

Comunicación corta

Pigmentos fotosintéticos y conductancia estomática en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum* Willd. Ex. Spreng K. Schum.)¹

Photosynthetic pigments and stomatal conductance in ecotypes of copoazu (*Theobroma grandiflorum* Willd.Ex. Spreng K. Schum.)

Juan Carlos Suárez-Salazar², Ervin Humprey Duran-Bautista², July Andrea Rojas-Castillo²,
Neftali Ortiz-Cifuentes²

RESUMEN

El objetivo del presente trabajo fue evaluar la variabilidad del contenido de pigmentos fotosintéticos y la conductancia estomática diaria en relación con las variables ambientales en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum*). Los ecotipos utilizados formaban parte del banco de germoplasma de la Universidad de la Amazonia (Colombia). El estudio se realizó durante el año 2015. Se colectaron cuatro hojas del estrato medio de cuatro plantas por cada ecotipo, para hacer extracción y lecturas a diferentes niveles de absorbancia para determinar el contenido de pigmentos fotosintéticos. Durante las 04:00 a 18:00 h se monitoreó la conductancia estomática (gs) respecto a variables ambientales (humedad relativa, temperatura del aire, radiación y déficit de presión de vapor (DPV)). Se hizo un análisis de varianza utilizando la prueba de Tukey, se realizaron correlaciones y regresiones entre gs y variables ambientales. Los contenidos de clorofila a, b, total y carotenoides entre ecotipos fueron diferentes (P<0,0001), el ecotipo UA-31 presentó los mayores valores, contrastando con el ecotipo UA-37. A nivel de gs, la interacción ecotipo*hora presentaron diferencias significativas (P<0,0001). En promedio los ecotipos que presentaron mayores valores de gs fueron UA-67 y UA-039, esta variable presentó correlación negativa con temperatura (-0,84; P<0,0001), radiación (-0,91; P<0,0001) y DPV (-0,94; P<0,0001) contrario a lo presentado para humedad (0,90; P<0,0001). Los resultados sugieren que los ecotipos UA-039

ABSTRACT

The objective of this work was to evaluate the variability of photosynthetic pigment content and daily stomatal conductance was evaluated in relation to environmental variables in Copoazú (*Theobroma grandiflorum*) ecotypes. The ecotypes used were part of the germoplasm bank of the University of the Amazon (Colombia). The study was carried out during the year 2015. Four leaves of the average stratum of four plants were collected for each ecotype, to extract and read at different levels of absorbance and determine the content of photosynthetic pigments. During the hours of 04:00 a.m. to 6:00 p.m., the stomatal conductance (gs) was monitored for environmental variables (relative humidity, air temperature, radiation and vapor pressure deficit (VPD)). An analysis of variance was made using the Tukey test, correlations and regressions were made between gs and environmental variables. The contents of chlorophyll a, b, total and carotenoids among ecotypes were different (P<0.0001), the ecotype UA-31 presented the highest values, contrasting with the ecotype UA-37. Concerning gs, the interaction ecotype*hour showed significant differences (P<0.0001). The ecotypes that presented the highest values of gs were UA-67 and UA-039, (P<0.0001), radiation (-0.91, P<0.0001) and DPV (-0.94; P<0.0001) 0.0001). The results suggest that ecotypes UA-039 and UA-31 were the most suitable in terms of gaseous exchange and content of

¹ Recibido: 12 de agosto, 2015. Aceptado: 27 de julio, 2016. Este trabajo se realizó en el marco del proyecto de investigación “Comportamiento ecofisiológico de ecotipos de Copoazú (*Theobroma grandiflorum*) en el banco de germoplasma de la Universidad de la Amazonia”, Colombia.

² Universidad de la Amazonia, Facultad de Ingeniería, Programa Ingeniería Agroecológica. Sede principal Cll 17 Diag 17 Cra 3F Barrio Porvenir. Florencia-Caquetá, Colombia. july.rojas@udla.edu.co, nef.ortiz@udla.edu.co, ervinduranb@gmail.com, juansuarez1@gmail.com (autor para correspondencia).



y UA-31 fueron los más adecuados en cuanto al intercambio gaseoso y contenido de pigmentos fotosintéticos.

Palabras clave: diversidad fenotípica, respuesta fisiológica, condiciones ambientales.

photosynthetic pigments.

Keywords: phenotypic diversity, physiological response, environmental conditions.



