

Efecto de la temperatura y la radiación sobre la respuesta fisiológica del cacao (*Theobroma cacao* L): estrategias de mejoramiento

Effect of temperature and radiation on the physiological response of cacao (*Theobroma cacao* L): breeding strategies

Elizabeth Baque Zambrano¹, Génesis Ceme Barreto¹, Ramón Jaimez¹

¹Universidad Técnica de Manabí

Autor de correspondencia: ramon.jaimez@utm.edu.ec

Recibido: 7/08/2023. Aceptado: 27/12/2023
Publicado el 31 de enero de 2024

Resumen

El cacao (*Theobroma cacao* L.), tiene su origen en la Amazonia y usualmente se cultiva bajo sombras de árboles y o a plena exposición solar. Esta variabilidad de condiciones de luz hace que las respuestas fisiológicas sean diferentes entre los cultivares de cacao. En las próximas décadas se prevé un inevitable incremento de la temperatura a nivel global. Para el año 2050, se estima que en la región tropical latinoamericana estos aumentos conllevarán a reducciones de precipitación mayores a 10%, es decir, contaremos con ambientes más secos, lo cual indudablemente afectará al cultivo de cacao. Existe incertidumbre en los posibles efectos de los cambios en la temperatura en el cacao debido a la escasa información y a los pocos cultivares que se han evaluado. La información recopilada en esta revisión sirve de base para entender las respuestas del cacao en condiciones de luz y temperatura y es innegable que se requiere más investigación para lograr una mayor comprensión de las complejidades de los cambios climáticos y sus efectos en la producción del cacao. Un aspecto que se resalta es un enfoque a investigaciones que deben ser realizados en condiciones de campo.

Palabras clave: cacao; cambio climático; fotosíntesis; morfología; relaciones hídricas.

Abstract

Cocoa (*Theobroma cacao* L.), has its origin in the Amazon and is usually grown under the shade of trees and or in full sun exposure. This variability in light conditions makes physiological responses different between cocoa cultivars. In the coming decades, an inevitable increase in global temperature is expected. By 2050, it is estimated that in the Latin American tropical region these increases will lead to reductions in precipitation greater than 10%, that is, we will have drier environments, which will undoubtedly affect cocoa cultivation. There is uncertainty in the possible effects of changes in temperature on cocoa due to the lack of information and the few cultivars that have been evaluated. The information collected in this review serves as a basis for understanding the responses of cocoa to light and temperature conditions and it is undeniable that more research is required to achieve a greater understanding of the complexities of climate changes and their effects on cocoa production. One aspect that stands out is a focus on research that must be carried out in field conditions.

Keywords: *Theobroma cacao*; climatic change; photosynthesis; morphology; water relations.

Introducción

El cacao (*Theobroma cacao* L.) pertenece a la familia de las Malvaceae y al género *Theobroma*. Su hábitat natural es el piso inferior de la selva tropical siempre verde (Alverson *et al.*, 1999; Motamayor *et al.*, 2002). Hay más de veinte especies en el género, pero *T. cacao* es la única que se cultiva ampliamente. La producción mundial de cacao para el año 2020 asciende a 4,7 millones de toneladas, siendo Costa de Marfil, Ghana y Ecuador (ICCO, 2021) los tres principales productores de cacao. Estos países tropicales, tienen una dependencia importante de este cultivo, y los cambios en las condiciones climáticas puede influir notablemente en la producción y en su economía y en especial afectar a los pequeños productores, quienes son aproximadamente el 80 %.

Anteriormente se distinguían tres tipos o grupos morfo-geográficos de cacao conocidos como Criollo, Forastero y 'Trinitario, que se diferencian en calidad, vigor y rendimiento (Bartley, 2005; Yang *et al.*, 2013). Esta variabilidad genética representa también las diferencias de adaptación que pudiera tener el cacao a diferentes ambientes (Hadley *et al.*, 1994). Aunque su origen se remonta a la selva amazónica creciendo bajo la sombra de árboles y en un microambiente de alta humedad, probablemente sujetos a la incidencia de varios tipos de hongos e insectos, el cultivo del cacao progresivamente ha cambiado, llevándolo desde estos ambientes a lugares a plena exposición solar y en alturas que varían desde el nivel del mar hasta los 700 -900 m de altitud (Almeida y Valle, 2007).

Varios sistemas agroforestales estratificados, que simulan el ambiente originario del cacao, formados por diferentes tipos de especies también han sido usados para el cultivo del cacao (Almeida y Valle, 2007). Tal heterogeneidad de ambientes muestra la versatilidad de adaptación que tiene el cacao basado precisamente en la amplia diversidad que existe y que esta resguardado en los bancos de germoplasmas de los países productores de cacao. Esta amplia variabilidad también representa el potencial que subyace para ser evaluado en función de los futuros escenarios climáticos que se estiman van a suceder. El panel intergubernamental de cambio climático plantea el inevitable incremento de la temperatura a nivel global y los datos muestran ya un incremento de 1°C. Se estima aumentos globales que pueden llegar hasta los 2,5 °C para el año 2050 dependiendo de la tasa de emisiones de CO₂ (IPCC, 2021).

Este calentamiento global afectará el clima de las diferentes regiones con cambios en los totales de precipitación que podrán aumentar o disminuir. Por ejemplo, en el reporte de la IPCC (2021), se estima que en la región tropical Latinoamericana, los incrementos de temperatura conllevará a reducciones de la precipitación a valores mayores al 10 %, es decir ambientes más secos y de mayor temperatura, lo cual indudablemente afectará al cacao.

