocimiento generado contribuye a la implementación de prácticas de manejo que optimicen el uso de la DFF disponible para aumentar las tasas fotosintéticas, y conjuntamente, impactar en mayores rendimientos.

Palabras clave: curvas de respuesta a la luz, eficiencia cuántica, eficiencia del PSII, punto de saturación de luz, punto de compensación de luz, respuesta fotosintética.

Abstract

Background: Cacao is a neotropical crop of global economic importance, renowned for its ancestral use by pre-columbian cultures. Native to the Amazonian tropical rainforest, it is considered as a shady tree, although some hybrid genotypes can grow under full sun exposure. This ability to support different light levels vary from one clone to another and may be exploited to optimize crop yield.

Questions: Are there differences in photosynthetic capacity under different levels of photon flux density (PFD) between ICS60, TSH565, FEAR5, CCN51 and EET8 cacao clones?

Studied species: *Theobroma cacao* L.

Study site and dates: Estación Bambusa. Pacho, Cundinamarca, Colombia. October 2021.

Methods: Physiological parameters were measured and analyzed under full light condition in two years-old cacao plants, to obtain photosynthetic response light curves. Functioning of the photosystem II (PSII) was evaluated through chlorophyll fluorescence parameters.

Results: Significant differences were found in photosynthetic capacity at full sunlight exposition amongst clones, CCN51 showing the highest capacity for using high light, whereas TSH565 showed high photosynthetic capacity at lower PFD. On the other hand, the photochemistry activity was similar between clones, without evidence of PSII impairment, suggesting absence of photoinhibition under the conditions evaluated here.

Conclusion: The responses found could guide and recommend the use and exploitation of these clones under specific in-field light conditions. The generated knowledge contributes to the implementation of adequate management practices that are aimed at optimizing the efficiency in the use of available PFD for enhancing photosynthetic rate, and, jointly, impact higher yields.

Key words: light response curves, light saturation point, light compensation point, photosynthetic response, PSII efficiency, quantum efficiency.



El cacao (*Theobroma cacao* L.) es una especie vegetal originaria de los bosques húmedos tropicales de Sudamérica (Motamayor *et al.* 2002), que produce semillas de gran demanda para la industria del chocolate, y con potencial adicional para otras industrias como la cosmética y farmacéutica (Mejía & Arguello 2000, Carr & Lockwood 2011, Wickramasuriya & Dunwell 2018). Para el 2019, el cacao alcanzó una producción mundial de 5.5 millones de toneladas, de las cuales Sur y Centroamérica produjeron 811,454 toneladas, proyectándose un importante incremento en la demanda de materia prima y subproductos en las próximas décadas para el sector cacaotero (Voora *et al.* 2019, FAOSTAT 2021).

En Colombia y otros países productores, el cultivo de cacao se constituye como un importante medio de subsistencia para los pequeños agricultores, garantizando una fuente de ingresos rentable y estable, por lo que ha sido priorizado como fundamental en los programas de sustitución de cultivos ilícitos y de desarrollo rural sostenible (Osorio-Guarín *et al.* 2017, Rodriguez-Medina *et al.* 2019). Así, entre los retos de esta cadena productiva están incrementar el área de siembra en las zonas de producción y el rendimiento, así como renovar los cacaotales existentes y optimizar prácticas de siembra (arreglos agroforestales) y manejo sostenible del cultivo, utilizando materiales regionales e introducidos mejorados o seleccionados (Osorio-Guarín *et al.* 2017, Rodriguez-Medina *et al.* 2019). Sin embargo, los materiales de cacao seleccionados y recomendados para la siembra en zonas de producción de Colombia no han sido caracterizados suficientemente en cuanto a su comportamiento fisiológico y respuesta fotosintética bajo condiciones edafoclimáticas locales. Por ejemplo, las condiciones de intensidad de luz, que son determinantes para que los materiales de cacao sembrados expresen su potencial genético y puedan alcanzar tasas de fotosíntesis máxima (Schroth *et al.* 2016, Medina & Laliberte 2017, Lahive *et al.* 2019). Esta falta de conocimiento en las respuestas fisiológicas puede conllevar a no identificar el estrés en las plantas de cacao, el cual se presenta cuando la intensidad lumínica no es óptima debido a que limita la fotosíntesis y la ganancia de carbono requerida para el crecimiento y desarrollo de órganos vegetativos y reproductivos, afectando el rendimiento (Taiz *et al.* 2014, Lambers & Oliveira 2019).

Tradicionalmente, *Theobroma cacao* es considerada una especie vegetal adaptada a condiciones de sombra (sotobosque), que no tolera altas intensidades de luz, y en cuyo ecosistema de origen, el bosque amazónico, las plantas crecen debajo de especies arbóreas de mayor altura (Motamayor *et al.* 2000, Almeida & Valle 2007, Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018, Tezara *et al.* 2020a). Es por esto por lo que, en países productores de América es frecuente cultivar el cacao en sistemas agroforestales, asociado con otras especies como plátano u otras especies frutales y maderables que permiten generar condiciones de sombra (Schwendemann *et al.* 2010, Abdulai *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018). Consecuentemente, la distribución y arreglo de siembra de las plantas en estos sistemas agroforestales modifican las condiciones microclimáticas de luz, humedad relativa, temperatura y déficit de presión de vapor, lo cual conlleva a cambios en la respuesta y comportamiento de rasgos fisiológicos relacionados con la fotosíntesis (Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018).

No obstante, en Colombia, Brasil, Ecuador, así como en los principales países africanos productores de cacao, también se ha informado de materiales (clones) con capacidad de aclimatación a altos niveles de radiación solar, lo que permite alcanzar mayores tasas fotosintéticas y por lo tanto incrementar el rendimiento (Galyon *et al.* 1996, Miyaji *et al.* 1997, Uribe *et al.* 2000, Acheampong *et al.* 2013, Tezara *et al.* 2015, Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et al.* 2019, Tezara *et al.* 2020b).

De esta forma, se propone que la plasticidad fenotípica del cacao en respuesta a la DFF está relacionada con el comportamiento de los parámetros fisiológicos y bioquímicos, más que con parámetros morfo-anatómicos, confiriendo a las plantas la capacidad para absorber y utilizar eficientemente las diferentes intensidades de radiación solar (Almeida *et al.* 2014, De Almeida *et al.* 2019). En este sentido, es relevante adelantar investigaciones orientadas a caracterizar la respuesta y comportamiento fotosintético de plantas de cacao empleadas comercialmente, a diferentes intensidades lumínicas, debido a que, a pesar de la importancia de estos rasgos, este conocimiento es escaso, específicamente para la mayoría de los clones objeto de este estudio (Baligar *et al.* 2008, Tezara *et al.* 2016).

Así, se planteó la pregunta: ¿Existen diferencias en la capacidad fotosintética de los clones de cacao ICS60, TSH565, FEAR5, CCN51 y EET8 frente a diferentes niveles de DFF? La hipótesis planteada considera que los

clones evaluados tienen diferentes niveles de eficiencia en la utilización de la luz y que, contrariamente a lo esperado para cultivos de sombra, algunos de estos podrían tolerar altos niveles de DFF.

Materiales y Métodos

Zona de estudio. Las plantas de cacao evaluadas permanecieron en condiciones de invernadero durante un año en la Estación productiva Bambusa, de la empresa Geoambiente SAS, localizada en Pacho (Cundinamarca-Colombia); posteriormente, las plantas fueron trasladadas fuera del invernadero y se sometieron a condiciones de exposición solar plena ($907 \pm 122 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio; [Figuras 1D y 1E](#)) durante un año, previo al período de evaluación. La localidad se ubica en las coordenadas geográficas $5^{\circ} 07' 50''$ N y $74^{\circ} 09' 30''$ W, a una altitud de 1,350 m snm y corresponde a un clima de bosque seco premontano, con una temperatura media anual de 24°C y humedad relativa de 60 %.