INTRODUCCIÓN

Copoazú (*Theobroma grandiflorum* Wild. Ex. Spreng. K. Schum.) es una especie arbórea presente en la Amazonia continental, perteneciente al mismo género del cacao (*Theobroma cacao*) de la familia Malvaceae. Es considerada como una especie promisoriosa, ya que todas las partes de su fruto tienen diferentes usos potenciales como: derivados tradicionales, productos innovadores en la cosmética y la industria alimentaria. En esta última porque hasta 45% de copoazú en fruta fresca se compone de la pulpa que rodea la semilla que también puede ser utilizada para la producción de chocolate (Alves et al., 2007; Genovese y Lannes, 2009).

El estudio de las adaptaciones fisiológicas de los organismos al medio ambiente, permite comprender los mecanismos que explican algunas respuestas ecológicas. Mediante estudios ecofisiológicos es posible determinar las condiciones para el desarrollo de una especie, ecotipo o cultivo, incluso, de variedades dentro de un cultivo, contribuyendo a mejorar su productividad (Melgarejo et al., 2010). Del mismo modo, es necesario la evaluación de los factores que limitan la fotosíntesis, entre otros, lo relacionado con la apertura estomática y su incidencia en el intercambio de gases.

Se han observado variaciones genéticas como la correlación negativa entre densidad estomática y tamaño de estomas, con biomasa (Doheny-Adams et al., 2012). Enfoques experimentales que combinan herramientas fisiológicas y genéticas, han tenido éxito en función de la relación de los estomas con los procesos fisiológicos de la planta (Masle et al., 2005; Dow y Bergmann, 2014; Easlon et al., 2014). En consecuencia, la conductancia estomática (gs) es un factor importante en el ciclo y el equilibrio de agua, CO₂, y la energía entre las plantas y la atmósfera. El

contenido de clorofila de las hojas a menudo se utiliza como parámetro del estado fisiológico de la planta (García et al., 2005; Matsumoto et al., 2005). En algunos estudios, la dependencia de la conductancia estomática se relaciona con la clorofila de la hoja (Matsumoto et al., 2005). Asimismo, la disminución de la conductancia estomática puede tener efecto negativo sobre la tasa fotosintética, por lo que puede reducir el potencial de rendimiento de los cultivos (Gilbert et al., 2011).

El contenido de pigmentos fotosintéticos por unidad de área de las hojas, constituye uno de los indicadores de la capacidad fotosintética de las plantas, ya que representa una medida de las dimensiones del sistema fotosintético y de su eficiencia (Huang et al., 2004; García et al., 2005). Esto determina la producción de biomasa de la planta en diferentes condiciones. De ahí, que el estudio de los pigmentos fotosintéticos puede contribuir a esclarecer el comportamiento y respuesta de copoazú con la utilización de la energía lumínica, intercambio gaseoso, agua y nutrientes durante su ciclo de desarrollo, lo que ayudaría a diseñar sistemas agroforestales eficientes (Fortes et al., 2010). Por lo tanto, el objetivo del presente trabajo fue evaluar la variabilidad en el contenido de pigmentos fotosintéticos y la conductancia estomática diaria en relación con las variables ambientales en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum*).

MATERIALES Y MÉTODOS

Sitio y áreas de estudio

El banco de germoplasma de copoazú del Centro de Investigaciones Macagual César Augusto

Estrada Gonzales, propiedad de la Universidad de la Amazonia, está compuesto por diez ecotipos (UA-039, UA-045, UA-067, UA-068, UA-075, UA-166, UA-31, UA-37, UA-67, UA-75), con once años de plantados y en etapa productiva, con manejos agronómicos como fertilización con 15-15-15 en cuatro dosis anuales (50 g/árbol/dosis), de los cuales no se cuenta con la información sobre el origen y procedencia, ya que pertenecieron a un programa de mejoramiento genético del Ministerio de Agricultura de Colombia. El banco de germoplasma se ubica geográficamente a 1°37'N y 75°36'W, a 300 msnm, con un clima AF según la clasificación de Köppen. Las condiciones meteorológicas se caracterizan por una precipitación anual promedio de 3793 mm, con monomodal entre los meses de abril a septiembre, brillo solar de 1707 horas/año, temperatura promedio de 25,5 °C y humedad relativa de 84,3%.

Colecta de material vegetal

En enero del año 2015, periodo de mínima precipitación coincidiendo con un periodo de mayor intensidad lumínica, del total de ecotipos que conforman el banco de germoplasma de copoazú se seleccionaron al azar a las 9:00 am, cuatro plantas de cada ecotipo, las cuales estaban a pleno sol, donde se colectaron cuatro hojas completamente desarrolladas por planta, ubicadas en el estrato medio. Estas fueron llevadas al laboratorio de fisiología vegetal de la Universidad de la Amazonia donde se congelaron a -10 °C, hasta el momento de extracción de los pigmentos. De cada hoja se hizo un macerado en un mortero con nitrógeno líquido, para obtener tres muestras de 0,3 g pesados en balanza analítica, los que fueron usados para la extracción de los pigmentos fotosintéticos.