Los cambios de radiación y temperatura en los diferentes sistemas crean micro gradientes ambientales que influyen en

la dinámica hídrica del cultivo y en consecuencia en el proceso fotosintético y otros procesos metabólicos que conllevan también a producir cambios en la producción (Hatfield y Prueger, 2015; Cohen *et al.*, 2021)

En los programas de mejoramiento de cultivos es importante conocer las respuestas de los diferentes cultivares a estos cambios. Por otra parte, el cultivo de cacao también se realiza a plena exposición solar, lo cual establece otras condiciones de disponibilidad de agua en el suelo y ambientales diferentes a las creadas bajo sombra (Jaimez *et al.*, 2022)

El objetivo de esta revisión es discutir las evidencias que hasta ahora existen en las respuestas del cacao en términos fisiológicos (intercambio de gases, relaciones hídricas), morfológicos y de producción del cacao en diferentes condiciones de temperatura y radiación a fin de proponer estrategias futuras de manejo en función de los futuros escenarios climáticos.

Materiales y métodos

La información se obtuvo de las siguientes bases de datos electrónicas: Google Scholar, ScienceDirect, Wiley y SciELO Latindex). Así mismo, se investigó capítulos de libros donde se hayan publicado temas relacionados, además se revisaron los repositorios de la Universidades Ecuatorianas (RRAE). La búsqueda de los artículos se basó en la búsqueda de palabras claves ("cacao" O "Theobroma cacao). Y ("temperature" O "light" O "yield", O "climate change" O "morphology" O "physiology" O "gas exchange", O "water relations).

La revisión incluye tres secciones principales: 1) una revisión exhaustiva de la relevancia del efecto de la radiación y la temperatura en la respuesta fisiológica, morfológica y productiva en el cultivo de cacao y de la temperatura en el cultivo de cacao sobre sus características fisiológicas, morfológicas y de producción. En esta primera sección se realiza un recuento cronológico de los hallazgos considerados más significativos. 2) un análisis de las futuras investigaciones y, estrategias de producción, los desafíos actuales y perspectivas para la siembra del cacao. 3) una sección de conclusiones

Resultados

Efecto de la radiación sobre la respuesta fisiológica del cacao

Como anteriormente se planteó, el cacao se ha sembrado tradicionalmente bajo la sombra de árboles. Sombra que es heterogénea debido a los tipos de estratos que se consiguen en las plantaciones, al tipo de árbol que varía en altura como al tipo de dosel y a la densidad de estos en una plantación. Por otra parte, también ya se cultiva cacao a plena exposición solar. La diversidad de cultivares con las que se cuenta implica también la posibilidad de encontrar respuestas diferenciales entre los cultivares ante los gradientes de radiación. Por

ejemplo y comenzando con las primeras revisiones sobre las condiciones de luz y respuestas del cacao.

Alvim (1975) reseña que hay evidencias que muestran que una vez que la planta de cacao ha pasado los estados juveniles y que su área foliar es suficientemente alta como para desarrollar un auto sombreado, es posible aumentar la producción cuando es crecida con poca sombra o sin sombra comparada con plantas creciendo con una alta densidad de sombra. Así mismo explica que este incremento de la producción es una indicación de una alta actividad fotosintética que requiere del aporte de nutrientes y por esta razón es importante la aplicación de fertilizantes sobre todo en plantaciones sin sombras. Este autor concluye con un gráfico donde establece una relación entre los requerimientos de fertilización y la sombra y muestra que a una mayor densidad de sombras los requerimientos de fertilidad del suelo son menores, mientras que a medida que la sombra van disminuyendo los requerimientos de fertilización son más altas.

Ahenkorah (1974) hecho en plantas de cacao de 10 años, donde se eliminó las sombras y se le aplicó fertilizante y en otras donde hubo sombras con fertilización y sin fertilización explica que en aquellas plantas que no tenían sombras y además tenían fertilización a los 8 años aproximadamente la producción comenzaba a disminuir en los años siguientes, mientras que en plantas con sombras con fertilización tuvieron producciones menores con respecto a las plantas que no tenían sombra con fertilización, pero la producción continuaba aumentando después de los 8 años. Pareciera entonces que, por efecto de luz, las plantas van teniendo algunos problemas fisiológicos que no fueron mencionados por (Alvim, 1975).

Alvim (1975) llega a la conclusión que la ventaja de las sombras en el cultivo de cacao no es proveer tanto una intensidad de luz que sea óptima para la producción, si no que su principal función es contrarrestar los factores ecológicos que no son favorables como una baja fertilidad al suelo, excesiva evapotranspiración que conlleva a deficiencia de humedad. Además de una disminución de la producción, una excesiva sombra también conlleva a la incidencia de enfermedades como la *Phytophthora palmivora*. Alvim plantea que las futuras investigaciones debieran orientarse a definir la mínima cantidad de sombra que contrarrestaría esas condiciones no favorables para el cacao y que tampoco afecte la capacidad fotosintética del cacao. Por tal razón, debiera buscarse árboles para sombra que sea económicamente importante y de esa manera ayudar a los pequeños productores.

Miyaji (1997 a,b) muestran las diferencias de longevidad, actividad fotosintética y respiratoria que hay en las hojas a diferentes alturas dentro de la planta. Estos trabajos fueron realizados en Bahía, Brasil con el cultivar Catongo, y muestran que en la medida que las hojas están más arriba, es decir más distanciada del suelo la longevidad de las hojas va disminuyendo y a menores alturas la longevidad de las hojas aumenta.

También encontraron que hojas ubicadas a mayor altura,

es decir, a mayor exposición solar, presentaban menor el área foliar específica (AFE, área de hoja/peso de la hoja) y el contenido de agua de las hojas disminuía, es decir una mayor radiación conlleva a hojas muchos más gruesas y a pérdidas de aguas mayores. Mientras hojas situadas muy cercas en el suelo situadas al menos a un metro y medio se van a conservar por más tiempo, manteniendo contenido de aguas mayores. Hay que resaltar que estos trabajos fueron hechos en árboles provenientes de semillas y no son plantas originadas de injertación.

