

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACION Y ENSEÑANZA
PROGRAMA DE ENSEÑANZA PARA EL DESARROLLO Y LA CONSERVACION
ESCUELA DE POSGRADUADOS

COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO DEL CAFÉ ASOCIADO CON
Eucalyptus deglupta, *Terminalia ivorensis* Y SIN SOMBRA

POR

PABLO SILES GUTIÉRREZ

CATIE

Turrialba, Costa Rica
2001

CENTRO AGRONÓMICO TROPICAL DE INVESTIGACIÓN Y ENSEÑANZA

ESCUELA DE POSTGRADO

PROGRAMA DE EDUCACIÓN PARA EL DESARROLLO

COMPORTAMIENTO FISIOLÓGICO DEL CAFÉ ASOCIADO CON *Eucalyptus deglupta*, *Terminalia ivorensis* Y SIN SOMBRA

Tesis sometida a la consideración de la Escuela de Postgrado del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza, como requisito parcial para optar por el grado de:

Magister Scientiae

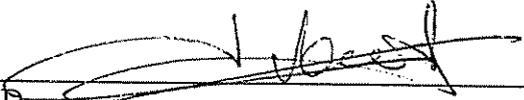
Pablo Danny Siles Gutiérrez

Turrialba, Costa Rica
2002

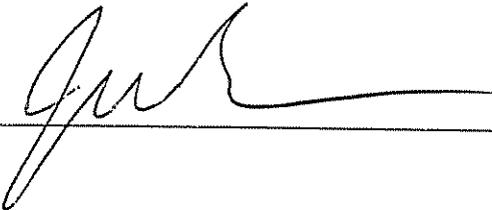
Esta tesis ha sido aceptada en su presente forma por el Programa de Educación para el Desarrollo y la Conservación y la Escuela de Posgrado del CATIE y aprobada por el Comité Consejero del Estudiante como requisito parcial para optar por el grado de:

MAGISTER SCIENTIAE

FIRMANTES:



Philippe Vaast, Ph.D.
Consejero Principal

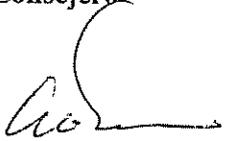


John Beer, Ph.D.
Miembro Comité Consejero

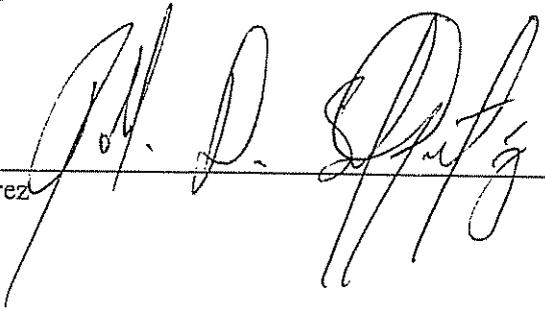


Francisco Jiménez, Ph. D.
Miembro Comité Consejero

Reinhold Muschler, Ph. D.
Miembro Comité Consejero



Ali Moslemi, Ph.D.
Director Escuela de Posgrado



Pablo Danny Siles Gutiérrez
Candidato

DEDICATORIA

A la Pacha Mama por habernos bendecido con todas sus lindas rarezas y permitirnos estudiarlas.

A mi madre y hermanos por apoyarme incondicionalmente en todas las situaciones, en las que nadie lo hubiese hecho.

A Patricia Talavera por apoyarme, compartir conmigo muchos lindos momentos, estar conmigo aún después de esta tesis y enseñarme lo bello de compartir sueños y anhelos.

Hoy la tierra y los cielos me sonríen,
hoy llega al fondo de mi alma el sol,
hoy la he visto..., la he visto y me ha mirado....
¡hoy creo en Dios!

AGRADECIMIENTOS

Al Dr. Philippe Vaast, consejero principal y excelente guía en mi investigación, al cual le debo la mayor parte de mi tesis, ya que sin su ayuda y sugerencias no hubiese sido posible ni el comienzo ni el final de este trabajo.

Al Dr. John Beer por sus valiosos aportes y sugerencias al trabajo, así como estar abierto a ayudar con amplio conocimiento científico.

A los Drs Francisco Jiménez y Reinhold Muschler, por sus comentarios y recomendaciones en el mejoramiento de este trabajo.

A la Dra Tamara Benjamín por sus aportes en la metodología.

Al Dr Jean-Michael Harmand por su ayuda en algunas mediciones y sugerencias al trabajo.