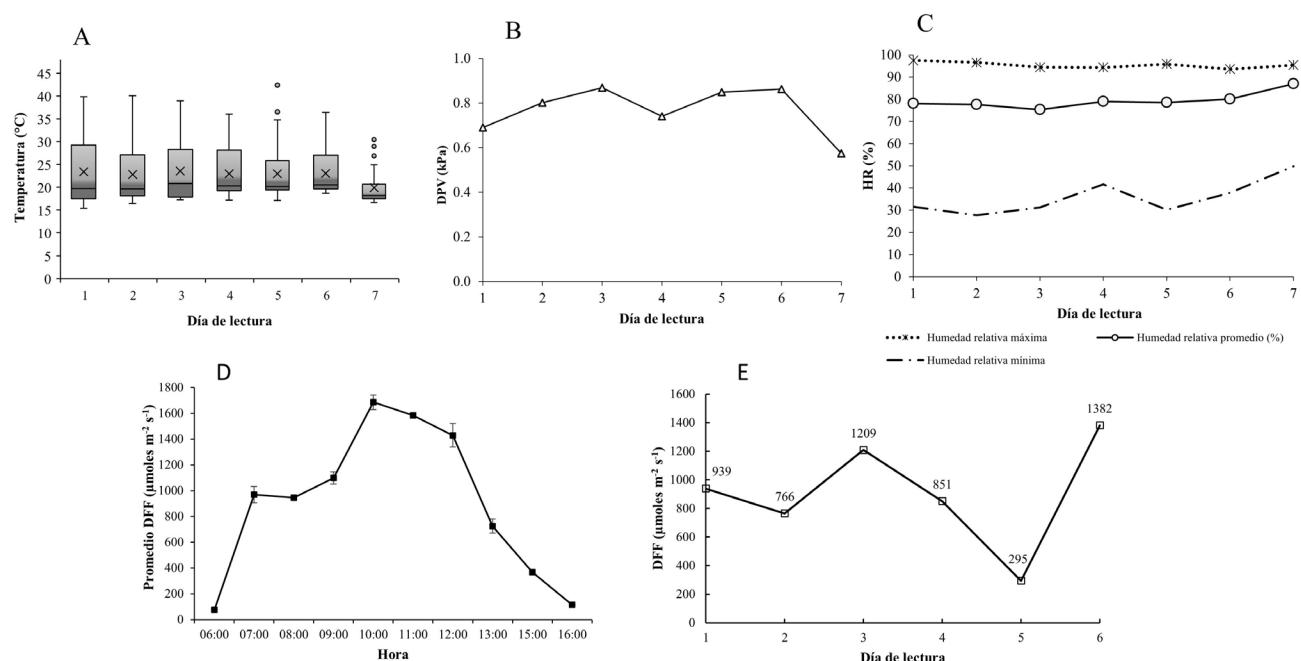


Figura 1. Condiciones micro-climáticas durante el período de mediciones. A) Temperatura: se denotan valores máximos y mínimos, promedio (X) y mediana (línea en las cajas); B) Déficit de presión de vapor; C) Humedad relativa (HR): se presenta valor máximo (*), mínimo (-.-) y promedio (círculo vacío); D) Variación de la Densidad de flujo fotónico (DFF) promedio en función de las horas del día y E) Variación de la DFF promedio durante el período de evaluación de las plantas.

Material vegetal. Se evaluaron plantas de *T. cacao* de dos años, en estado de desarrollo de elongación de ramas dispuestas en forma de horqueta, de acuerdo con la escala de clasificación BBCH (Niemenak *et al.* 2010). Estas plantas fueron obtenidas convencionalmente para la implementación generalizada de cultivos de cacao, mediante propagación vegetativa a partir de esquejes e injertadas, utilizando como patrón el genotipo Caucasia 43 (CAU-43), empleado por Geoambiente SAS para la producción en masa y como copa, los clones híbridos: EET8, ICS60, FEAR5, CCN51 y TSH565 ([Tabla 1](#)). El cacao producido por estos clones es considerado como de sabor fino, con un leve aroma floral y frutal y, debido a sus cualidades agronómicas en cuanto a rendimiento (kg/ha/año), frutos por árbol, nivel de afectación por Monilia ([Tabla 2](#)) y caracterización físico-química y organoléptica de las semillas, estos clones han sido recomendados por el Consejo Nacional Cacaotero para la siembra y comercialización en Colombia (Cardona 2010).

Condiciones experimentales. Para el establecimiento del experimento en condiciones de invernadero; 10 plantas de cinco meses de edad por clon se sembraron en bolsas de plástico negro que contenían 20 kg de suelo franco limoso (pH 6.5). Acorde con los resultados del análisis del suelo, se aplicó fertilización con 15 ml de Agroplus® y fertilizante 15-15-15 (N-P-K) en relación 5:5 v/p por litro de agua dos veces después del injerto cada 20 días, repitiendo el esquema de fertilización al año para garantizar el aporte de elementos minerales requeridos por las plantas de cacao para su crecimiento y desarrollo óptimos. Durante el período de crecimiento de las plantas, se aplicó riego a capacidad de campo tres veces por semana. La temperatura y la humedad relativa fueron registradas cada media hora durante los seis días de las mediciones, empleando un registrador de datos HOBO® U12 (Onset) instalado a 2 m del suelo. En promedio la temperatura del aire fue de 23 ± 0.79 °C, con una temperatura mínima de 15 ± 0.37 °C y máxima de 42 ± 1.47 °C ([Figura 1A](#)). Por otra parte, la humedad relativa promedio fue de 79 ± 2.64 % ([Figura 1C](#)). Con los datos de temperatura y humedad relativa se calculó el déficit de presión de vapor (DPV) empleando el método propuesto por Allen *et al.* (2006) y dos Santos *et al.* (2013) así el DPV promedio fue de 0.75 ± 0.04 kPa ([Figura 1B](#)). La DFF se registró diariamente entre las 7:00 am y las 6:00 pm empleando el medidor portátil LI-250 (Li-Cor Inc., Lincoln, NE, Estados Unidos de América). Durante la semana de mediciones la DFF mínima promedio fue 295 ± 9.04 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y la máxima $1,382 \pm 100$ $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ([Figura 1E](#)); presentándose la DFF más alta durante el día entre las 10:00 y las 11:00 am ([Figura 1D](#)).

Tabla 1. Clones comerciales de cacao empleados en este estudio.