Estos trabajos también reportan que las mayores tasas de fotosíntesis se encuentran en las hojas que están en la parte más alta, (las que reciben mayor radiación) y esas mayores tasas de fotosíntesis más o menos se obtienen cerca de los 60 días después de emergencia de las hojas y a partir de allí empieza una disminución paulatina de las tasas de fotosíntesis y más o menos a los 245 días de edad las hojas prácticamente tienen un valor de tasa de asimilación muy bajas cercanas a cero, mientras que en las hojas situadas a mitad de altura las tasas de fotosíntesis son la mitad de lo que se obtiene en hojas que recibe mayor radiación (Miyaji, 1997a). Las mayores tasas de fotosíntesis en estas hojas se producen cerca de los 59 días, pero la disminución es mucho más lenta que con hojas a mayor altura. Las hojas muy cerca del suelo con mayor cantidad de sombra presentaron las menores tasas de fotosíntesis. Adicionalmente se demostró que las tasas de respiración cambian en función de la altura o de la posición de la hoja respecto al suelo. Las hojas que están a alturas entre 1 a 2 m o muy arriba cerca de los 3 a 4 metros tienen tasas de respiración más altas que hojas que están cerca de 70 cm de altura. En estas alturas, las mayores tasas de respiración se obtuvieron a los 80 días de edad. A partir de este momento, las tasas para las tres alturas comienzan a disminuir, pero la disminución es mucho más drástica en las hojas que reciben mayor radiación. Tanto las tasas de fotosíntesis y respiración en hojas muy viejas (200 a 240 días) están más o menos en el mismo rango y no tiene ningún tipo de relación con la altura en la cual se encuentra las hojas.

Estos resultados muestran que tanto las tasas de fotosíntesis y respiración de las hojas dentro del dosel del árbol de cacao están dominadas no solamente por las condiciones de luz sino también por la edad de las hojas. Estos autores también calcularon el radio o la relación de tasa de fotosíntesis y encontraron que hay una mayor relación en hojas que están a plena exposición, lo cual puede explicar entonces la menor longevidad que tiene las hojas que están a mayor radiación.

Con respecto a las condiciones de valores radiación adecuadas para el cacao tratando de explicar ¿cuál es la sombra más adecuada? y a que valores de radiación se satura la tasa de asimilación de CO_2 (A)? se han llevado a cabo varios trabajos que relacionan valores de radiación con las tasas A . Al respecto es importante precisar que las curvas que relaciona la respuesta de A en función de la densidad de flujo de fotones fotosintéticos (DFFF) responden a una curva logística

(Figura 1) en donde el punto de radiación donde las tasas de A son iguales a la de respiración se conoce como punto de compensación y el punto máximo es el valor de radiación donde la tasa de A se satura y por encima del cual las tasas de A se mantienen relativamente constante.

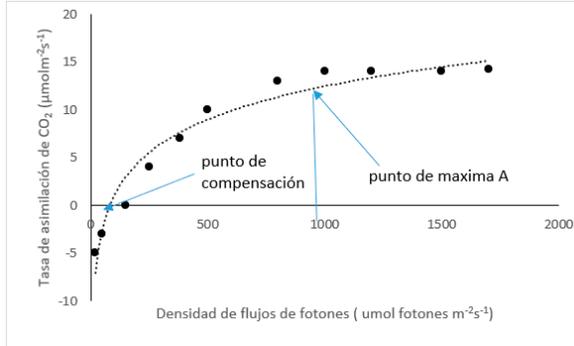


Figura 1. Relación general que se establece entre la densidad de flujo de fotones y las tasas de asimilación de CO_2 en plantas. Tomado y modificado de Fernández y Gyenge (2010)

En el caso del cacao se ha reportado que las máximas A en cacao se encuentran a $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) y aproximadamente el 80 % de la tasa máxima fotosintética ocurre a $200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Raja Harum y Kamariah, 1983; Raja Harum y Harwick, 1988). Similares resultados son reportados por Baligar (2008), en plantas de un año de tres cultivares (CCN 51, LCT EEN 37/A, and VB 1117), los dos primeros son clones ecuatorianos y el VB 1117 proviene de la colección de Bahía Brasil. Es de notar que, en este estudio, los clones antes de las mediciones crecieron en ambientes controlados en condiciones de densidad de DFFF de $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ Daymond *et al.* (2011) en plantas juveniles en condiciones controladas encuentran que la A de diferentes cultivares de *T. cacao* se satura por debajo DFFF de $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ obteniéndose máximas tasas de A que variaban entre cultivares entre 3 y $6 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Se aprecia de estos trabajos que el cacao es una especie adaptada a condiciones de sombra tal y como Muller y Valle (2012) lo enfatizan. Almeida *et al.* (2014) estudian las respuestas de A a diferentes condiciones de luz en varias especies del género *Theobroma* y encuentran que la máxima tasa de fotosíntesis de las especies evaluadas se satura a DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) de $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. La especie *Theobroma speciosum* mostraba las mayores A ($8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) saturándose a condiciones de radiación cercanos a los $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En este trabajo se reporta máximas A de *T. cacao* de $3,7 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Avila-Lovera *et al.* (2016) en condiciones de campo encuentran en varios cultivares de cacao tipo criollo tasas de A entre 4 a $5 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ que se satura a valores radiación entre 500 a $600 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Estos trabajos y otros (Acheampong *et al.*, 2013) muestran que *T. cacao* es una especie adaptada a la sombra, con bajos valores de A . Sin embargo, hay que resaltar que la

mayoría de los resultados resultan de mediciones realizada en condiciones controladas donde las DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) para el crecimiento de las plantas estuvieron entre 400 - $500 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Posteriormente existen investigaciones realizados de cacaos ecuatorianos donde se han encontrado que las tasas de fotosíntesis se saturan a valores de radiación cercanos a los $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, obteniéndose valores de $8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ (Jaimez *et al.*, 2018). Suárez *et al.* (2018) también reporta con el clon CCN51, en condiciones de campo tasas A cerca de $8 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ saturándose a DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) cerca de $1000 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