Al estudiante de doctorado Rudolf van Kanten por su gran ayuda e interés en esta investigación.

A los propietarios de la finca Verde Vigor por permitirme realizar mi trabajo en su propiedad y ayuda en algunas mediciones.

Al bachiller Manuel Mejivar y sus diferentes ayudantes (Carlos y Edwin), por la ayuda en el trabajo de campo.

Al asistente de investigación Mario Cervantes por su ayuda en el trabajo de campo.

A mis compañeros de promoción por haber compartido muchos momentos y sobre todo a mis compañeros de la maestría en agroforestería, especialmente a Alfredo Caballero, Cristóbal Villanueva, Tomas Moreno y Wilber Sabido, por compartir ideas en las charlas alco-filosóficas.

Al CATIE por albergarme, enseñarme y darme la oportunidad de hacer este trabajo.

A todos los que me han enseñado y ayudado a lo largo de esta búsqueda de anhelos personales que llamamos vida.

TABLA DE CONTENIDO

LISTA DE CUADROS	vii
LISTA DE FIGURAS	viii
RESUMEN	x
SUMMARY	xii
1. INTRODUCCIÓN	1
1.1 Objetivos	3
1.1.1 Objetivo general	3
1.1.2 Objetivos específicos	3
1.2 Hipótesis de trabajo	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA	5
2.1 Ciclo de crecimiento estacional y floración de café	5
2.2 Respuesta estomática del café	7
2.3 Fotosíntesis	10
2.3.1 Efecto de la radiación fotosintéticamente activa sobre la fotosíntesis	11
2.3.2 Efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis	12
2.3.3 Efecto del estrés hídrico	13
2.3.4 Efecto de la presencia de frutos sobre la fotosíntesis	16
2.4 Efecto de los árboles de sombra sobre el microclima	16
3. MATERIALES Y METODOS	18
3.1 Localización	18
3.2 Clima y Suelos	18
3.3 Experimento original	18
3.4 Selección de cafetos	19
3.5 Selección de bandolas y hojas	22
3.6 Variables respuesta de café	24
3.6.1 Variables a nivel de hojas	24
3.6.2 Variables a nivel de bandolas	25
3.7 Variables respuesta de los árboles maderables	26
3.8 Análisis estadístico	28
3.8.1 Variables medidas en los árboles	29
3.8.2 Variables medidas a nivel de ramas en café	30
3.8.3 Variables medidas a nivel de hojas en café	31
3.8.4 Análisis de correlación entre las variables microclimáticas y fisiológicas	32
4. RESULTADOS	33
4.1 Crecimiento de árboles	33
4.2 Efecto de los árboles sobre la disponibilidad de RAFA a nivel de parcela	33
4.3 Conductividad estomática de los árboles en la época seca	34
4.4 Efecto de los árboles sobre la humedad del suelo	36
4.5 Efecto de los árboles sobre variables microclimáticas y fisiológicas de café	37

4.6 Efecto de los estratos sobre variables microclimáticas y fisiológicas del café.....	38
4.7 Efecto de la hora del día y sus interacciones sobre variables microclimáticas y fisiológicas de café.....	39
4.8 Efecto de la época de crecimiento y sus interacciones sobre variables microclimáticas y fisiológicas.....	43
4.9 Relación entre las variables microclimáticas y fisiológicas	55
4.10 Efecto de los árboles sobre variables de arquitectura y de producción de la planta	56
4.11 Interacción entre estrato y árboles sobre variables de arquitectura y producción del cafeto	57
4.12 Interacción entre época de crecimiento, árboles y estratos sobre arquitectura y producción del cafeto	60
5. DISCUSIÓN	63
5.1 Componente maderable del sistema	63
5.1.1 Crecimiento de las especies maderables	63
5.1.2 Disponibilidad de RAFA.....	63
5.1.3 Humedad del suelo y conductividad estomática de árboles.....	64
5.2 Influencia de los maderables sobre las variables microclimáticas y fisiológicas ..	65
5.3 Efecto de los maderables sobre variables vegetativas y productivas	69
6. CONCLUSIONES	71
6.1 Componente maderable del sistema	71
6.2 Influencia de los maderables sobre las variables microclimáticas y fisiológicas medidas en café.....	71
6.3 Efecto de los maderables sobre variables vegetativas y productivas	73
7. RECOMENDACIONES	74
BIBLIOGRAFIA.....	75
Anexos.....	81