Clon (Nomenclatura)	Identidad	Grupo Genético	Origen	Características	Referencia
EET8	Estación experimental tropical	Trinitario	Ecuador	Alto índice de grano y mazorca, susceptible a monilia	(Perea-Villamil <i>et al.</i> 2017)
ICS60	Imperial College Selection	Híbrido Trinitario x criollo	Trinidad, Nicaragua, y Venezuela	Alto índice de grano y mazorca, resistencia media a monilirosis y escoba de bruja	(Bekele <i>et al.</i> 2006, Garcia Lozano 2014, Johnson <i>et al.</i> 2009, Perea-Villamil <i>et al.</i> 2017)
TSH565	Trinidad Selection Hybrid	Híbrido ICS1 x SCA 6	Trinidad	Alta producción y resistencia a monilirosis	(Johnson <i>et al.</i> 2009, Perea-Villamil <i>et al.</i> 2017)
FEAR5	Fedecacao Arauquita 5 RC ICA 4179	Híbrido trinitario	Arauquita (Arauca, Colombia)	Alta calidad y rendimiento	(Perea-Villamil <i>et al.</i> 2017)
CCN51	Colección Cas- tro Naranjal	Híbrido trinitario - Amazónico	Ecuador	Alta Productividad, fructificación temprana, resistente a enfermedades	(Boza <i>et al.</i> 2014, García Lozano 2014, Jaimez <i>et al.</i> 2022, Perea-Villamil <i>et al.</i> 2017)

Curvas de respuesta fotosintética a la densidad de flujo fotónico (A/DFF). Los registros de la fotosíntesis neta (A) se realizaron entre las 9:00 am a las 12 m en la tercera o cuarta hoja completamente expandida correspondiente al tercio superior del follaje, en seis plantas (n = 6) para CCN51 y ocho plantas (n = 8) para los clones EET8, ICS60, FEAR5 y TSH565, usando un sistema portátil de fotosíntesis (LI - 6400, Li-Cor Inc., Lincoln, NE, Estado Unidos de América) manteniendo la concentración de CO₂ de referencia constante a 400 $\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Las hojas fueron ex-

puestas a una secuencia de ocho niveles de DFF (10, 25, 50, 100, 200, 500, 800, 1,000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) (Coe & Lin 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018) y la fotosíntesis neta para cada nivel de DFF, se registró cuando el tiempo a luz solar plena permitió alcanzar valores de estabilidad, considerando coeficiente de variación permitido de 0.1 %. Para obtener el mejor ajuste de la curva de respuesta fotosintética a la DFF (A/DFF) para cada uno de los clones de *T. cacao*, se aplicaron varios modelos matemáticos propuestos por Lobo *et al.* (2013), usando la función Solver en Microsoft Excel. El modelo elegido corresponde al de base exponencial (Ecuación 9), con el que se obtuvo un mejor ajuste para las curvas de respuesta A/DFF aplicando el criterio del valor mínimo en la suma de los cuadrados de los errores (SCE) y el coeficiente de determinación (R^2) (Tabla 3). El modelo elegido corresponde a la ecuación 1 de base exponencial:

$$PN = \{Pgmax[1 - \exp(-k(I - Icomp))]\} - RD \quad (1)$$

en donde: PN representa la tasa de fotosíntesis neta expresada en $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, Pgmax corresponde a la tasa de fotosíntesis máxima a saturación por luz (A_{\max}) expresada en $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$, la I (luz) corresponde a la DFF expresada en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, $Icomp$ representa el punto de compensación lumínico (PCL) expresado en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, y la RD es la tasa de respiración mitocondrial expresada en $\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Además, a partir de la ecuación 1 también se calcularon otros parámetros que describen la eficiencia y capacidad fotosintética de las plantas como el rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Φ) expresado en $\mu\text{mol CO}_2\text{ }\mu\text{mol fotones}^{-1}$ y el punto de saturación lumínico (PSL) expresado en $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Tabla 2. Características agronómicas de los clones evaluados. I.G: índice de grano, I.M: índice de Mazorca.

Característica agronómica	EET8	ICS60	TSH565	FEAR5	CCN51
Frutos árbol/año	22	22	27	28	26
Rendimiento (kg/ha/año)	1,235	1,076	1,212	1,689	1,441
I.G	2.2	2.1	1.4	1.4	1.6
I.M	14	15	18	18	15
Reacción a Monilia	S	S	S	M.S	M.R

Índices y límites de selección: Reacción a Monilia: S: Susceptible, R: Resistente, M.S: Moderadamente susceptible, M.R: Moderadamente resistente; I.M: 16-20 normal, < 15 bueno; I.G: 1.4-1.6 medio, ≥ 1.7 alto; Frutos árbol: < 70 regular. (Fuente: Cardona 2010, Perea-Villamil *et al.* 2017)

Tabla 3. Parámetros derivados de las curvas de respuesta fotosintética a la luz de los tres clones de *T. cacao* evaluados. A_{\max} = Tasa fotosintética a saturación por luz, PCL= punto de compensación lumínico, PSL = punto de saturación por luz, Φ = eficiencia cuántica, RD = tasa de respiración, SCE = suma de los cuadrados de los errores y R^2 = el coeficiente de determinación. Para los clones EET8, FEAR 5, ICS60 y TSH565 cada valor representa la media ($\pm E.E$) de 8 plantas ($n = 8$); mientras que para CCN51 cada valor representa la media ($\pm E.E$) de 6 plantas ($n = 6$). Letras distintas junto a los valores indican diferencias significativas según la prueba LSD ($P \leq 0.05$).

Parámetro	Unidades	EET8	CCN51	FEAR 5	ICS60	TSH565
A_{\max}	$\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	2.93 ± 0.33 a	3.31 ± 0.38 a	3.23 ± 0.31 a	2.98 ± 0.33 a	3.32 ± 0.33 a
PCL	$\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$	18.2 ± 4.91 b	36.3 ± 5.67 a	25.8 ± 4.63 ab	26.4 ± 4.91 ab	15.6 ± 4.91 b
PSL	$\mu\text{mol fotones m}^{-2}\text{s}^{-1}$	262 ± 43.4 ab	380 ± 50.1 ab	276 ± 40.93 ab	234 ± 43.41 b	228 ± 43.41 b
Φ	$\mu\text{mol CO}_2\text{ }\mu\text{mol foton}^{-1}$	0.065 ± 0.008 a	0.041 ± 0.009 c	0.060 ± 0.008 bc	0.066 ± 0.008 bc	0.070 ± 0.008 ab
RD	$\mu\text{mol CO}_2\text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$	-0.26 ± 0.17 a	-0.66 ± 0.19 ab	-0.77 ± 0.16 b	-0.17 ± 0.17 a	-0.66 ± 0.17 ab
SCE		0.23	0.61	0.27	0.28	0.64
R^2		0.98	0.96	0.98	0.98	0.95

Parámetros de la fluorescencia de la clorofila a del fotosistema II. Para obtener información acerca de la eficiencia del PSII, entre los días 2 al 5 se registraron las variables de la fluorescencia de la clorofila a, en las mismas hojas y plantas en las que se registró la A, en los 5 clones, utilizando el fluorómetro Junior-PAM (Walz®, Effeltrich, Alemania), con un soporte de pinza para las hojas. El equipo emplea la técnica de pulso de amplitud modulada (PAM) en la que un haz de luz incide sobre la hoja para medir la luz reemisita por esta y registrar la actividad fotosintética, además de varios mecanismos y reguladores que controlan el proceso fotosintético (Suarez Salazar *et al.* 2018, Tounekti *et al.* 2018). La eficiencia cuántica máxima del PSII (Fv/Fm), se determinó antes del amanecer entre las 5:00 y 6:00 am. Para esto, las moléculas de clorofila se excitaron durante 0.8 s con $1,500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de luz actínica; posteriormente, se expuso la hoja a una serie de pulsos de luz saturada para obtener el máximo rendimiento de la fluorescencia en un estado aclimatado a la luz (Gallé & Flexas 2010, Osorio-Zambrano *et al.* 2021). Para determinar la proporción de luz transferida para el proceso fotoquímico y absorbida por las antenas colectoras de luz, se calculó el rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}) en hojas aclimatadas a luz entre las 10:00 y 11:00 am. Así mismo, la tasa de transferencia de electrones (TTE) como indicador de la capacidad fotosintética, el “quenching” fotoquímico (qP) que registra la proporción de centros de reacción del PSII que están abiertos y el “quenching” no fotoquímico (NPQ) indica la eficiencia de disipación por calor (Gallé & Flexas 2010). Todos estos parámetros fueron calculados a partir de los resultados de fluorescencia, utilizando el software WinControl-3 (Heinz Walz GmbH Inc. Effeltrich, Alemania) (González-González *et al.* 2020, Issa *et al.* 2018).