La diferencia de respuestas de las tasas de A a las condiciones de radiación que se han reportado está relacionada a las condiciones experimentales (en campo, o condiciones controladas en invernaderos) y a la edad de las plantas. Plántulas en macetas son más sensibles a cambios en los parámetros micro ambientales que plantas en condiciones de campo. Las diferencias en su sistema radicular (más extenso en plantas de campo), tamaño y condiciones de sombreado contribuyen a diferencias en los resultados. Este hecho es resaltado recientemente por Suárez *et al.* (2021) donde hacen referencia a las diferencias de respuesta del clon CCN 51 a diferentes condiciones de radiación medidos en plántulas (Suárez *et al.*, 2021) y en condiciones de campo (sistemas agroforestales) (Suárez *et al.*, 2018) medidos en la misma región de la Amazonía colombiana. Ellos plantean que en la etapa de plántulas los genotipos colombianos evaluados muestran mejores tasas de A a condiciones de radiación de $400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Mientras que en campo en plantas ya en fase de producción, las mayores A se dan en condiciones de radiación alta, lo que demuestra la sensibilidad a la radiación en las primeras etapas de desarrollo. Es de resaltar que la Amazonia colombiana está caracterizada por una alta nubosidad que se refleja en solo 3 a 5 horas de radiación (IDEAM, 2020), lo cual crea condiciones menos estresantes para el cacao.

También se ha realizado cursos diarios de dinámica de la respuesta de las tasas de transpiración (E), A , conductancia estomática (g_s) y eficiencia de uso de agua (EUA) a las condiciones cambiantes de radiación durante el día. Se han encontrado que las mayores tasas de A , E , y g_s se dan entre las 10:00 y 13:00 horas en periodos de lluvias (Balasimha *et al.*, 1991). Estas horas también coinciden en condiciones de mayor contenido de agua en el suelo suministrada a través del riego (Rada *et al.*, 2005). En periodos de sequía las tasas de A , E , y g_s se dan entre las mismas horas, sin embargo, son menores. Durante los períodos de menor disponibilidad de agua, las menores g_s están relacionados a menores potenciales hídricos (ψ_r) (Balasimha *et al.*, 1991; Rada *et al.*, 2005; Araque *et al.*, 2012; Avila-Lovera *et al.*, 2016). En el transcurso del día, aumentos en la radiación conllevan a incrementos de la temperatura y del déficit de presión de vapor (DPV), lo cual puede influir en el estado hídrico del cacao que dependerá también de la disponibilidad de agua en el suelo (Grossiord *et*

al., 2020). Por tanto, disminuciones de los ψ_p pueden conllevar a disminuciones de g_s lo cual influirá en menores tasas de A y E .

Las condiciones de radiación en las cuales crecen las plantas también implican adaptaciones en el tiempo de las tasas de A , por ejemplo, se ha observado en varios genotipos que crecieron a plena exposición solar mayores tasas fotosintéticas comparadas a cuando crecen en condiciones de sombra (Galyuon *et al.*, 1996). Similares resultados también son reportados con el clon CCN 51 que creciendo a diferentes niveles de DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) en sistemas agroforestales, donde mayores tasas fotosintéticas fueron encontradas en plantas crecidas a alta exposición solar con respecto a otras plantas que crecieron bajo mayor densidad de sombra de árboles (Suárez *et al.*, 2018). No obstante, aún se requieren más investigaciones sobre la cantidad de radiación adecuada para lograr llegar a la producción potencial de los cultivares. Esto probablemente varíe entre cultivares y de la región donde esté localizada la plantación.

Los bajos valores de A máximos que han sido reportados en los genotipos no sobrepasan a $10 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ e indican que cacao es una especie que es afectada por exposición a alta DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) e incluso tal característica está relacionada a que el cacao es nativo de la selva Amazónica siendo una especie que se adapta a bajas radiaciones. Evaluaciones realizadas en plántulas de 5 genotipos de un año (Suárez *et al.*, 2021) creciendo unas a plena exposición ($2000 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$), otras a media radiación ($1150 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) y baja ($636 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$) encontraron que en plántulas de algunos genotipos a altas DFFF hay una baja de A y de la actividad de la RuBisCo conllevando a una baja capacidad de carboxilación. Tal disminución de la actividad está regulada por una disminución del transporte de electrones en la membrana de los tilacoides. En este estudio, solo el genotipo (ICS-95) mostró una mayor capacidad de carboxilación a altas DFFF. En los 5 genotipos evaluados se encontraron disminuciones crecientes del transporte de electrones en la medida que la condición de radiación aumentaba. Ellos también reportan que la respiración diurna no tiene tendencias específicas entre los genotipos a las diferentes condiciones de radiación. Como anteriormente ha sido reportado (Baligar *et al.*, 2005; Galyuon *et al.*, 1996), Suárez *et al.* (2021) también encuentran que ahí la tendencia de una disminución en el AFE a mayor radiación. En ambientes de mayor concentración de CO_2 ($700 \mu \text{ mol mol}^{-1}$), se han encontrado también disminuciones de AFE a mayor radiación, pero las AFE serán menores que a las concentraciones de CO_2 actuales (Baligar *et al.*, 2021). Pese a existir aumentos del área foliar a mayores concentraciones de CO_2 , los incrementos en el peso foliar serán mayores y consecuentemente se producen hojas más gruesas. Igualmente, entre PFFF 100 a $400 \mu \text{ mol mol}^{-1}$ a concentraciones de $700 \mu \text{ mol mol}^{-1}$ en cultivares de cacao jóvenes hay mayores crecimientos en tallos y raíces a mayor radiación (Baligar *et al.*, 2021). Investigaciones

evaluando ambientes de concentración de CO_2 de 370 y $700 \mu \text{ mol mol}^{-1}$ (Baligar *et al.*, 2005) encontraron que aumentos de radiación desde 65 a $190 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ conllevan a incrementos en la biomasa de hojas, tallo y raíces. Pero a DFFF de $1050 \mu \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, tallos, hojas y raíces mostraban disminuciones en el crecimiento, siendo más severos a concentraciones de CO_2 de $370 \mu \text{ mol mol}^{-1}$.