LISTA DE CUADROS

Cuadro 1. Crecimiento de <i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>Terminalia ivorensis</i> en plantaciones de café a los 34 meses de edad.....	33
Cuadro 2. Promedios de conductividad estomática (gs) de <i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>Terminalia ivorensis</i> en ramas inferiores. Temperatura del aire, temperatura foliar y RAFA durante estas mediciones en la época seca	35
Cuadro 3. Correlaciones entre conductividad estomática (gs), temperatura del aire, temperatura foliar y RAFA, de <i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>Terminalia ivorensis</i> en la época seca.....	36
Cuadro 4. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por los árboles maderables.....	38
Cuadro 5. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas por los estratos de las plantas de café.....	38
Cuadro 6. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por la hora del día.....	39
Cuadro 7. Variables fisiológicas y micro-climáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por la época del año.....	43
Cuadro 8. Respuesta de café bajo la influencia de <i>E. deglupta</i> y <i>T. ivorensis</i> comparado con pleno sol.....	56
Cuadro 9. Diferencias encontradas entre estratos de plantas de café.....	57
Cuadro 10. Diferencias de las variables de crecimiento de plantas de café encontradas entre las diferentes épocas del año, en plantas de café	60

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de la parcela útil para los tratamientos con maderables.	20
Figura 2. Esquema de la subunidad de muestreo para los tratamientos con maderables, mostrando plantas bajo la influencia de maderables y distancias de estas al árbol.	21
Figura 3. Esquema teórico de los cuatro estratos de las plantas de café.....	22
Figura 4. Esquema de selección de hojas dentro de la bandola de las mediciones de variables fisiológicas y microclimáticas.....	23
Figura 5. Esquema de muestreo de RAFA a nivel de parcela.	27
Figura 6. Esquema de medición de humedad en el suelo.....	28
Figura 7. Porcentaje de Radiación fotosintéticamente activa proyectada a nivel de parcela, bajo <i>Eucalyptus deglupta</i> , <i>Terminalia ivorensis</i> y pleno sol, en la época seca y lluviosa.....	34
Figura 8. Variación diaria de conductividad estomática de árboles de <i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>Terminalia ivorensis</i> en la época seca.	35
Figura 9. Humedad del suelo a 30 cm de profundidad en la época seca y lluviosa, en plantaciones de café a pleno sol y bajo árboles de <i>Eucalyptus deglupta</i> y <i>Terminalia ivorensis</i>	37
Figura 10. Variables microclimáticas de café bajo diferentes tipos de sombra y horas del día.	41
Figura 11. Variables fisiológicas de café, afectadas por la interacción tipos de sombra y horas del día.	42
Figura 12. Variables microclimáticas y fisiológicas, de plantaciones de café bajo diferentes tipos de sombra y épocas del año.....	45
Figura 13. Temperatura foliar de hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día.	48
Figura 14. Temperatura del aire en plantaciones café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día.....	49
Figura 15. Radiación fotosintéticamente activa e incidente en hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día.....	50

Figura 16. Concentración de CO ₂ en el aire en plantaciones de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día.....	51
Figura 17. Conductividad estomática de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.....	52
Figura 18. Tasa de transpiración de hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día.....	53
Figura 19. Concentración de CO ₂ interno en hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día	54
Figura 20. Efecto de los árboles sobre el número de frutos medios por bandolas, número de secundarias y longitud de la parte sin lignificar, en diferentes estratos de café.....	59
Figura 21. Efecto del tipo de sombra sobre el numero de frutos totales por bandola (A), longitud total de la bandola (B), longitud de la bandola sin lignificar (C), área foliar(D), número de hojas por bandola (E) y largo promedio de hojas de plantas de café (F), en diferentes épocas.....	62

RESUMEN

Siles Gutiérrez, Pablo. 2002. Comportamiento fisiológico del café asociado con *Eucalyptus deglupta* Blume, *Terminalia ivorensis* A. Chev y sin sombra.

Palabras claves: *Coffea arabica*, conductividad estomática, fotosíntesis neta, RAFA, variables microclimáticas.

La presente investigación se enfocó en cuantificar la influencia de dos especies maderables sobre variables microclimáticas y fisiológicas en una plantación de café, para contribuir de esta manera a un mejor manejo de sistemas agroforestales.

El trabajo se desarrolló en la finca Verde Vigor, la cual está ubicada a 30 km al sur de la ciudad de San Isidro del General, Pérez Zeledón, Costa Rica. Las mediciones se realizaron en un ensayo con *Coffea arabica* cultivar Costa Rica 95, establecido en 1998, bajo sombra de los árboles maderables, *Eucalyptus deglupta* y *Terminalia ivorensis* y un control a pleno sol.