Extracción y cuantificación de pigmentos fotosintéticos

Utilizando acetona (80%) como solución extractora, y siguiendo la metodología propuesta por Melgarejo et al. (2010) se realizó el proceso de extracción del contenido de clorofila a, b, total y carotenoides. Del extracto, y utilizando un espectrofotómetro Uv-vis con lector de microplacas, se hicieron lecturas a diferentes longitudes de onda para luego hallar los contenidos de clorofilas y carotenoides; posteriormente, se emplearon las ecuaciones propuestas por Lichtenthaler (1987) para obtener el contenido de pigmentos. Para

Chl a (mg/g) = $12,25*(A663)-2,79*(A647)$, Chl b (mg/g) = $21,5*(A647)-5,1*(A663)$, C (c+x) (mg/g) = $(1000*(A470)-1,82*(Chl\ a)-85,02*(Chl\ b))/198$ y Chl (a+b) (mg/g) = $7,15*(A663)+18,71*(A647)$ donde A es la absorbancia (nm).

Variables ambientales y conductancia estomática

Dentro del banco de germoplasma fue ubicada una estación meteorológica para evaluar humedad relativa del aire (%), temperatura del aire (°C) y radiación global ($\mu\text{mol}/\text{m}^2/\text{s}$). A partir del máximo y mínimo de la temperatura y humedad se calculó el déficit de presión de vapor (DPV, MPa), mediante la metodología propuesta por Allen et al. (2006). De manera aleatoria, y utilizando la misma madurez fisiológica y posición que las utilizadas para pigmentos fotosintéticos en cuatro hojas de cuatro plantas de cada ecotipo, fue tomada la conductancia estomática (gs) con un porómetro de hoja SC-1 (Decagon Devices, Pullman), cada dos horas durante el curso diario entre las 04:00 – 18:00 h, en la época de mínima precipitación, durante tres días consecutivos (enero-2015), lo cual coincidió con un periodo de mayor intensidad lumínica.

Diseño experimental y análisis de datos

Para analizar el contenido de pigmentos fotosintéticos en cada ecotipo se utilizó un diseño completamente al azar, utilizando un modelo estadístico $Y_i = \mu + G_{n_i} + E_i$ donde: Y_i = una observación; μ = media; G_{n_i} = efecto del i-ésimo ecotipo, $E_{(i)}$ = error debido al ecotipo. En el caso de la conductancia estomática fue un modelo bifactorial con diseño completamente al azar en parcelas divididas. La parcela principal fue el ecotipo y la subparcela cada hora $Y_{ijk} = \mu + G_{n_i} + E_i + H_j + G_nH_{ij} + E_{k(ij)}$, donde: Y_{ijk} = una observación; μ = media; G_{n_i} = efecto del i-ésimo ecotipo; E_i = error debido al ecotipo; H_j = efecto de la j-ésima hora; G_nH_{ij} = interacción ecotipo x hora; $E_{k(ij)}$ = error debido a la hora. Los supuestos de normalidad y homogeneidad de varianzas fueron evaluados usando gráficos Q-Q-Plot y diagramas de dispersión entre residuos estudentizados y predichos. Para cada uno de los datos de pigmentos fotosintéticos, variables ambientales y conductancia estomática, se realizó análisis de estadística descriptiva y de varianza mediante la prueba de Tukey ($P < 0,05$). La correlación entre gs y las variables ambientales se

realizó utilizando el coeficiente de Pearson, así como regresiones para determinar el comportamiento diario. Los análisis se realizaron utilizando el programa Infostat (Di Rienzo et al., 2015).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

Pigmentos fotosintéticos

Se encontraron diferencias significativas entre el contenido de clorofila a, b, total y carotenoides a nivel de ecotipo ($P < 0,0001$; Cuadro 1). Al comparar los contenidos de pigmentos fotosintéticos, el ecotipo UA-31 presentó los mayores valores en comparación con el ecotipo UA-37UA-37, niveles más bajos de clorofila o su degradación repercuten en la reducción en la capacidad fotosintética de la hoja, debido a que limita el proceso fotoquímico, ya que la absorción de radiación depende de su contenido (Pezeshki, 2001). La importancia de analizar los pigmentos fotosintéticos radica en la relación que tiene el contenido de estos con la radiación fotosintéticamente activa (Bertolde et al., 2012), para la transformación de la energía lumínica a química a diferentes longitudes de onda (P700 y P680)

(García et al., 2005), lo cual permite una mayor tasa de asimilación de CO_2 (Jaimez et al., 2008).