En condiciones de alta radiación las plántulas de cultivares de cacao han mostrado estrategias de protección. Así tenemos, que el coeficiente extinción no fotoquímico (NPQ) aumenta como un mecanismo de disipación de calor y foto protección. Igualmente, en condiciones de alta radiación, el contenido de clorofila total y de carotenoides disminuye, la relación clorofila total/contenido de carotenoides también disminuye debido a una mayor disminución del contenido de clorofila (Suárez *et al.*, 2021). En trabajos previos (Suárez *et al.*, 2018) en plantas en producción de 3 años del clon CCN 51 encuentran en el rango de promedios de DFFF (densidad de flujo de fotones fotosintéticos) máximas en el día de $1300 \mu \text{ mol mol}^{-1}$ (alta radiación) a $500 \mu \text{ mol mol}^{-1}$ (baja radiación) disminuciones en el contenido de clorofila, aumentos en contenido de carotenoides que conlleva a disminución de la relación carotenoides/clorofila en la medida que los niveles de radiación aumentan. Las evaluaciones de estas variables permiten conocer diferencias de adaptación entre cultivares y la selección para estas condiciones de adaptación a altas DFFF estará definida por una alta A acompañado de una mayor eficiencia en los mecanismos de foto-protección. Por otra parte, resulta necesario relacionar estos variables con los rendimientos. Por ejemplo, CCN 51 un clon de alto rendimiento mantiene altas tasa de A , medianos valores de NPQ en regiones de baja demanda evaporativa (Jaimez *et al.*, 2022), pero es necesario evaluar a largo plazo los rendimientos.

Efecto de la temperatura sobre la respuesta fisiológica del cacao

El incremento del promedio de la temperatura global ha sido en los últimos 15 años de 1°C aproximadamente y las proyecciones estiman incrementos entre 2 a 3°C para finales del siglo XXI (IPCC, 2021). Por ello, evaluar las respuestas de los cultivos a temperatura mayores es de vital importancia. Desde 1975 se ha reportado que la temperatura anual promedio de lugares donde se cultiva cacao en África (Ghana y Nigeria), Sur América (Ecuador y Brasil) y Costa Rica en Centro América de temperatura varía en 22,4 y 26,7 y las variaciones mensuales esta entre 18.8 y 27.9°C (Alvim, 1975). Este autor también sugiere que la temperatura base para el crecimiento de cacao es de 9°C y establece una fórmula para calcular el número de días que se requiere para llegar a la madurez de los frutos. Esta temperatura es 8 a 9°C por debajo de lo usado en estudios posteriores en la cual se establece que la temperatura base varía de 18.6 a 20.8 (Daymond y Hadley, 2008) Es probable que tales diferencias radican en las condiciones experimentales en las cuales se determinaron.

En relación al crecimiento, se ha reportado que a mayores temperaturas los cultivares de cacao presentan mayor área y cuyos incrementos también dependen del cultivar foliar. Por ejemplo, el cultivar SCA6 para ese ensayo mostró menores áreas foliares con respecto a SPS54/1. Aumentos de temperatura conllevan a menores peso de las mazorcas y de las almendras y una mayor cantidad de flores caídas (Daymond y Hadley, 2004).

Amorin (1993) realizó evaluaciones de tasas de fotosíntesis en plantas juveniles de cacao, sometiendo las raíces a diferentes temperaturas entre 10°C a 40°C. El encontró que entre 20°C y 30°C las tasas fotosintéticas fueron mayores debido que los flujos de agua y la conductancia estomática fueron mayores. El rango de temperatura entre 24,1 a 25,6 °C es el óptimo donde se han obtenido los valores máximos de la fluorescencia máxima de la clorofila (Fv/Fm) para varios cultivares (Daymond y Hadley, 2008). Recientemente, ensayos de Mensah (2022) en plántulas encuentran que las temperaturas óptimas donde se obtienen las mayores A están entre 30-33 °C. A mayores temperaturas el fotosistema II se ve muy afectado, lo cual conlleva a disminuciones de las tasas fotosintéticas, bien sea en condiciones de sombra o de plena exposición. Sin embargo, es de hacer notar que las conductancias estomáticas disminuyeron solo en condiciones de alta radiación y altas temperaturas y temperaturas promedios actuales. Mientras a bajas radiaciones (400-600 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$) las conductancias fueron más altas independientemente de la temperatura.

Como ya se mencionó los escenarios climáticos futuros muestran incrementos de temperaturas globales entre 2 a 2,5 °C lo cual dependerá de las emisiones de gases invernadero. Aquellos lugares donde se cultiva cacao, con promedios de temperatura más altos serán los más afectados y las producciones se verán disminuidas. Indiscutiblemente una los sectores más afectados serán los medianos y pequeños productores en especial, los que dependen fundamentalmente de este cultivo. Es probable que regiones que actualmente son frías para el cultivo, en un escenario futuro tengan las condiciones climáticas para que se desarrollen nuevas plantaciones.

Futuras estrategias de producción

Por las escasas investigaciones que se han realizado en cacao y sus respuestas fisiológicas por altas temperatura (Almeida y Valle 2007; Medina y Laliberte, 2017; Lahive *et al.*, 2018) existen aún incertezas y poca comprensión de los mecanismos de respuestas que tiene el cacao. Es prioritario evaluar una mayor cantidad de cultivares y explorar posible nuevos clones que pudieran adaptarse a condiciones de mayor temperatura (Hutchins *et al.*, 2015) y diferentes condiciones de luz (De Araujo *et al.*, 2017).