1

Los resultados indican un mayor crecimiento de *T. ivorensis* en comparación con *E. deglupta*, lo que puede implicar una mayor competencia por agua y luz para los cafetos sombreados. La radiación fotosintéticamente activa (RAFA) disponible para el café en la época seca bajo *E. deglupta* fue 70% del pleno sol, en comparación con 63% bajo *T. ivorensis*. En la época lluviosa se presenta un alta diferencia con 60% bajo de *E. deglupta* y solamente 28% de RAFA bajo de *T. ivorensis* debido a un alto rebrote de follaje por parte de esta última especie. Además, *T. ivorensis* representó una mayor competencia por agua en la época seca, al reducir la humedad del suelo en comparación a pleno sol y *E. deglupta*. Eso puede estar relacionada con la mayor tasa de conductividad estomática de las hojas de *T. ivorensis* en las horas del mediodía y de la tarde.

En la época seca, la temperatura foliar y del aire, bajo *T. ivorensis* presenta valores muy similares a los obtenidos en cafetos bajo pleno sol. En las horas de la mañana se presentan diferencias de 2.5 °C entre los cafetos bajo maderables y pleno sol; mientras al mediodía no se presentan diferencias en temperaturas bajo pleno sol y *T. ivorensis*; alcanzando valores de 35 °C; estos valores son solo 1° C mayor con respecto a *E. deglupta*. En la época lluviosa, las diferencias en temperatura foliar entre las plantas

bajo pleno sol y *T. ivorensis* son 4 y 2 °C, en las horas de la mañana y mediodía, respectivamente, ya que las plantas bajo pleno sol pueden experimentar temperaturas de 33 °C.

En la época seca, la RAFA no presenta una diferencia entre plantas bajo *E. deglupta* y *T. ivorensis*, con valores promedio de 400 y 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas de la mañana y de 550 y 680 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas del mediodía, respectivamente. Mientras bajo pleno sol se alcanzan valores de 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ desde las horas de la mañana. Durante la época lluviosa, los valores RAFA bajo *T. ivorensis* son muy bajos con valores del orden de 180 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas de la mañana y 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas de la tarde.

En la época seca las plantas bajo *E. deglupta* presentan las mayores tasas de conductividad estomática en las diferentes horas del día; mientras en el inicio de la época lluviosa las plantas bajo *T. ivorensis* presentan los mayores valores, los cuales decrecen en la segunda época lluviosa que coincide con la época de desarrollo de frutos y presentan los menores valores. Por otro lado, la asimilación muestra ser mayor bajo *E. deglupta* y pleno sol, con respecto a *T. ivorensis*, asociado con una menor RAFA incidente, ya que en la época lluviosa se presenta en las horas de la tarde una asimilación neta negativa.

La influencia de los maderables también se refleja en una baja carga de frutos de las plantas de café. Mientras en pleno sol se mantienen 15 a 25 frutos por bandola, en las plantas bajo maderables se mantiene un promedio de 8 frutos por bandola. Esto hace que en la época de mayor crecimiento de frutos las plantas bajo pleno sol muestren una disminución de la parte vegetativa en crecimiento, como número de nudos y área foliar, en comparación de las plantas bajo los sistemas agroforestales. Probablemente, este efecto puede estar relacionado con una competencia por asimilados entre los frutos y las partes vegetativas, lo que puede llevar a una alternancia de la producción.

SUMMARY

Siles Gutiérrez, Pablo. 2002. Physiological behavior of the coffee associated with *Eucalyptus deglupta* Blume, *Terminalia ivorensis* A. Chev and without shade.

Key words: *Coffea arabica*, stomatal conductance, net assimilation, PAR, microclimatic variables.

The aim of the present research was to quantify the influence of two timber tree species on microclimatic and physiological variables of coffee plants in order to contribute to a better understanding and management of coffee agroforestry systems.

The work was developed in the Verde Vigor farm, which is located to 30 km to the south of the city of San Isidro del General, Pérez Zeledón, Costa Rica. The measurements were carried out in a trial planted in 1998 with *Coffea arabica* cultivar Costa Rica 95 under shade of the two timber trees, *Eucalyptus deglupta* and *Terminalia ivorensis* and a control under full sun.