El rango de clorofila total de 7,34 a 14,7 mg/g observado en este estudio fue menor que lo reportado por Daymond y Hadley (2004), cuyo rango varió de 8,06 a 15,0 mg/g para cuatro genotipos de cacao en condiciones de temperatura controladas en invernadero, las diferencias obtenidas podrían ser atribuidas a que la respuesta de las plantas cultivadas en el campo a las condiciones ambientales no es necesariamente la misma cuando se realiza bajo condiciones controladas como las de invernadero. Lo anterior guarda relación con lo expuesto por Ofori et al. (2015), quienes encontraron un rango de 5,59 a 9,25 cuando se evaluó la tolerancia a la sequía en el cacao (*Theobroma cacao* L.), bajo sombra y sin sombra.

En cuanto al contenido de carotenoides, el genotipo UA-31 presentó el valor promedio más alto (3,21), diferenciándose estadísticamente del resto, por lo que se presume un mejor desarrollo de las funciones como la disipación del exceso de energía de las clorofilas excitadas y la eliminación de especies reactivas de oxígeno (Lawlor, 2001), cuya formación indica condiciones de estrés oxidativo (Schützendübel y Polle, 2002). El genotipo UA-37 presentó el menor contenido

Cuadro 1. Contenido de pigmentos fotosintéticos en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum*) del banco de germoplasma de la Universidad de la Amazonia, Colombia. 2015.

Table 1. Contents of photosynthetic pigments in copoazu ecotypes (*Theobroma grandiflorum*) from the germoplasm bank at the University of the Amazon, Colombia. 2015.

Ecotipo	Chl a				Chl b				Carotenoides				Chl total		
	Media	E.E			Media	E.E			Media	E.E			Media	E.E	
UA-039	7,67	± 0,18	c*		3,07	± 0,08	cd		2,56	± 0,05	c		10,74	± 0,24	bc
UA-045	5,3	± 0,16	f		2,73	± 0,13	def		1,79	± 0,06	f		8,03	± 0,25	fg
UA-067	6,8	± 0,3	d		2,48	± 0,18	efg		2,77	± 0,09	b		9,28	± 0,45	de
UA-068	8,27	± 0,23	b		3,31	± 0,09	c		2,87	± 0,08	b		11,57	± 0,31	b
UA-075	7,53	± 0,27	c		2,38	± 0,14	fg		2,47	± 0,09	cd		9,9	± 0,41	cd
UA-166	7,9	± 0,24	bc		3,71	± 0,19	b		2,5	± 0,09	cd		11,61	± 0,38	b
UA-31	10,24	± 0,2	a		4,47	± 0,13	a		3,21	± 0,06	a		14,7	± 0,31	a
UA-37	5,14	± 0,14	f		2,2	± 0,15	g		1,69	± 0,06	f		7,34	± 0,27	g
UA-67	6,14	± 0,13	e		2,7	± 0,05	ef		2,3	± 0,04	de		8,84	± 0,17	ef
UA-75	5,98	± 0,22	e		2,8	± 0,09	de		2,19	± 0,09	e		8,77	± 0,31	ef
P-valor	<0,0001				<0,0001				<0,0001				<0,0001		

* Letras diferentes en las columnas significan diferencias significativas entre ecotipos mediante la prueba de Tukey ($P < 0,05$) / Different letters in the column means significant differences between ecotypes by Tukey test ($P < 0,05$).

E.E.: error estándar / E.E.: standar error.

de carotenoides, este resultado puede asociarse a la aparición de lesiones en el fotosistema II (PSII) al ser plantas sometidas a plena exposición solar, ya que los carotenoides forman parte del fotosistema I (PSI), PSII y síntesis; asimismo, la degradación de estos pigmentos se asocia, normalmente, con la disminución en la eficiencia fotosintética (Baker, 2008).

Conductancia estomática y relación con variables ambientales

Se presentaron diferencias significativas a nivel de ecotipo ($P < 0,0001$), hora ($P < 0,0001$) y en la interacción ecotipo*hora ($P < 0,0001$; Cuadro 2). El comportamiento diario (04:00 a 18:00 horas) para la gs fue cuadrático ($gs = 647,46 - 81,42(\text{hora}) + 3,47(\text{hora})^2$, $R^2 = 0,85$), debido a la incidencia de las condiciones ambientales.