Como ya se ha planteado, plantaciones sin sombra requieren de una mayor atención en su manejo que incluye mayores requerimientos de fertilización (Alvim, 1975; Baligar *et al.*, 2005) y de una adecuada disponibilidad de agua

bien sea a través de una buena distribución de las lluvias a lo largo del año o de la implementación de riego (Jaimez *et al.*, 2022). La implementación del sombreado evitaría altas tasas transpiratorias y una menor condición estresante para las plantas de cacao en términos de disponibilidad de agua. La combinación con árboles sería implementada dependiendo de las condiciones de cada lugar y estarían mayormente definidas por las horas e intensidad de radiación.

Un aspecto que se ha planteado como alternativa es mantener las plantaciones de cacao bajo la sombra de árboles. Indudablemente un aspecto que debe continuar evaluándose es la búsqueda de árboles de altura cuyas bifurcaciones primarias estén por arriba de 5 m, creando de este manera un microclima para las plantas de cacao más estable. Por otra parte, es necesario la evaluación de las densidades de siembra de los árboles lo cual depende del diámetro de la copa.

Los resultados de Mensah *et al.* (2022) indican que la sombra pareciera no influir en los efectos negativos de altas temperaturas, no obstante, son resultados en condiciones de invernadero y en plántulas. Como se ha evidenciado, en la fase de plántulas los efectos de las variaciones micros climáticos son más drásticos.

La estrategia en función de crear ambientes propicios para el cultivo del cacao para los escenarios climáticos futuros apunta a tener sistemas de cultivos agroforestal que cuenten con ambientes más estables de temperatura y humedad relativa para el cacao. Se ha reportado para algunos cultivares de cacao una buena adaptación, en términos de funcionamiento del aparato fotosintético, bajo condiciones de sombreado parciales menores al 30 % (Suárez *et al.*, 2021, Sauvadet *et al.*, 2021).

El cultivo sólo utiliza una parte de la radiación fotosintéticamente activa que llega a la plantación, el resto es interceptado por los árboles de sombra, por lo tanto, es de suma importancia el manejo del sombreado en las plantaciones de cacao (Jaimez *et al.*, 2013). Además, se debe considerar la sensibilidad del cacao a la deficiencia de agua (Juby *et al.*, 2021) donde normalmente todos sus procesos fisiológicos se afectan por la falta de humedad del suelo que conlleva a reducciones de la producción total (Araque *et al.*, 2012; De Almeida *et al.*, 2021; Dzandu *et al.*, 2021). Por ello, la importancia de crear ambientes agroforestales que se conformarían con diferentes especies dependiendo de la región.

Una pregunta que surge es la vulnerabilidad del cacao a temperaturas más altas en condiciones de plena exposición en comparación con aquellas que están bajo la sombra. ¿Cuál será la respuesta en un escenario de mayor concentración de CO₂ y mayor temperatura? Tal incógnita no es fácil de responder (Dusenge *et al.*, 2019; Hebbbar *et al.*, 2020; Kizildeniz *et al.*, 2021) ya que las respuestas fisiológicas también conllevarán a cambios en el transporte de asimilados entre los diferentes componentes de la planta y no es claro como cambiarán y cómo afectará la producción. En consecuencia, ensayos que

evalúen este aspecto son necesarios (Black *et al.*, 2021).

Conclusiones

La información recopilada sirve de base para entender las respuestas del cacao en condiciones de luz y temperatura y aún se necesita más investigación para lograr una mayor comprensión de las complejidades de los cambios climáticos y sus efectos en la producción del cacao. Aunque las predicciones climáticas futuras son preocupantes, existe la expectativa de que haya suficiente diversidad genéticas que permita seleccionar cultivares más tolerantes a Cohen altas temperatura. Cultivar el cacao en lugares por arriba de 30 °C conllevará a cierres estomáticos y consecuentemente disminuciones de *A* además de daños en el aparato fotosintético.

Pareciera que ante un escenario climático de alta temperatura una estrategia del cultivo será su combinación con árboles. El cacao en campo al parecer mantiene altas tasas de *A* en radiaciones de 800 a 1000 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Por ello es importante lograr esta condición con la combinación de árboles por lo que el manejo del sombreado en las plantaciones de cacao resulta un aspecto a seguir investigando.