The results indicate that *T. ivorensis* had a higher growth rate in comparison with *E. deglupta*; this might imply a higher competition for water and light between this shade tree specie and coffee. The photosynthetically active radiation (PAR) available for the coffee under *E. deglupta* in the dry season was 70% of the full sun, in comparison to 63% under *T. ivorensis*. In the rainy season, a higher difference was observed between *E. deglupta* and *T. ivorensis*, with PAR values of 60% under *E. deglupta* and only 28% under *T. ivorensis*; this was due to a high foliar flush with the last specie. Furthermore, *T. ivorensis* represented a higher competition for water in the dry season reducing more the soil moisture than that of the systems under full sun and *E. deglupta*. This effect could be related with the highest rate stomatal conductance of the leaves of *T. ivorensis* from midday onward.

In the dry season, the coffee leaf temperature and air temperature under *T. ivorensis* were very similar to that obtained with coffee plants grown under full sun. In the morning hours, differences of 2.5 °C were observed between coffee plants under shade trees and full sun. However at noon, no difference in the leaf temperature was detected under full sun and *T. ivorensis*, reaching values of 35 °C; these values were only 1° C above that temperatures reached in coffee plants under *E. deglupta*. In the rainy season, the

differences in leaf temperature between coffee plants under full sun were 4 and 2 °C above temperature reached under *T. ivorensis*, in the morning and around noon, respectively; The plants under full sun were experiencing temperatures of 33 °C.

During the dry season, the PAR did not present a difference between coffee plants under *E. deglupta* and *T. ivorensis*, with values of 400 and 500 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the morning and values of 550 and 680 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ around noon, respectively. On the other end, values of 800 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ were reached under full sun starting in the morning hours. During the rainy season, the values of PAR under *T. ivorensis* were very low reaching values of 180 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the morning and 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ in the afternoon.

In the dry season, the plants under *E. deglupta* presented the highest rates of stomatal conductance irrespective of the time of the day. On the other end at the beginning of the rainy season, the coffee plants under *T. ivorensis* presented the highest conductance values. During the year, these values decreased to be at their lowest in the second part of rainy season.

The net assimilation showed higher rates under *E. deglupta* and full sun in comparison with that of coffee plants under *T. ivorensis*, especially during the rainy season with low PAR values reaching coffee leaves and negative rates of net assimilation observed in the late afternoon.

The shade trees also influenced coffee fruit load. Plants under full sun bore 15 to 25 fruits per branch, while plants under trees bore eight fruits per branch. For this reason in the season of fruit growth, plants under full sun showed a decrease in their vegetative growth (new nodes and leaf area) in comparison to plants under shade trees. Probably, this effect was related to competition for assimilates between the fruits and the vegetative parts.

1. INTRODUCCIÓN

- 7 El café (*Coffea arabica* L.) es una especie que es originaria de los bosques tropicales de Etiopía, en donde crece en un complejo de boscoso de cuatro estratos y bajo sombra permanente. En esta zona y creciendo en condiciones de sombra, el café no está expuesto a altas temperaturas y pasa por un corto período de sequía durante el año (Maestri y Barros, 1977).

Por lo anterior, el café presenta características de una planta de sombra con bajos puntos de compensación luz y puede sufrir daños causados al fotosistema II por altas radiaciones (Rena *et al.*, 1994, Kumar y Tieszen, 1980a). Los daños al fotosistema II son conjunto de procesos moleculares complejos, donde el centro de reacción PS-II debe ser desensamblado y reparado (Taiz y Zieger, 1998)

Los sistemas agroforestales de café ofrecen algunas ventajas con respecto a sistemas de café a pleno sol. Los árboles de sombra reducen el estrés en café al moderar las condiciones climáticas adversas y desbalances nutricionales (Beer, 1987). Los agricultores de Etiopía, mencionan que los árboles de sombra influyen en que las plantas de café tengan la habilidad de sobrevivir por largos periodos y mantener un rendimiento sostenido, comparado con plantas de café sin sombra (Teketay y Tegineh, 1991).

Aparte del efecto de los árboles sobre el microclima, estos pueden suplir nutrientes por la descomposición de las hojas caídas. Los árboles leguminosos pueden contribuir por medio de la fijación de N_2 (Vaast y Snoeck, 1999). La sombra afecta las condiciones del suelo, influyendo en que la materia orgánica se descomponga más lentamente debido a temperaturas más bajas. Pero, el efecto neto de la sombra es que plantas de café sombreadas sin fertilizar mantienen un rendimiento más alto que plantas sin sombra, cuando estos no son fertilizados. Sin embargo, las plantas sin sombra tienen una alta respuesta a la fertilización, de manera que los mayores rendimientos ocurren en cafetos con alta fertilización y sin sombra (Willson, 1985).