En promedio, independientemente de la hora los ecotipos que presentaron mayores valores de gs fueron UA-67, UA-039 y UA-37, una mayor

conductancia estomática con frecuencia resulta en una mayor tasa de fotosíntesis, sin embargo, esto promueve un incremento de la transpiración que repercute negativamente en el estado hídrico de la planta, estas relaciones han sido demostradas por diferentes autores (Daymond et al., 2011; Raja-Harun y Hardwick 1988; Sena-Gomes et al., 1987) para plantas de *Theobroma cacao* L. Las diferencias entre ecotipos se debió a posibles adaptaciones fisiológicas, tales como mayor densidad estomática y contenidos de clorofila, así ha sido reportado para especies como copoazú, arazá (*Eugenia stipitata*) (Barrera et al., 2009) y Feijoa (*Acca sellowiana* Berg) (Naizaque et al., 2014). La importancia ecofisiológica de la gs se debe a la relación con el proceso de difusión de CO_2 al interior de la hoja, a partir de la regulación de la apertura estomática, priorizando la ganancia de carbono en relación a la pérdida de agua (Caplan y Yeakley, 2010).

En contraste con lo mencionado anteriormente, el ecotipo UA-31, seguido de UA-166, mostraron en

Cuadro 2. Comportamiento diario de la conductancia estomática ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$) en ecotipos de copoazú (*Theobroma grandiflorum*) ubicados en el banco de germoplasma de la Universidad de la Amazonia, Colombia. 2015.

Table 2. Daily behavior of stomatal conductance ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$) in copoazu ecotypes (*Theobroma grandiflorum*) from the in germoplasm bank at the University of the Amazon, Colombia. 2015.

Hora	UA-039		UA-045		UA-067		UA-068		UA-075	
	Media	E.E.								
4:00	382,72 ± 27,02	a*	322,93 ± 18,67	a	333,51 ± 19,89	a	365,72 ± 24,06	a	301,03 ± 16,28	a
6:00	338,91 ± 31,67	a	204,47 ± 12,76	c	232,66 ± 19,96	bc	304,75 ± 25,55	abc	277,97 ± 23,39	bc
8:00	181,31 ± 10,41	ab	170,03 ± 11,25	ab	165,73 ± 9,48	ab	168,23 ± 10,44	ab	185,02 ± 9,85	ab
10:00	255,91 ± 9,08	ab	198,76 ± 9,18	cde	198,03 ± 9,13	cde	222,33 ± 8,57	bcd	220,48 ± 8,52	bcd
12:00	191,29 ± 9,51	ab	150,51 ± 5,62	c	167,70 ± 8,37	bc	175,62 ± 8,17	abc	207,49 ± 13,17	a
14:00	222,99 ± 10,85	ab	161,91 ± 9,74	c	186,83 ± 10,39	abc	225,72 ± 14,90	a	208,09 ± 14,92	abc
16:00	253,06 ± 12,67	d	191,90 ± 11,24	a	247,91 ± 18,59	a	260,38 ± 13,47	a	257,47 ± 17,43	a
18:00	264,54 ± 12,63	d	409,71 ± 31,71	ab	311,15 ± 36,55	bcd	252,55 ± 8,84	d	240,24 ± 16,23	d
	UA-166		UA-31		UA-37		UA-67		UA-75	
4:00	383,59 ± 25,89	a	341,35 ± 19,69	a	392,65 ± 29,56	a	352,44 ± 21,88	a	336,44 ± 25,04	a
6:00	248,25 ± 22,23	abc	238,27 ± 18,29	abc	310,87 ± 26,32	ab	266,87 ± 23,80	abc	215,93 ± 16,57	bc
8:00	137,80 ± 8,32	b	164,51 ± 10,35	ab	204,39 ± 15,48	a	183,87 ± 10,87	ab	159,52 ± 7,01	ab
10:00	185,70 ± 10,54	de	194,35 ± 6,13	de	269,34 ± 13,63	a	238,41 ± 10,70	abc	167,44 ± 6,46	e
12:00	150,04 ± 5,49	c	157,18 ± 6,71	bc	167,10 ± 6,15	bc	161,29 ± 8,65	bc	149,12 ± 7,80	c
14:00	179,39 ± 9,26	abc	172,12 ± 7,40	bc	211,15 ± 12,42	abc	192,40 ± 13,11	abc	164,34 ± 8,05	c
16:00	244,06 ± 17,89	a	213,44 ± 16,07	a	252,06 ± 17,29	a	228,02 ± 16,91	a	242,08 ± 18,97	a
18:00	274,43 ± 15,69	d	300,67 ± 21,20	cd	243,89 ± 12,46	d	505,11 ± 24,67	a	392,18 ± 27,28	bc

* Letras diferentes en las columnas significan diferencias significativas entre ecotipos mediante la prueba de Tukey ($P < 0,05$) / Different letters in the column means significant differences between ecotypes by Tukey test ($P < 0,05$).