Referencias bibliográficas

- Acheampong, K., Hadley, P. y Daymond, A.J. (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>
- Ahenkorah, Y., Akrofi, G.S. y Adri, A.K. (1974). The end of the firstcocoa shade and manurial experiment at the cocoa research institute of Ghana. *Journal. Horticultura . Science*. 49: 43-51. <https://doi.org/10.1080/00221589.1974.11514550>
- Almeida, A. y Valle, R. (2007). Ecophysiology of the cocoa tree. *Brazilian Journal of Plant Physiology* 19(4): 425-448. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400011>
- Almeida, AAF, Gomes, F, Araujo, R. Santos, RC. y Valle, R. (2014). Leaf gas exchange in species of the *Theobroma* genus. *Photosynthetica*. 52(1):16–21. Doi:10.1007/s11099-013-0048-8
- Alverson W. S., Whitlock, B. A., Nyffeler, R., Bayer, C. y Baum, D. A. (1999). Phylogeny of the core Malvales: evidence from *ndhF* sequence data. *American Journal of Botany* 86:1474–1486. <https://doi.org/10.2307/2656928>
- Alvim, T. (1975). Ecophysiology of cacao In: Simposio sobre Ecofisiologia de cultivos tropicales Manaus, Brasil
- Araque, O., Jaimez, R. E., Tezara, W., Coronel, I., Urich, R. y 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. DOI: <https://doi.org/10.1017/S0014479712000427>
- Avila-Lovera, E., Coronel, I., Jaimez, R., Urich, R., Pereyra, G. y Araque, O. (2016). Rasgos ecofisiológicos de árboles adultos de cultivares de cacao criollo (*Theobroma Cacao* L.) De un banco de germoplasma de venezuela *Agricultura experimental*, 52 (1), 137-153. doi:10.1017/S0014479714000593
- Balasinha, D., Daniel, E.V. y Bhat, P.G. (1991). Influence of environmental factors on photosynthesis in cocoa trees. – *Agricultural and Forest. Meteorology*. 55(1-2), 15-21 [https://doi.org/10.1016/0168-1923\(91\)90019-M](https://doi.org/10.1016/0168-1923(91)90019-M)
- Baligar, V. C., Bunce, J. A., Bailey, B. A., Machado, R. C. y Pomella, A. W. V. (2005). Carbon dioxide and photosynthetic photon flux density effects on growth and mineral uptake of cacao. *J Food Agric Environ*, 3(2), 142-147 <https://www.wfpublisher.com/Abstract/590>
- Baligar, VC, Bunce, JA, Machado ,RCR. y Elson, MK. (2008). Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration and vapour pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica* 46(2):216–221. <https://doi.org/10.1007/s11099-008-0035-7>
- Baligar, V. C., Elson, M. K., Almeida, A. A. F., de Araujo, Q. R., Ahnert, D. y He, Z. (2021). The impact of carbon dioxide concentrations and low to adequate photosynthetic photon flux density on growth, physiology and nutrient use efficiency of juvenile cacao genotypes. *Agronomy*, 11(2), 397. <https://doi.org/10.3390/agronomy11020397>
- Bartley, B.G.D. (2005). Genetic diversity of cacao and its utilization. CABI, Wallingford
- Black, E., Pinnington, E., Wainwright, C., Lahive, F., Quaife, T., Allan, R.P., Cook, P., Daymond, A., Hadley, P., McGuire, P.C., Verhoef, A. y Vidale, P.L. (2021). Cocoa plant productivity in West Africa under climate change: a modelling and experimental study. *Environ. Res. Lett.* 16, 014009. DOI: 10.1088/1748-9326/abc3f3
- Cohen, I., Zandalinas, S.I., Huck, C., Fritschi, F.B. y Mittler, R. (2021). Meta-analysis of drought and heat stress combination impact on crop yield and yield components. *Physiol. Plant*. 171, 66–76. <https://doi.org/10.1111/ppl.13203>
- Daymond, A.J. y Hadley, P. (2004). The effects of temperature and light integral on early vegetative growth and chlorophyll fluorescence of four contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Annals of Applied Biology*, 145(3), 257–262. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2004.tb00381.x>
- Daymond, A.J. y Hadley, P. (2008). Differential effects of temperature on fruit development and bean quality of contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Annual. Appl. Biology*. 153, 175–185. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2008.00246.x>

- Daymond, A. J., Tricker, P. J. y Hadley, P. (2011). Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum* 55:99–104. <https://doi.org/10.1007/s10535-011-0013-y>
- De Almeida, J., Tezara, W. y 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. *Agric. Water Management*. 171, 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.03.012>
- De Araujo, RP, de Almeida ,AAF, Barroso, JP, de Oliveira, RA, Gomes ,FP, Ahnert D, y otros. (2017). Molecular and morphophysiological responses cocoa leaves with different concentrations of anthocyanin to variations in light levels. *Scientia Horticulturae* 224:188–97. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.06.008>
- Dusenge, M.E., Duarte, A.G. y Way, D.A. (2019). Plant carbon metabolism and climate change: elevated CO₂ and temperature impacts on photosynthesis, photorespiration and respiration. *New Phytol.* 221, 32–49. <https://doi.org/10.1111/nph.15283>
- Dzandu, E., Enu-Kwesi, L., Markwei, C.M. y Ayeh, K.O. (2021). Screening for drought tolerance potential of nine cocoa (*Theobroma cacao* L.) genotypes from Ghana. *Heliyon* 7(11), e08389. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2021.e08389>
- Fernández, M. y Gyenge, J. (2010). Técnicas en medición en ecofisiología vegetal : conceptos y procedimientos / editores .: – Buenos Aires : Ediciones INTA, 2010. 140 p. :
- Galyon, I. K. A., McDavid, C. R., Lopez, F. B. y Spence, J. A. (1996). The effect of irradiance level on cocoa (*Theobroma cacao* L.): II. Gas exchange and chlorophyll fluorescence. *Tropical agriculture*, 73(1). <https://journals.sta.uwi.edu/ojs/index.php/ta/article/view/2538>
- Grossiord, C., Buckley, T.N., Cernusak, L.A., Novick, K.A., Poulter, B., Siegwolf, R.T.W., Sperry, J.S. y McDowell, N.G. (2020). Plant responses to rising vapor pressure deficit. *New Phytol.* 226, 1550–1566. <https://doi.org/10.1111/nph.16485>
- Hadley, P., Acheampong, K., Pearson, S., End, M.J. y Wieb, H. (1994). The effects of environmental factors on cherelle wilt in cocoa grown in controlled environments. In: Proceedings of the 11th International Cocoa Research Conference. pp. 661–666.
- Hatfield, J.L. y Prueger, J.H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. *Weather Clim. Extrem.* 10, 4–10. <https://doi.org/10.1016/j.wace.2015.08.001>
- Hebbar, K.B., Apshara, E., Chandran, K.P. y Prasad Vara, P. V. (2020). Effect of elevated CO₂, high temperature, and water deficit on growth, photosynthesis, and whole plant water use efficiency of cocoa (*Theobroma cacao* L.). *Int. J. Biometeorol.* 64, 47–57.
- Hutchins, A., Tamargo, A., Bailey, C. y Kim, Y. (2015). Assessment of climate change impacts on cocoa production and approaches to adaptation and mitigation: A contextual view of Ghana and Costa Rica ICCO 2021, Quartely Bulletin of Cocoa Statistics, Vol. XLVII, No. 2, Cocoa year 2021-21
- IDEAM. Atlas Climatológico de Colombia. (2020). Available online: <http://www.ideam.gov.co>
- IPCC (2021) Cambio climático 2021. Bases físicas. Contribución del Grupo de Trabajo I al Sexto Informe de Evaluación del Grupo Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático. IPCC: www.ipcc.ch
- Jaimez, R. E., Araque, O., Guzman, D., Mora, A., Espinoza, W. y Tezara, W. (2013). Agroforestry systems of timber species and cacao: survival and growth during the early stages. *Journal of Agriculture and Rural Development in the Tropics and Subtropics (JARTS)*, 114(1), 1-11. : <http://nbn-resolving.de/urn:nbn:de:hebis:34-2012112642171>
- Jaimez, R.E., Amores, F., Vasco, A., Gastón, R., Tarqui, O., Quijano, G., Jimenez, J. y Tezara W. (2018). Photosynthetic response to low and high light of cacao growing without shade in an area of low evaporative demand. *Acta Biologica Colombiana* 23:95_103 <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.64962>
- Jaimez RE, Barragan, L., Fernández-Niño, M., Wessjohann, LA., Cedeño-García, G., Sotomayor Cantos, I. y Arteaga, F. (2022). *Theobroma cacao* L. cultivar CCN 51: a comprehensive review on origin, genetics, sensory properties, production dynamics, and physiological aspects. *PeerJ* 9:e12676 <https://doi.org/10.7717/peerj.12676>
- Juby, B., Minimol, J.S., Suma, B., Santhoshkumar, A.V., Jiji, J. y Panchami, P.S. (2021). Drought mitigation in cocoa (*Theobroma cacao* L.) through developing tolerant hybrids. *BMC Plant Biol.* 21, 1–12. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-03352-4>
- Kizildeniz, T., Pascual, I., Irigoyen, J.J. y Fermin, M., (2021). Future CO₂, warming and water deficit impact white and red Tempranillo grapevine: Photosynthetic acclimation to elevated CO₂ and biomass allocation. *Physiol. Plant.* 172, 1779–1794. <https://doi.org/10.1111/ppl.13388>
- Lahive, F., Hadley, P. y Daymond, A.J. (2018). The impact of elevated CO₂ and water deficit stress on growth and photosynthesis of juvenile cacao (*Theobroma cacao* L.). *Photosynthetica*, 56(3), 911-920. <https://doi.org/10.1007/s11099-017-0743-y>
- Medina, V. y 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.* <https://alliancebioversityciat.org/publications-data/review-research-effects-drought-and-temperature-stress-and-increased-co2>