La sombra producida por los árboles mejora la calidad del café, desempeñando un papel semejante a la altitud para el café Catuai, que permite una fracción mayor de

granos grandes, un aumento de la acidez y alto contenido de sacarosa (Guyot *et al.*, 1996). Muschler (2001) evaluó la importancia de la sombra sobre la calidad en zonas de baja elevación, con un ambiente subóptimo para la producción de café en Costa Rica; encontró que el peso del fruto y el tamaño del grano incrementó cuando la sombra de *Erythrina poeppigiana* fue intermedia (40 a 60%) y densa (80%), con respecto a café sin sombra. Según este autor, la sombra promueve un llenado de frutos más lento y balanceado, haciendo que el producto tenga una mejor calidad con respecto a cafetos sin sombra, en estos ambientes.

A pesar que los árboles de sombra presentan ciertas ventajas, los árboles pueden competir por los recursos necesarios (agua, nutrientes y luz) para el crecimiento (Beer, 1987, Willey, 1975). Por esta razón, los árboles pueden reducir el rendimiento de café en ambientes óptimos para su producción y cuando las densidades de árboles es alta, como la que se trabaja en plantaciones forestales (Tavares *et al.*, 1999; Viera *et al.*, 1999).

La influencia de los árboles de sombra sobre el cultivo de café depende mucho de las condiciones de suelo y clima y de las especies y su manejo, por lo que no todas las asociaciones de árboles maderables con café presentan ventajas al café. Además, las zonas en que los árboles representan mayores ventajas son aquellas que están fuera de las zonas óptimas de crecimiento para el café. Por lo tanto, en este trabajo se pretende medir en una zona subóptima para la producción de café, la influencia de árboles maderables de sombra sobre los procesos de fotosíntesis y la transpiración, y correlacionar estos procesos con las características microclimáticas que se presentan con la introducción de los árboles.

1.1 Objetivos

1.1.1 Objetivo general

Cuantificar la influencia de dos especies maderables de sombra sobre variables microclimáticas y fisiológicas de plantas de café, para contribuir de esta manera al diseño de mejores estrategias y técnicas de manejo de estos sistemas agroforestales.

1.1.2 Objetivos específicos

- Medir la influencia de los árboles sobre el microclima para el café en diferentes estados fenológicos del café durante el año y horas durante el día.
- Comparar las respuestas fisiológicas diurnas y anuales del café entre los diferentes sistemas de sombra en diferentes estados fenológicos del café.
- Relacionar procesos fisiológicos de plantas de café, como fotosíntesis, transpiración y conductividad estómatomica, con condiciones microclimáticas que se presentan en los diferentes sistemas, como la radiación fotosintéticamente activa (RAFA), temperatura foliar, temperatura del aire y concentración de CO₂ del aire.
- Medir los efectos de la competencia por agua (humedad del suelo) y radiación fotosintéticamente activa (RAFA) entre las plantas de café y las especies de maderables de sombra: *Eucalyptus deglupta* Blume y *Terminalia ivorensis* A. Chev, comparados con un testigo de café a pleno sol.

1.2 Hipótesis de trabajo

H₁: Los maderables modifican el microclima a nivel de las plantas de café, lo cual induce diferencias en el comportamiento fisiológico del café (aumento en la tasa de fotosíntesis y conductividad estomática) durante el día.

H₂: La presencia de árboles de sombra puede representar una competencia por agua para el cafeto en períodos prolongados de estrés hídrico.

H₃: La presencia de los árboles representa una competencia por radiación fotosintéticamente activa (RAFA) para las plantas de café.

H₄: La presencia de los árboles de sombra induce en el cafeto una reducida carga de frutos, por reducción del estímulo de la floración y establecen un mejor balance entre el área foliar y el número de frutos.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 *Ciclo de crecimiento estacional y floración de café*

En regiones no ecuatoriales (> 5 Lat °N y Lat °S) productoras de café, como Centroamérica (además Etiopía, Hawai, sur-central de Brasil y Zimbabwe), esta planta tiene un ciclo simple de crecimiento anual y fructificación. En general la tasa de crecimiento de los rebrotes es más lenta durante los meses secos y/ o fríos; el rápido crecimiento de rebrotes es accionado por las lluvias. La rápida rehidratación que se presenta en las plantas de café, induce tanto la apertura de flores, como el nuevo crecimiento de rebrotes. Los frutos se desarrollan durante la estación lluviosa y maduran al comienzo de la próxima estación seca y /o fría. Mientras el crecimiento de rebrotes durante las lluvias provee más nudos en las ramas, en los cuales las yemas florales se desarrollarán en la próxima estación seca (Cannell, 1985).