E.E.: error estándar / E.E.: standar error.

promedio una menor g_s , este comportamiento puede asociarse a un mecanismo adaptativo en regiones donde la humedad relativa es baja, por lo que, para la conservación del agua se realiza a través de la reducción de la g_s , a pesar de que se correlaciona con una reducción en la asimilación de carbono (Maherali et al., 2008). De acuerdo con Almeida et al. (2014), existe una relación directa entre la transpiración y la conductancia estomática, este complemento se ha evidenciado en diferentes especies del género *Theobroma* incluida *T. grandiflorum*. Asimismo, se ha encontrado que una amplia proporción de la variación observada en la tasa de fotosíntesis en clones de cacao, podría ser explicada por la variación en la conductancia estomática (Daymond et al., 2011).

La g_s presentó una correlación negativa con la temperatura (-0,84; $P < 0,0001$), radiación (-0,91; $P < 0,0001$) y DPV (-0,94; $P < 0,0001$), indicando que un incremento en alguna de estas variables tendría un efecto negativo sobre el intercambio gaseoso del copoazú, en tal sentido diversos autores han encontrado relaciones similares, por ejemplo, Joly y Hahn (1989) encontraron que las altas temperaturas conducen a una reducción de la conductancia estomática y una disminución de la fotosíntesis; por otra parte, Balashimha et al. (1991), Baligar et al. (2008) y Bobich et al. (2010), encontraron correlaciones negativas entre DPV y la g_s en *Theobroma cacao* L., y otras especies perennes, planteando que la fotosíntesis decrece significativamente con el aumento del DPV.

Una tendencia contraria se presentó para la humedad relativa (0,90; $P < 0,0001$), al respecto Daymond et al. (2011) al evaluar la variación genotípica en la fotosíntesis del cacao y su relación con la g_s , destacaron la influencia de la humedad relativa sobre la fotosíntesis. Las variaciones de las condiciones climáticas durante el día repercuten en procesos fisiológicos, se registró los mayores valores de temperatura y DPV al medio día (Figura 1). Los valores encontrados en este estudio para DPV al medio día responden a las condiciones de déficit hídrico debido a la alta radiación (Oren et al., 1999).

Se ha planteado que si el déficit de presión de vapor es alto, dado por una alta temperatura y una baja humedad, tendrá efectos negativos en la conductancia estomática y la tasa fotosintética (Bobich et al., 2010), característica presentada en la mayoría de los ecotipos.

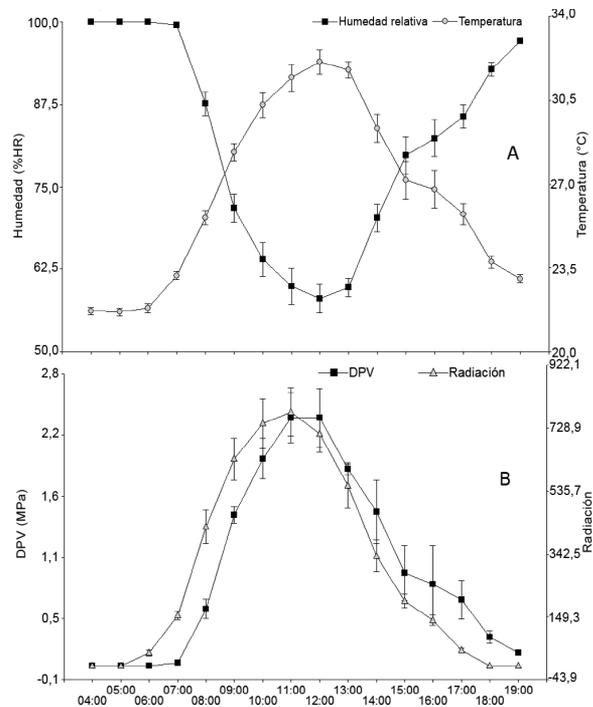


Figura 1. Tendencia de las variables ambientales durante las horas de muestreo ($n=30$ días) en el Centro de Investigaciones Macagual Cesar Augusto Estrada González de propiedad de la Universidad de la Amazonia, Colombia. 2015.

A. Temperatura, humedad relativa. B. Déficit de presión de vapor, radiación.

Figure 1. Environmental variables trend during the hours of sampling at the Research Center of Macagual Cesar Augusto Estrada González owned by the University of Amazonia, Colombia. 2015.

A. Temperature, relative humidity. B. Vapor pressure deficit, radiation.

En este sentido se ha sugerido que existe una estrecha correlación entre la conductancia y la fotosíntesis en un amplio rango de condiciones ambientales, ya que los estomas responden a los cambios ambientales como la radiación y el déficit de presión de vapor (Lombardozi et al., 2012).