Análisis. Las diferencias entre las medias de los clones para los parámetros obtenidos a partir de las curvas de respuesta A/DFF y de la fluorescencia de la clorofila a del fotosistema II se analizaron con la prueba de la diferencia mínima significativa de Fisher (LSD) a un nivel de significancia $P \leq 0.05$, luego de realizar el análisis de varianza (ANOVA) con el software Statistix® v. 9 (Analytical software, USA) y de haber verificado los supuestos de normalidad y homocedasticidad.

Resultados

Curvas de respuesta A/DFF. El valor de la SCE obtenido ([Tabla 3](#)) con el modelo de base exponencial aplicado a las curvas A/DFF en el presente estudio, refleja en alto grado la varianza y comportamiento de los valores de A registrados para cada uno de los niveles de DFF ([Figura 2](#)). En estas curvas A/DFF, la tasa de respiración (RD) fue negativa para los cinco clones de cacao evaluados, mostrando emisión de CO₂ correspondiente a la respiración mitocondrial con diferencias significativas entre los clones ($P = 0.0009$; $F = 5.69$), siendo menor ($-0.17 \pm 0.17 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) para el clon ICS 60 y más alta en FEAR 5 ($-0.77 \pm 0.16 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{s}^{-1}$) ([Tabla 3](#)).

Posteriormente, al inicio de las curvas de cada clon de cacao, A aumentó rápido y el aumento de la DFF ($10-50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) conllevó a un incremento asintótico de la tasa de asimilación neta de CO₂ hasta que se alcanzó el PCL, el cual corresponde a la DFF en la que el intercambio de CO₂ es nulo, es decir, que se compensa la emisión de CO₂ debido a la respiración ([Figura 2](#)) y por encima de este punto se produce asimilación neta de CO₂ (Azcón-Bieto & Talón 2013, Taiz *et al.* 2014, Lambers & Oliveira 2019). El PCL de estos clones osciló entre $15.66 \pm 4.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (TSH565) y $36.35 \pm 5.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (CCN51) con diferencias significativas ($P = 0.033$, $F = 2.86$) entre ellos; siendo TSH565 y EET8 ($18.21 \pm 4.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) los que presentaron el PCL más bajo, mientras que CCN51, FEAR5 e ICS60 mostraron los PCL más altos ($36.35 \pm 5.67 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, $25.86 \pm 4.63 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $26.46 \pm 4.91 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente) ([Tabla 3](#)).

En la dinámica de la curva A/DFF, cuando cada clon alcanzó la DFF correspondiente al PCL ([Tabla 3](#)), se inició la fijación neta de CO₂, que aumentó a medida que la DFF incrementó, debido a que en esta zona la fotosíntesis es limitada por luz; así, con el incremento de DFF la A mostró una relación lineal, que corresponde a la eficiencia de los cloroplastos en el uso de la luz o rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Φ). Se encontraron diferencias significativas en Φ entre los clones evaluados ($P = 0.014$, $F = 3.48$; [Tabla 3](#)), principalmente entre CCN51 y los clones EET8 y TSH565 en los cuales el rendimiento fotosintético fue de 0.041 ± 0.009 , 0.065 ± 0.008 y $0.070 \pm 0.008 \mu\text{moles de CO}_2$ fijados por $\mu\text{mol de fotón absorbido}$, respectivamente.

De acuerdo con el análisis de las curvas de respuesta A/DFF y siguiendo la asimilación neta de CO_2 a mayores valores de DFF, se observó que ésta alcanza sus niveles máximos, permitiendo identificar el PSL. Una vez se supera el PSL, la A es limitada por los procesos enzimáticos y la disponibilidad de CO_2 . El PSL más alto lo mostró CCN51 ($380 \pm 50.1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) y el más bajo TSH565 ($228 \pm 43.4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), sin diferencias significativas entre ellos y los demás clones ($P = 0.23, F = 1.44$; [Tabla 3](#)). Con respecto a la A_{\max} , no se encontraron diferencias significativas ($P = 0.23, F = 1.46$; [Tabla 3](#)) entre los clones, con valores que variaron entre 2.93 ± 0.33 y $3.32 \pm 0.33 \mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Eficiencia Fotoquímica. Los valores de la Fv/Fm no fueron significativamente diferentes entre los clones ($P = 0.23, F = 1.42$, [Tabla 4](#)). En promedio la Fv/Fm fue de 0.749. No obstante, el rendimiento cuántico del PSII (Φ_{PSII}) presentó diferencias significativas ($P = 0.007, F = 3.60$, [Tabla 4](#)) entre los clones EET8 y CCN51 con los clones ICS60 y TSH 565 al igual que para la tasa de transporte de electrones (TTE) ($P = 0.005, F = 3.79$, [Tabla 4](#)), en donde consecuentemente los valores de ambos parámetros fueron más altos para ICS60 (0.522 ± 0.006 y 27.3 ± 0.35) y TSH565 (0.523 ± 0.006 y 27.4 ± 0.35) y más bajos para EET8 (0.502 ± 0.003 y 26.2 ± 0.35) y CCN51 (0.491 ± 0.008 y 25.8 ± 0.41). Para el qP , no se encontraron diferencias significativas ($P = 0.11, F = 1.88$) entre los clones, siendo el valor promedio de 0.827; mientras que, el NPQ sí presentó diferencias significativas ($P = 0.000, F = 10.28$) entre los clones, principalmente entre los dos que presentaron los valores más altos: CCN51 (0.492 ± 0.033) y TSH565 (0.421 ± 0.028), y los que mostraron valores más bajos: EET8 (0.242 ± 0.028), FEAR 5 (0.310 ± 0.028) e ICS60 (0.329 ± 0.028).

Discusión

El comportamiento de las variables fisiológicas derivadas de las curvas de respuesta fotosintética a la DFF como PCL, RD PSL y A_{\max} , al igual que de las variables de la eficiencia fotoquímica del PSII como Fv/Fm , Φ_{PSII} , TTE, qP y NPQ sugieren que los clones de cacao evaluados han desarrollado la capacidad de aclimatación a altas DFF, contrario a lo esperado para plantas tolerantes a la sombra. Estos clones mostraron comportamiento fotosintético de plantas C3 de sol, presentando tolerancia y eficiencia fotosintética optima a mayor intensidad de luz que la propuesta para genotipos de cacao de sombra, ya que los datos asociados con eficiencia del fotosistema II sugieren que no presentaron fotoinhibición.

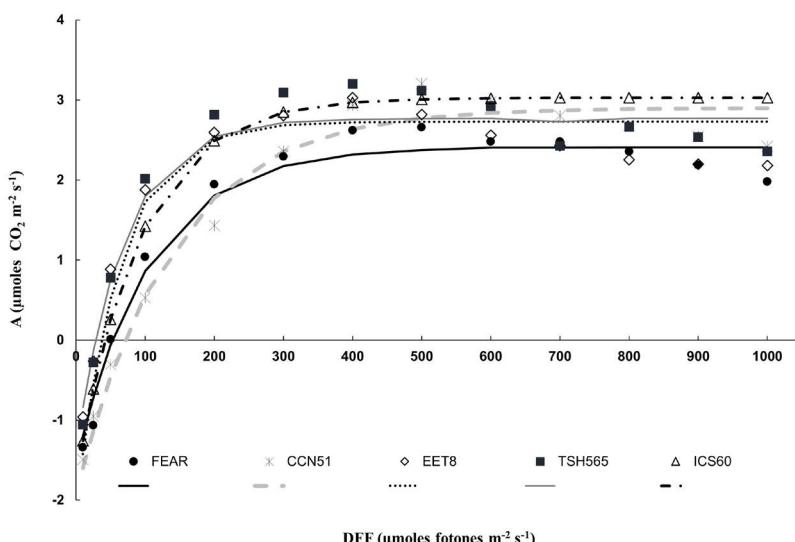


Figura 2. Curvas de respuesta fotosintética a la luz (A/DFF). En las gráficas las líneas se ajustaron usando el modelo de base exponencial. Los puntos representan la media de 8 individuos excepto para CCN51 en el que representan una media de seis individuos.