En partes ecuatoriales de Kenya y Colombia, la Zona de Convergencia Intertropical afecta dos veces por año, dando dos estaciones secas y dos húmedas. En estas regiones café tiene dos periodos de rápido crecimiento de rebrotes, floración y fructificación (Cannell, 1985). En las áreas de África del Este, existen dos brotes principales de floración y crecimiento, que coinciden con la primera mitad de las dos épocas húmedas. El crecimiento de un año finaliza con la producción de uno, o a veces dos, pares de hojas pequeñas producidas en la época seca, que no alcanzan el tamaño de las demás hojas; y el tiempo en que esto sucede es determinado por el ritmo de floración de la planta (Wormer y Gituanja, 1970).

En Colombia es posible definir un ecuador fenológico para el café (5 Lat °N); en las regiones ecuatoriales existen dos períodos lluviosos que afectan el crecimiento y floración de café (Cannell, 1985). En Colombia, el ciclo completo de fructificación de café es aproximadamente 18 meses desde la formación de las ramas hasta la recolección del fruto. El crecimiento de las ramas se presenta en el primer semestre del año, después del cual se presenta la diferenciación y maduración de las yemas florales. La antesis se registra en enero a marzo y el fruto inicia su desarrollo y finalmente se madura en agosto y septiembre. Probablemente el periodo más seco es determinante

para la maduración de las yemas florales, la cual se da en mayor número durante esta época (Gómez, 1977).

En la floración del café se presentan dos procesos importantes: la iniciación de las yemas florales (seguido de una etapa de latencia) y la apertura de las flores o antesis (Wrigley, 1988). Según Alvim (1973, 1977), el largo del día y la distribución de las lluvias son los factores externos que más influyen la floración de café. Sin embargo, cuando las plantas de café son expuestas continuamente a días cortos, la diferenciación ocurre a través de todo el año y la apertura de la floración es regulada por la distribución de las lluvias.

Barros *et al.* (1978), concluyeron que la inducción floral es inducida por las temperaturas bajas y una sequía moderada. En regiones de lluvias continuas, sin una diferencia bien definida entre la estación seca y la húmeda, como se presenta en Turrialba Costa Rica; la iniciación floral se presenta muchas veces al año, con intervalos de dos a más semanas con 12 a 15 floraciones al año, rechazando la hipótesis de una periodicidad de la iniciación floral absoluta.

Después de la diferenciación floral de las yemas, éstas entran en un estado de latencia durante el cual las yemas no crecen, ni se diferencian hasta el final de la época seca. Las yemas permanecen así hasta la ruptura de la dormancia por un estímulo externo, que coincide con la época lluviosa (Wrigley, 1988; Barros *et al.*, 1978). La ruptura de la latencia es asociada a un incremento en la relación de las giberelinas sobre el contenido de ácido abscísico en las yemas florales (Alvim, 1958). El estrés hídrico disminuye las concentraciones de ácido abscísico en las yemas manteniéndolas listas para crecer, así cuando el estrés de agua disminuye se incrementa la concentración de giberelinas que inducen el crecimiento de las yemas (Alvim, 1977, 1973; Barros *et al.*, 1978).

La producción consistente de un cultivo depende de un balance entre el crecimiento vegetativo y reproductivo. Muchos factores internos y externos influyen el crecimiento de café; sin embargo, el estado de carbohidratos dentro de la planta juega un rol muy importante, ya que los frutos representan un alto sumidero de asimilados (Ramaiah *et al.*, 1985). Barros *et al.* (1981) calculó un área foliar de 4.7 cm² para el desarrollo normal de una yema hasta la antesis. Sin embargo, la flor recibe la contribución de diferentes

fuentes de asimilados utilizando diferentes reservas de la planta, en el orden siguiente: la fotosíntesis actual de las hojas > que el almacenamiento de las hojas > las reservas almacenadas en la parte leñosa de las ramas.