A nivel de ecotipo se presentaron diferencias en los contenidos de pigmentos fotosintéticos, al igual sobre las estrategias de adaptación relacionadas con la g_s , debido a la variación climática diaria que afectó la conductancia estomática.

LITERATURA CITADA

- Allen, R.G., L.S. Pereira, D. Raes, y M. Smith. 2006. Evapotranspiración del cultivo: guías para determinación los requerimientos de agua de los cultivos. FAO, Roma, ITA.
- Almeida, A.A., F.P. Gomes, R.P. Araujo, R.C. Santos, and R.R. Valle. 2014. Leaf gas exchange in species of the *Theobroma* genus. *Photosynthetica* 52:16-21.
- Alves, R.M., A.M. Sebbenn, A.S. Artero, C. Clement, and A. Figueira. 2007. High levels of genetic divergence and inbreeding in populations of cupuassu (*Theobroma grandiflorum*). *Tree Genet. Gen.* 3:289-298.
- Baker, N.R. 2008. Chlorophyll fluorescence: a probe of photosynthesis *in vivo*. *Ann. Rev. Plant. Biol.* 59:89-113.
- Baligar, V.C., J.A. Bunce, C.R. Machado, and M.K. Elson. 2008. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration, and vapor pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. *Photosynthetica* 46:216-221.
- Balasimha, D., E.V. Daniel, and P.G. Bhat. 1991. Influence of environmental factors on photosynthesis in cocoa trees. *Agr. Forest Meteorol.* 55:15-21.
- Barrera, J., N. Orjuela, L.M. Melgarejo, D. Caicedo, y M.S. Hernández. 2009. Efecto de deficiencias minerales y de la luz en arazá (*Eugenia stipitata*) y copoazú (*Theobroma grandiflorum*). En: M.S. Hernández, y J. Barrera, editores, Frutas amazónicas: competitividad e innovación. Editorial Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas Sinchi, Bogotá, COL. p. 11-34.
- Bertolde, F.Z., A.A. Almeida, C.P. Pirovani, F.P. Gomes, D. Ahnert, V.C. Baligar, and R.R. Valle. 2012. Physiological and biochemical responses of *Theobroma cacao* L. genotypes to flooding. *Photosynthetica* 50:447-457.
- Bobich, E.G., G.A. Barron-Gafford, K.G. Rascher, and R. Murthy. 2010. Effects of drought and changes in vapour pressure deficit on water relations of *Populus deltoides* growing in ambient and elevated CO₂. *Tree Physiol.* 30:866-875.
- Caplan, J.S., and J.A. Yeakley. 2010. Water relations advantages for invasive *Rubus armeniacus* over two native ruderal congeners. *Plant Ecol.* 210:169-179.
- Daymond, A.J., and P. Hadley. 2004. The effects of temperature and light integral on early vegetative growth and chlorophyll fluorescence of four contrasting genotypes of cacao (*Theobroma cacao*). *Ann. Appl. Biol.* 145:257-262.
- Daymond, A.J., P.J. Tricker, and P. Hadley. 2011. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biol. Plant.* 55:99-104.
- Di Rienzo, J.A., F. Casanoves, M.G. Balzarini, L. González, M. Tablada, y C.W. Robledo. 2015. Infostat versión 2015. Universidad Nacional de Córdoba, ARG.
- Doheny-Adams, T., L. Hunt, P.J. Franks, D.J. Beerling, and J.E. Gray. 2012. Genetic manipulation of stomatal density influences stomatal size, plant growth and tolerance to restricted water supply across a growth carbon dioxide gradient. *Philos. Trans. R. Soc. Lond. B Biol. Sci.* 367:547-555.
- Dow, G.J., and D.C. Bergmann. 2014. Patterning and processes: how stomatal development defines physiological potential. *Current Opinion Plant Biol.* 21:67-74.
- Easlon, H., K. Nemali, J. Richards, D. Hanson, T. Juenger, and J. McKay. 2014. The physiological basis for genetic variation in water use efficiency and carbon isotope composition in *Arabidopsis thaliana*. *Photosynth. Res.* 119:119-129.
- Fortes, D., R.S. Herrera, S. Gonzales, M. García, A. Romero, y A.M. Cruz. 2010. Comportamiento de los pigmentos fotosintéticos, según la edad de rebrote después del pastoreo de *Pennisetum purpureum* vc. Cuba CT-115 en la estación lluviosa. *Rev. Cub. Cienc. Agríc.* 44:427-431.
- García, X., E. García, Q. Rascón, L. Herrera, and G.A. Aguado. 2005. Chlorophyll accumulation is enhanced by osmotic stress in graminaceous chlorophyll cells. *J. Plant Physiol.* 162:650-667.
- Genovese, M.I., and S.C.D.S. Lannes. 2009. Comparison of total phenolic content and antiradical capacity of powders and "chocolates" from *cocoa* and *cupuassu*. *Food Sci. Technol. (Campinas)* 29:810-814.
- Gilbert, M.E., N.M. Holbrook, M.A. Zwieniecki, W. Sadok, and T.R. Sinclair. 2011. Field confirmation of genetic variation in soybean transpiration response to vapor pressure deficit and photosynthetic compensation. *Field Crops Res.* 124:85-92.
- Huang, X.D., Y.E. Alawi, D.M. Penrose, B.R. Glick, and B.M. Greenberg. 2004. Responses of three grass species to creosote during phytoremediation. *Environ. Poll.* 130:453-459.
- Jaimez, R.E., W. Tezara, I.L. Coronel, y R. Urich. 2008. Ecofisiología del cacao (*Theobroma cacao*): su manejo en el sistema agroforestal. Sugerencias para