Respuesta fotosintética a la luz en cacao

Tabla 4. Parámetros de fluorescencia de la clorofila a. Fv/Fm = Eficiencia cuántica máxima del PSII, ΦPSII = rendimiento cuántico efectivo del PSII, TTE = tasa de transferencia de electrones, qP = “Quenching” fotoquímico y NPQ = “Quenching” no fotoquímico de cinco clones de *T. cacao* comercializados en Colombia. Para los clones EET8, FEAR 5, ICS60 y TSH565 cada valor representa la media (\pm E.E) de 10 plantas (n = 10); mientras que para CCN51 cada valor representa la media (\pm E.E) de 7 plantas (n = 7). Letras distintas junto a los valores indican diferencias significativas según la prueba LSD ($P \leq 0.05$).

Parámetro	Unidades	EET8	CCN51	FEAR 5	ICS60	TSH565
Fv/Fm	-	0.754 \pm 0.008 ab	0.749 \pm 0.009 ab	0.751 \pm 0.008 ab	0.734 \pm 0.008 b	0.757 \pm 0.008 a
ΦPSII	$\mu\text{mol e} \cdot \mu\text{mol foton}^{-1}$	0.502 \pm 0.003 b	0.491 \pm 0.008 b	0.506 \pm 0.006 ab	0.522 \pm 0.006 a	0.523 \pm 0.006 a
TTE	$\mu\text{mol e} \cdot \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$	26.2 \pm 0.35 b	25.8 \pm 0.41 b	26.5 \pm 0.35 ab	27.3 \pm 0.35 a	27.4 \pm 0.35 a
qP	-	0.818 \pm 0.010 b	0.824 \pm 0.013 ab	0.849 \pm 0.010 a	0.811 \pm 0.010 b	0.834 \pm 0.010 ab
NPQ	-	0.242 \pm 0.028 c	0.492 \pm 0.033 a	0.310 \pm 0.028 bc	0.329 \pm 0.028 b	0.421 \pm 0.028 a

En este sentido, el PCL obtenido en los clones, es congruente con los valores reportados para otros genotipos de *T. cacao* bajo distintas condiciones, al situarse entre $5-57 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Daymond *et al.* 2011, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.* 2016, De Almeida *et al.* 2019); de estos valores, los más altos ($> 10 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$) se han encontrado en genotipos que crecieron en condiciones naturales o en altas DFF, como los evaluados en el presente estudio (Tezara *et al.* 2016, Suarez Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et al.* 2019).

Consecuentemente, los valores de la tasa de respiración mitocondrial para cada uno de los clones de cacao evaluados concuerdan con las RD reportados en otros estudios para *T. cacao* y para plantas C3 (Almeida & Valle 2007, Bertolde *et al.* 2012, Rivera-Méndez & Romero 2017, De Almeida *et al.* 2019). Se afirma que valores bajos de RD contribuyen en la reducción del PCL puesto que la RD es compensada por una fotosíntesis poco elevada (Taiz *et al.* 2014), permitiendo a las plantas un balance de carbono positivo cuando están expuestas a baja DFF.

Igualmente, el rendimiento cuántico de la fotosíntesis para los cinco clones estuvo dentro de los rangos descritos para plantas de *T. cacao* ($0.01 - 0.09 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol foton}^{-1}$) (Daymond *et al.* 2011, Bertolde *et al.* 2012, Almeida *et al.* 2014, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.* 2016, De Almeida *et al.* 2017, Lahive *et al.* 2018, Kumar & Jegadeeswari 2019). El rendimiento cuántico observado en los clones de cacao es comparable con el observado en otras plantas C3 en condiciones no estresantes ($0.05 \mu\text{mol CO}_2 \mu\text{mol foton}^{-1}$) (Apshara *et al.* 2013, Azcón-Bieto & Talón, 2013, Avila-Lovera *et al.* 2016, Rivera-Méndez & Romero 2017), sugiriendo que la A_{\max} fue soportada por la luz disponible, y que los clones tuvieron la capacidad de utilizar eficientemente la luz absorbida, manteniendo un balance en la ganancia de carbono (Baligar *et al.* 2008, Matos *et al.* 2009, Almeida *et al.* 2014).

Adicionalmente, en relación con la A_{\max} , se propone que cuando las plantas alcanzan el punto de saturación por luz, la A no aumenta en respuesta al incremento de la DFF debido a que la A es ahora limitada por la disponibilidad de CO_2 , la capacidad de carboxilación de la RUBISCO o el metabolismo de las triosas fosfato, debido a que, tanto la tasa de transferencia de electrones, como las enzimas involucradas en el ciclo de Calvin, no logran funcionar a la misma velocidad en la que los fotones son absorbidos (Taiz *et al.* 2014). Una de las características fisiológicas por las que *T. cacao* es considerada una especie tolerante a la sombra, es la baja A_{\max} que oscila entre 1 y 8 $\mu\text{moles de CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Almeida *et al.* 2014, Avila-Lovera *et al.* 2016, Tezara *et al.* 2016), reportándose los valores más altos de A_{\max} ($5 - 8 \mu\text{moles de CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$) en plantas expuestas a alta DFF ($750 - 1,000 \mu\text{moles m}^{-2} \text{s}^{-1}$) (Miyaji *et al.* 1997, De Almeida *et al.* 2017, Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018). En los clones de cacao evaluados, se encontró que la A_{\max} estuvo en el rango reportado para esta especie, sin embargo, en comparación con otras investigaciones, no se observaron valores

más altos de A_{max} pese a los altos niveles de luz a los que estuvieron expuestas las plantas; lo que podría sugerir que si bien estos clones tienen capacidad de asimilación de CO₂ y eficiencia en la utilización de la luz disponible, las máximas tasas de A dependen de otros factores como una mayor demanda nutricional, y factores genéticos, y no solo de la DFF (Almeida & Valle 2007, De Almeida *et al.* 2017, Jaimez *et al.* 2018). En De Almeida *et al.* (2019) se evidenciaron mayores valores de A_{max} en clones de Criollo Moderno expuestos a alta DFF ($760 \pm 107 \text{ }\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) en invernadero, no obstante, después de seis meses de exposición a esta DFF, la A_{max} se redujo mostrando ser una respuesta de aclimatación a la alta DFF.