- Mensah, E. O. (2022). Limited effects of shade on physiological performances of cocoa (*Theobroma cacao* L.) under elevated temperatura. *Environmental and Experimental Botany* 201: <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2022.104983>.
- Miyaji, K., Da Silva, W. y Alvim, P. (1997a). Longevity of leaves of a tropical tree, *Theobroma cacao*, grown under shading, in relation to position within the canopy and time of emergence. *New Phytologist*, 135(3), 445-454. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00667.x>
- Miyaji, K., Da Silva, W. y Alvim, P. (1997b). 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(3), 463-472. <https://doi.org/10.1046/j.1469-8137.1997.00841.x>
- Muller, W. y Valle, R. (2012) Ecofisiología do cultivo do cacauero. In: Valle R, editor. *Ciência Tecnologia e manejo do cacauero*. MAPA: CEPLAC Brasil; 2012. p. 31-66.
- Motamayor, J., Risterucci, A., Lopez, P. *et al.* Cacao domestication I: the origin of the cacao cultivated by the Mayas. *Heredity* 89, 380–386 (2002). <https://doi.org/10.1038/sj.hdy.6800156>
- Rada, F., Jaimez, R. E., García-Núñez, C., Azócar, A. y Ramírez, M. E. (2005). Relaciones hídricas e intercambio de gases en *Theobroma cacao* var. Guasare bajo periodos de déficit hídrico. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 22:112–120.
- Raja Harun, R.M. y Kamariah, H. (1983). The effects of shading regimes on the growth of cocoa seedlings (*Theobroma cacao* L.). – *Pertunika* 6: 1-5, 1983.
- Raja Harun, R.M. y Hardwick, K. 1988 The effects of prolonged exposure to different light intensities on the photosynthesis of cocoa leaves. – In: 10th Inter. Cocoa Res. Conf. Pp. 205-209, Santo Domingo 1988.
- Sauvadet, M., Dickinson, A. K., Somarriba, E., Phillips-Mora, W., Cerda, R. H., Martin, A. R. y Isaac, M. E. (2021). Genotype–environment interactions shape leaf functional traits of cacao in agroforests. *Agronomy for Sustainable Development*, 41, 1-12
- Suárez Salazar, J. C., Melgarejo, L. M., Casanoves, F., Di Rienzo, J. A., DaMatta, F. M. y Armas, C. (2018). Photosynthesis limitations in cacao leaves under different agroforestry systems in the Colombian Amazon. *Plos One*, 13(11), e0206149. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0206149>
- Suárez, J. C., Gelpud, C., Noriega, J. E. y Ortiz-Morea, F. A. (2021). How do different cocoa genotypes deal with increased radiation? An analysis of water relation, diffusive and biochemical components at the leaf level. *Agronomy*, 11(7), 1422. <https://doi.org/10.3390/agronomy11071422>
- Yang, J.Y., Scascitelli, M., Motilal, L.A., Sveinsson, S., Engels, J.M.M., Kane, N.C., Dempewolf, H., Zhang, D., Maharaj, K. y Cronk, Q.C.B., (2013). Complex origin of Trinitario-type *Theobroma cacao* (Malvaceae) <https://doi.org/10.1007/s11295-013-0601-4>