- su mejoramiento en Venezuela. *Rev. Forest. Venez.* 52:253-258.
- Joly, R.J., and D.T. Hahn. 1989. Net CO₂ assimilation of cacao seedlings during periods of plant water deficit. *Photosynth. Res.* 21:151-159.
- Lawlor, D.W. 2001. *Photosynthesis*. 3th ed. BIOS Sci. Publishers, Oxford, GBR.
- Lichtenthaler, H.K. 1987. Chlorophylls and crotenoids: pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods Enzymol.* 148:350-382.
- Lombardozi, D., J.P. Sparks, G. Bonan, and S. Levis. 2012. Ozone exposure causes a decoupling of conductance and photosynthesis: implications for the Ball-Berry stomatal conductance model. *Oecologia* 169:651-659.
- Maherali, H., M.E. Sherrard, M.H. Clifford, and R.G. Latta. 2008. Leaf hydraulic conductivity and photosynthesis are genetically correlated in an annual grass. *New Phytol.* 180:240-247.
- Masle, J., S.R. Gilmore, and G.D. Farquhar. 2005. The ERECTA gene regulates plant transpiration efficiency in *Arabidopsis*. *Nature* 436:866-870.
- Matsumoto, K., T. Ohta, and T. Tanaka. 2005. Dependence of stomatal conductance on leaf chlorophyll concentration and meteorological variables. *Agric. Forest Meteorol.* 132:44-57.
- Melgarejo, L.M., M. Romero, S. Hernández, J. Barrera, M.E. Solarte, D. Suárez, L.V. Pérez, A. Rojas, M. Cruz, A.L. Moreno, S.C. Crespo, y W.H. Pérez. 2010. Experimentos en fisiología vegetal. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá, COL.
- Naizaque, J., G. García, G. Fischer, y L.M. Melgarejo. 2014. Relación entre la densidad estomática, la transpiración y las condiciones ambientales en Feijoa (*Acca sellowiana* [o. Berg] Burret). *Rev. U.D.C.A. Act. & Div. Cient.* 17:115-121.
- Ofori, A., F.K. Padi, K. Acheampong, and S. Lowor. 2015. Genetic variation and relationship of traits related to drought tolerance in cocoa (*Theobroma cacao* L.) under shade and no-shade conditions in Ghana. *Euphytica* 201:411-421.
- Oren, R., J.S. Sperry, G.C. Katul, D.E. Pataki, B.E. Ewers, N. Phillips, and K.V.R. Schäfer. 1999. Survey and synthesis of intra and interspecific variation in stomatal sensitivity to vapour pressure deficit. *Plant Cell Environ.* 22:1515-1526.
- Pezeshki, S.R. 2001. Wetland plant responses to soil flooding. *Environ. Exp. Bot.* 46:299-312.
- Sena-Gomes, A.R., T.T. Kozłowski, and P.B. Reich. 1987. Some physiological responses of *Theobroma cacao* var. Catongo seedlings to air humidity. *New Phytol.* 107:591-602.
- Schützendübel, A., and A. Polle. 2002. Plant responses to abiotic stresses: heavy metal-induced oxidative stress and protection by mycorrhization. *J. Exp. Bot.* 53:1351-1365.
- Raja-Harun, R., and Hardwick, K. 1988. The effects of different temperature and water vapour pressure deficit on photosynthesis and transpiration in cocoa. In: *Cocoa producers' alliance*, editor, Proceedings of the 10th International Cocoa Research Conference. Cocoa Producers' Alliance, Lagos, NGR. p. 17-23.