Por su parte, para diferentes genotipos de *T. cacao* evaluados en condiciones de campo e invernadero, se encontraron valores de PSL situados en el rango entre 90 - 750 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Almeida & Valle 2007, Baligar *et al.* 2008, Avila-Lovera *et al.* 2016, De Almeida *et al.* 2016, Medina & Laliberte 2017, Lahive *et al.* 2018, Almeida *et al.* 2019). Dentro de este rango de valores de saturación lumínica, se encuentran aquellos característicos tanto para plantas C3 de sol (400 - 600 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) como de sombra (60 - 200 $\mu\text{moles m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) (Azcón-Bieto & Talón 2013, Rivera-Méndez & Romero 2017). Esto confirma la alta variación genética y plasticidad fisiológica propuesta para esta especie frente a este rasgo, las cuales confieren a los genotipos la capacidad fotosintética para responder eficientemente a altos valores de DFF previo a experimentar saturación (Daymond *et al.* 2011, De Almeida *et al.* 2019). Así, los genotipos de cacao capaces de crecer a alta DFF (pleno sol) pueden presentar mayores tasas fotosintéticas que los cultivados en condiciones de sombra con el consecuente incremento de la fertilización, mayor tecnificación y mejor manejo agronómico del cultivo (Alvim 1958, Galyon *et al.* 1996, Miyaji *et al.* 1997, Almeida & Valle 2007). Por ejemplo, se ha registrado que plantas de cuatro años de edad, de clones trinitarios de cacao cultivados a plena exposición solar en las condiciones climáticas del municipio Landázuri, en Santander (Colombia), presentaron un incremento en el rendimiento de 51 %, garantizándoles una adecuada fertilización, en comparación con el rendimiento de cultivos convencionales en sombra (Uribe *et al.* 2000). Así mismo, se propone que plantas de cacao, bajo las condiciones de la Amazonía colombiana, pueden crecer en monocultivo en altas condiciones de luz con una mejor asimilación de carbono (Suarez Salazar *et al.* 2018). Se sugiere que lo anterior se debe a que *T. cacao* posee plasticidad fenotípica relacionada con algunas características fisiológicas y bioquímicas que le permiten crecer en condiciones de DFF contrastantes (De Almeida *et al.* 2019). Actualmente se está implementando como práctica de manejo cultural, el arreglo espacial del sistema de cultivo a plena exposición solar en las principales regiones productoras de África Occidental (Abdulai *et al.* 2018), sistema que también suscita interés en regiones de producción de cacao de Latinoamérica (Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018, Uribe *et al.* 2000).

De esta forma, la búsqueda y selección de clones con capacidad de tolerancia y respuesta al incremento de la luz, como fenómeno asociado al cambio climático global, se enmarca dentro de las estrategias para conseguir rendimientos óptimos en cuanto a cantidad y características de calidad para la comercialización del cacao (Jaimez *et al.* 2018, Suarez Salazar *et al.* 2018, De Almeida *et al.* 2019, Fraga Junior *et al.* 2020), por lo que caracterizaciones como las realizadas en este estudio se vuelven necesarias para contribuir con ese fin.

En relación al comportamiento observado al inicio de las curvas de respuesta A/DFF de los clones de cacao, las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis son determinantes para la utilización y aprovechamiento de la luz, mientras que al final de la curva, cuando ocurre la saturación de la fotosíntesis, son determinantes las reacciones asociadas con la reducción del CO₂ a carbohidratos (Azcón-Bieto & Talón 2013). Los resultados de la fluorescencia de la clorofila a del fotosistema II sugieren que los cinco clones tienen capacidad para aclimatarse a alta DFF, manteniendo su actividad fotosintética aprovechando la luz disponible (Almeida *et al.* 2014, Taiz *et al.* 2014).

Una variable fisiológica que se asocia con el funcionamiento de los centros de reacción del PSII es el rendimiento cuántico máximo o eficiencia fotoquímica del PSII (Fv/Fm), el cual tiene un valor típico de 0.80 para plantas que tienen un adecuado funcionamiento del aparato fotosintético (Maxwell & Johnson 2000) y para plantas sin fotoinhibición crónica tiene una escala de valores entre 0.71 a 0.83 (Baker 2008). Todos los clones de cacao evaluados presentaron valores de Fv/Fm por encima de 0.73, demostrando la conservación de la integridad del PSII a alta DFF y tolerancia a altos niveles de intensidad lumínica. Igualmente, la tasa de transporte de electrones a través del PSII (TTE) y la proporción de luz absorbida por el complejo antena que impulsa el proceso fotoquímico en el PSII

(ΦPSII) observadas en los cinco clones concuerdan con la Fv/Fm presentado y sugieren una actividad fotoquímica y uso de la luz óptimos (De Almeida *et al.* 2017, Tezara *et al.* 2020b). Así mismo, los valores altos de qP observados en los clones, confirman el adecuado funcionamiento del aparato fotosintético. Además, los valores de NPQ obtenidos y diferencias observadas entre clones, reflejan la baja disipación de la energía como calor y pueden asociarse con un mecanismo plástico para equilibrar el balance entre la absorción de la luz presente, y una mejor aclimatación de las plantas a mayores niveles de DFF (Gallé & Flexas 2010).

En conclusión, los clones comerciales de cacao evaluados mostraron comportamientos similares en la capacidad y respuesta fotosintética en relación con el incremento de la DFF, por lo que podrían tener la capacidad fisiológica para aclimatarse y crecer en condiciones de alta intensidad lumínica; sin embargo, el clon TSH565 mostró mayor capacidad de utilización de los fotones de luz a bajos niveles de DFF (menor PCL), requiriendo una mayor disipación de la energía lumínica como calor, sin que la eficiencia fotosintética sea afectada; por lo que se podría proponer para sembrar bajo condiciones de sombra. Por otra parte, el clon CCN51 presentó mayor capacidad de aclimatación a la alta DFF, por lo que podría ser utilizado en sistemas de producción de monocultivo con mayor exposición solar.

Aunque se ha indicado que *T. cacao* requiere baja luz, las evidencias de su exitosa siembra y obtención de mayores rendimientos de cosecha en sistemas a libre exposición, soportan que esta especie ha desarrollado mecanismos fisiológicos que le permiten aclimatarse a ambientes con mayores intensidades lumínicas. Se recomienda realizar estudios orientados a definir si la capacidad de estos clones de cacao para aclimatarse a alta DFF representa una respuesta corta asociada a un rasgo de sobrevivencia o si este rasgo fisiológico puede mantenerse cuando las plantas son sometidas a niveles de alta luz por períodos largos de tiempo en las zonas de producción de cacao.

Agradecimientos

Los autores agradecen al personal de la empresa Geoambiente SAS, muy especialmente al señor Rodrigo Centeno por su apoyo técnico durante el desarrollo del experimento. M. Osorio fue beneficiaria del programa de créditos condonables “Formación de Capital Humano de Alto Nivel para el Departamento de Norte de Santander” ID 753 otorgado por la Gobernación de Norte de Santander y Minciencias (Ministerio de Ciencia, Tecnología e Innovación de Colombia), que financió sus estudios de doctorado en el marco del cual se realizó esta investigación. Esta investigación fue financiada con recursos de investigación de la Vicerrectoría de Investigación de la Pontificia Universidad Javeriana otorgados al proyecto con ID 7939. Los autores agradecen a los revisores y al editor de sección los aportes realizados para mejorar la calidad del artículo.

Literatura citada

- Abdulai I, Vaast P, Hoffmann MP, Asare R, Jassogne L, Van Asten P, Rotter RP, Graefe S. 2018. Cocoa agroforestry is less resilient to sub-optimal and extreme climate than cocoa in full sun. *Global Change Biology* **24**: 273-286. DOI: <https://doi.org/10.1111/gcb.13885>
- Acheampong K, Hadley P, Daymond AJ. 2013. Photosynthetic activity and early growth of four cacao genotypes as influenced by different shade regimes under West African dry and wet season conditions. *Experimental Agriculture* **49**: 31-42. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479712001007>
- Allen RG, Pereira LS, Raes D, Smith M. 2006. *Evapotranspiración del cultivo: guías para la determinación de los requerimientos de agua de los cultivos*. Roma: Food and Agriculture Organization of the United Nations. ISBN 92-5-304219-2.
- Almeida AA, Gomes FP, Araujo RP, Santos RC, Valle RR. 2014. Leaf gas exchange in species of the *Theobroma* genus. *Photosynthetica* **52**: 16-21. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0048-8>
- Almeida AA, Valle R. 2007. Ecophysiology of the cacao tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* **19**: 425-448. DOI: <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400011>

- Alvim P de T 1958. El problema del sombreadamiento del cacao bajo el punto de vista fisiológico. *Agronomía* **25**: 34-42.
- Apshara SE, Rajesh MK, Balasimha D. 2013. Assessment of morphological, physiological and molecular characteristics of cocoa accessions from Central and South America in relation to drought tolerance. *Journal of Plantation Crops* **41**: 389-397.
- Avila-Lovera E, Coronel I, Jaimez R, Urich R, Pereyra G, Araque O, Chacon 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. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479714000593>
- Azcón-Bieto J, Talón M. 2013. *Fundamentos de Fisiología Vegetal*. Barcelona, España: Mc Graw Hill Interamericana. ISBN: 978-84-481-9293-8
- Baker NR. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis in vivo. *Annual Review of Plant Biology* **59**: 89-113. DOI: <https://doi.org/10.1146/annurev.arplant.59.032607.092759>
- Baligar VC, Bunce JA, Machado RCR, Elson MK. 2008. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica* **46**: 216-221. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0035-7>
- Bekele FL, Bekele I, Butler DR, Bidaisee GG. 2006. Patterns of morphological variation in a sample of cacao (*Theobroma cacao* L.) germplasm from the International Cocoa Genebank, Trinidad. *Genetic Resources and Crop Evolution* **53**: 933-948. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10722-004-6692-x>
- Bertolde FZ, Almeida AA, Pirovani CP, Gomes FP, Ahnert D, Baligar VC, Valle RR. 2012. Physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to flooding. *Photosynthetica* **50**: 447-457. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-012-0052-4>
- Boza EJ, Motamayor JC, Amores FM, Cedeno-Amador S, Tondo CL, Livingstone DS, Schnell R, Gutiérrez O. 2014. Genetic characterization of the cacao cultivar CCN 51: its impact and significance on global cacao improvement and production. *Journal of the American Society for Horticultural Science* **139**: 219-229. DOI: <https://doi.org/10.21273/JASHS.139.2.219>
- Cardona BS. 2010. Acuerdo 003. *Clones para Cacao en Colombia*. Bogotá, DC: Chocoandino. <https://www.huila.gov.co/publicaciones/5067/cadena-productiva-cacao/descargar.php?idFile=7289> (accessed April 15, 2017)
- Carr MKV, Lockwood G. 2011. The water relations and irrigation requirements of cocoa (*Theobroma cacao* L.): A Review. *Experimental Agriculture* **47**: 653-676. DOI: <https://doi.org/10.1017/s0014479711000421>
- Coe RA, Lin HC. 2018. Light-response curves in land plants. In: Covshoff S, eds. *Photosynthesis, Methods in Molecular Biology*. New York: Humana Press, pp. 83-94. DOI: https://doi.org/10.1007/978-1-4939-7786-4_5
- Daymond AJ, Tricker PJ, Hadley P. 2011. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum* **55**: 99-104. DOI: <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0013-y>
- De Almeida J, Ávila-Lovera E, Jaimez RE, Araque O, González R, Tezara W. 2017. Características fotosintéticas de cuatro clones de cacao en un sistema agroforestal en Barlovento, Edo. Miranda. *Revista Científica Interdisciplinaria Investigación y Saberes* **6**: 3-21.
- De Almeida J, Herrera A, Tezara W. 2019. Phenotypic plasticity to photon flux density of physiological, anatomical and growth traits in a modern Criollo cocoa clone. *Physiologia Plantarum* **166**: 821-832. DOI: <https://doi.org/10.1111/ppl.12840>
- De Almeida J, Tezara W, Herrera A. 2016. Physiological responses to drought and experimental water deficit and waterlogging of four clones of cacao (*Theobroma cacao* L.) selected for cultivation in Venezuela. *Agricultural Water Management* **171**: 80-88. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.03.012>
- dos Santos CM, Veríssimo V, de Lins Wanderley Filho HC, Ferreira VM, da Silva Cavalcante P G, Rolim EV, Endres L. 2013. Seasonal variations of photosynthesis, gas exchange, quantum efficiency of photosystem II and biochemical responses of *Jatropha curcas* L. grown in semi-humid and semi-arid areas subject to water stress. *Industrial Crops and Products* **41**: 203-213. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.indcrop.2012.04.003>
- FAOSTAT [Food and Agriculture Organization Corporate Statistical Database]. 2021. Crops and livestock products. <http://www.fao.org/faostat/en/#data/QCL> (accessed June 15, 2021)

- Fraga Junior LS, Vellame LM, de Oliveira AS, da Silva Paz VP. 2020. Transpiration of young cocoa trees under soil water restriction. *Scientia Agricola* **78**: 8. DOI: <https://doi.org/10.1590/1678-992x-2019-0093>
- Gallé A, Flexas J. 2010. Gas-Exchange and Chlorophyll Fluorescence Measurements in Grapevine Leaves in the Field BT. In: Delrot S, Medrano H, Bavaresco L, Grando S. eds. *Methodologies and Results in Grapevine Research*. Netherlands: Springer, pp. 107-121. DOI: https://doi.org/10.1007/978-90-481-9283-0_8
- Galyon IKA, McDavid CR, Lopez FB, Spence JA. 1996. Effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.). I. Growth and leaf adaptations. *Tropical agriculture* **73**: 23-28.
- García Lozano J. 2014. *Caracterización de las respuestas fisiológicas y bioquímicas en tres clones de cacao (*Theobroma cacao* L.) sometidos a diferentes niveles de déficit hídrico*. PhD Thesis. Universidad Nacional de Colombia.
- González-González MF, Ocampo-Alvarez H, Santacruz-Ruvalcaba F, Sánchez-Hernández CV, Casarrubias-Castillo K, Becerril-Espinosa A, Castañeda-Nava JJ, Hernández-Herrera RM. 2020. Physiological, Ecological, and Biochemical Implications in Tomato Plants of Two Plant Biostimulants: Arbuscular Mycorrhizal Fungi and Seaweed Extract. *Frontiers in Plant Science* **11**: 999. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.00999>
- Issa A, Esmaeel Q, Sanchez L, Courteaux B, Guise JF, Gibon Y, Ballias P, Clément C, Jacquard C, Vaillant-Gaveau N, Aït Barka E. 2018. Impacts of paraburkholderia phytofirmans strain PsJN on tomato (*Lycopersicon esculentum* L.) under high temperature. *Frontiers in Plant Science*, **871**: 1397. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01397>
- Jaimez R, Amores Puyutaxi F, Vasco A, Gastón L, Tarqui O, Quijano G, Jimenez JC, 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**: 95-103. DOI: <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.64962>
- Jaimez RE, Barragan L, Fernández-Niño M, Wessjohann LA, Cedeño-Garcia G, Cantos IS, 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. DOI: <https://doi.org/10.7717/PEERJ.12676>
- Johnson ES, Bekele FL, Brown SJ, Song Q, Zhang D, Meinhardt LW, Schnell RJ. 2009. Population structure and genetic diversity of the Trinitario cacao (*Theobroma cacao* L.) from Trinidad and Tobago. *Crop Science* **49**: 564-572. DOI: <https://doi.org/10.2135/cropsci2008.03.0128>
- Kumar N, Jegadeeswari V. 2019. Dynamics of gas exchange and chlorophyll fluorescence parameters of cocoa genotypes in response to water deficit. *Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry* **8**: 415-419.
- Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2018. The impact of elevated CO₂ and water deficit stress on growth and photosynthesis of juvenile cacao (*Theobroma cacao* L.). *Photosynthetica* **56**: 911-920. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0743-y>
- Lahive F, Hadley P, Daymond AJ. 2019. The physiological responses of cacao to the environment and the implications for climate change resilience. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **39**: 5. DOI: <https://doi.org/10.1007/s13593-018-0552-0>
- Lambers H, Oliveira RS. 2019. *Plant physiological ecology*. Switzerland: Springer Nature. ISBN:978-3-030-29638-4
- Lobo F de A, de Barros MP, Dalmagro HJ, Dalmolin ÁC, Pereira WE, de Souza ÉC, Vourlitis G L, Rodríguez Ortiz CE. 2013. Fitting net photosynthetic light-response curves with Microsoft Excel - a critical look at the models. *Photosynthetica* **51**: 445-456. DOI: <https://doi.org/10.1007/s11099-013-0045-y>
- Matos FS, Wolfgramm R, Gonçalves FV, Cavatte PC, Ventrella MC, DaMatta FM. 2009. Phenotypic plasticity in response to light in the coffee tree. *Environmental and Experimental Botany* **67**: 421-427. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2009.06.018>
- Maxwell K, Johnson GN. 2000. Chlorophyll fluorescence-a practical guide. *Journal of Experimental Botany* **51**: 659-668. DOI: <https://doi.org/10.1093/jexbot/51.345.659>
- Medina V, Laliberte B. 2017. A review of research on the effects of drought and temperature stress and increased CO₂ on *Theobroma cacao* L., and the role of genetic diversity to address climate change. Costa Rica: Bioversity International. ISBN: 978-92-9255-074-5
- Mejia LA, Arguello O. 2000. *Tecnología para el Mejoramiento del Sistema de Producción de Cacao*. Colombia, Bu-

- caramanga: Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria. <http://hdl.handle.net/20.500.12324/12526> (accessed January 23, 2021)
- Miyaji KI, da Silva WS, Alvim P de T 1997. Productivity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to leaf age and light conditions within the canopy. *New Phytologist* **137**: 463-472. DOI: <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00841.x>
- Motamayor JC, Risterucci AM, Lopez PA, Ortiz CF, Moreno A, Lanaud C. 2002. Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* **89**: 380-386. DOI: <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800156>
- Niemenak N, Cilas C, Rohsarius C, Bleiholder H, Meier U, Lieberei R. 2010. Phenological growth stages of cacao plants (*Theobroma* sp.): codification and description according to the BBCH scale. *Annals of Applied Biology* **156**: 13-24. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2009.00356.x>
- Osorio-Guarín JA, Berdugo-Cely J, Coronado RA, Zapata YP, Quintero C, Gallego-Sánchez G, Yockteng R. 2017. Colombia a source of cacao genetic diversity as revealed by the population structure analysis of germplasm bank of *Theobroma cacao* L. *Frontiers in Plant Science* **8**: 1-13 DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01994>
- Osorio-Zambrano MA, Castillo DA, Rodríguez-Pérez L, Terán W. 2021. Cacao (*Theobroma cacao* L.) Response to Water Stress: Physiological Characterization and Antioxidant Gene Expression Profiling in Commercial Clones. *Frontiers in Plant Science* **12**: 700855. DOI: <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.700855>
- Perea-Villamil A, Martínez-Guerrero N, Aranzazu-Hernández F, Cadena-Cala T. 2017. *Características de calidad del cacao de Colombia: catálogo de 26 cultivares*. Universidad Industrial de Santander. Bucaramanga, Colombia: Federación Nacional de Cacaoteros. ISBN: 978-958-8956-26-8
- Rivera-Méndez YD, Romero HM. 2017. Fitting of photosynthetic response curves to photosynthetically active radiation in oil palm. *Agronomía Colombiana* **35**: 323-329. DOI: <https://doi.org/10.1544/agron.colomb.v35n3.63119>
- Rodriguez-Medina C, Caseido Arana A, Sounigo O, Argout X, Alvarado Alvarado G, Yockteng R. 2019. Cacao breeding in Colombia, past, present and future. *Breeding Science* **69**: 373-382. DOI: <https://doi.org/10.1270/jsbbs.19011>
- Suarez Salazar JCS, Melgarejo LM, Casanoves F, Di Rienzo JA, DaMatta FM, Armas C. 2018. Photosynthesis limitations in cacao leaves under different agroforestry systems in the Colombian Amazon. *Plos one* **13**: e0206149. DOI: <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206149>
- Schroth G, Läderach P, Martinez-Valle AI, Bunn C, Jassogne L. 2016. Vulnerability to climate change of cocoa in West Africa: Patterns, opportunities and limits to adaptation. *Science of the Total Environment* **556**: 231-241. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2016.03.024>
- Schwendemann L, Veldkamp E, Moser G, Hölscher D, Köhler M, Clough Y, Anas I, Djajakirana G, Erasmi S, Hertel D, Leitner D, Leuschner C, Michalzik B, Propastin P, Tjoa A, Tscharntke T, van Straaten O. 2010. Effects of an experimental drought on the functioning of a cacao agroforestry system, Sulawesi, Indonesia. *Global Change Biology* **16**: 1515-1530. DOI: <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02034.x>
- Taiz L, Zeiger E, Moller IM, Murphy A. 2014. *Plant Physiology and Development*. USA, Sunderland: Sinauer Associates Incorporated. ISBN: 978-160-5353-53-1
- Tezara W, De Almeida J, Valencia E, Cortes JL, Bolaños MJ. 2015. Actividad fotoquímica de clones élitres de cacao (*Theobroma cacao* L.) ecuatoriano en el norte de la provincia Esmeraldas. *Revista Científica Interdisciplinaria Investigación y Saberes* **4**: 37-52.
- Tezara W, Pereyra G, Ávila-Lovera E, Herrera A. 2020a. Variability in physiological responses of Venezuelan cacao to drought. *Experimental Agriculture* **56**: 407-421. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479720000058>
- Tezara W, Uriach 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**: 563-574. DOI: <https://doi.org/10.17129/botsci.552>
- Tezara W, Valencia Caicedo EE, Reynel Chila VH, Bolaños Ortega MJ, Blanco Flores HA. 2020b. Actividad fotosintética y su relación con el rendimiento de diez clones de cacao nacional. *ESPAMCIENCIA* **11**: 19-27. DOI: https://doi.org/10.51260/revista_espamciencia.v11i1.202

- Toumekti T, Mahdhi M, Al-Turki TA, Khemira H. 2018. Water relations and photo-protection mechanisms during drought stress in four coffee (*Coffea arabica*) cultivars from southwestern Saudi Arabia. *South African Journal of Botany* **117**: 17-25. DOI: <https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.04.022>
- Uribe A, Méndez H, Mantilla J. 2000. Efecto de niveles de nitrógeno, fósforo y potasio en la producción de cacao en Colombia. *Informaciones Agronómicas* **41**: 1-4.
- Voora V, Bermúdez S, Larrea C. 2019. *Global Market Report: Cocoa*. Canada, Manitoba: International Institute for Sustainable Development. <https://www.jstor.org/stable/pdf/resrep22025.pdf> (accessed August 13, 2020)
- Wickramasuriya AM, Dunwell JM. 2018. Cacao biotechnology: current status and future prospects. *Plant Biotechnology Journal* **16**: 4-17. DOI: <https://doi.org/10.1111/pbi.12848>

Editor de sección: Edilia de la Rosa

Contribución de los autores: MAOZ, LRP y WT, concibieron el proyecto y el diseño experimental, RS contribuyó en trabajo de campo; MAOZ realizó el experimento, las mediciones, el análisis y escribió la versión inicial del manuscrito; LRP, RS y WT contribuyeron en el ajuste del análisis y la mejora del manuscrito. Todos leyeron y aprobaron la versión final del artículo.