Según Cannell (1985), un fruto de café necesita una área foliar aproximada de 20 cm², sin que se presente una reducción del crecimiento vegetativo que lleve a un ciclo de producción bienal. Cannell y Huxley (1970) afirman que el suministro de asimilados a los brotes en ramas que sostienen frutos fue menor que en ramas sin frutos, por que los asimilados son desviados a frutos en crecimiento a expensas del crecimiento de brotes y raíces. En la época seca los frutos parecen utilizar casi todos los asimilados producidos en ramas que sostienen frutos, ya que en esta época el suministro es bajo; mientras en ramas sin frutos, una pequeña proporción de los asimilados es asignado a brotes y la mayor proporción es asignada a otras partes de la planta. Cannell (1971) afirma que dentro de una planta de café que presentan ramas con muchos frutos, éstas importan asimilados de otras partes con menos carga de frutos para poder suplir la demanda impuesta por los frutos durante el periodo completo de crecimiento.

Huxley (1968) reconoce que plantas que crecen sin sombra, después de la floración, tienden a sostener una alta carga de frutos. En algunos, la alta carga de frutos tiende a reducir las reservas de los brotes, por lo que estos mueren, siendo este fenómeno típico llamado sobre carga de frutos.

2.2 Respuesta estomática del café

Las células guardas de los estomas controlan el flujo de CO₂ y la pérdida de agua de la planta, afectando así la fisiología y el crecimiento. El ácido abscísico, producido en respuesta del déficit hídrico, causa cierre estomático. Además en plantas C3 y C4, el cierre estomático es inducido por oscuridad, y por un elevado nivel de CO₂ en los espacios intercelulares de las hojas. También puede ser llevado a cabo por una alta temperatura en el interior de las hojas. Los mecanismos que gobiernan el comportamiento estomático está integrado por estímulos hormonales, señales de luz, estado hídrico, CO₂, temperatura y otras condiciones ambientales que llevan a la planta a regular su apertura estomática bajo diversas condiciones (Shoerder *et al.*, 2001).

En muchas especies, el incremento en las concentraciones de CO₂ interno reducen la apertura estomática, lo que sugiere que la luz induce apertura estomática al reducir la concentración de CO₂ interno en las hojas; debido a un aumento en la fotosíntesis (Morison, 1987; Jones, 1983). Según Sharkey *et al.* (1987) los estomas se abren en respuesta a la luz que es absorbida por los pigmentos situados en las células guardas de los estomas. Sin embargo, la apertura de los estomas en la luz, es debida de manera indirecta a la reducción del CO₂ interno de las hojas, aunque existen en los estomas dos tipos de receptores de luz, por la apertura estomática que existe a bajos niveles de luz azul y altos niveles de luz roja.

La respuesta estomática a la luz azul es difícil de separar experimentalmente de la respuesta de los cloroplastos de las células guardas y de los cambios en la actividad fotosintética en el mesófilo. Sin embargo, la ausencia de un cambio rápido detectable en las tasas de fotosíntesis, en respuesta a la luz azul indica, que los cambios en la conductividad no son debidos a un aumento en la tasa de fotosíntesis (Zieger *et al.*, 1987).

Según Kumar (1979), los estomas en café están localizados mayoritariamente en la parte ventral de la hoja con una densidad de 230 a 285 mm⁻² y el cierre estomático ha sido asociado a un comportamiento hormonal. Lo anterior es debido, a que un incremento en las concentraciones de ácido abscísico reduce la acumulación de K⁺ en las células guardas, que resulta en el cierre estomático.

Las primeras investigaciones en café conducidas por Nutman (1937), muestran que en condiciones de baja intensidad de luz se presenta una correlación directa con la apertura estomática y la intensidad de la luz; sin embargo a una alta intensidad de luz se presenta una correlación inversa entre estas variables, que resulta en un cierre estomático a las horas del mediodía.

Resultados similares fueron encontrados por Alvim y Havis (1953), los cuales encontraron que la apertura estomática se reduce por la exposición de las hojas a la luz solar. El comportamiento estomático durante el día encontrado por estos autores en plantas sin sombra, muestra la mayor apertura estomática en las horas de la mañana, la cual reduce entre las 8:30 hasta las 15: 00 horas, después del cual aumenta

nuevamente, por que la intensidad de luz decrece. Mientras las hojas de café que permanecían sombreados mantuvieron una alta conductividad estomática durante todo el día.

Wormer (1965), utilizando una mezcla de isopropanol y agua destilada, encontró que la apertura estomática está muy relacionada con el contenido de agua en el suelo. Los coeficientes de correlación entre la apertura estomática y el contenido de humedad de agua en el suelo fueron de 0.929 en la estación seca y 0.773 en un periodo de lluvias intermitente. La apertura estomática medida por este método se relaciona negativamente con la temperatura, el déficit de presión de vapor y la radiación, y también relacionada con el horario del día. Este autor encontró que antes del mediodía, la conductividad estomática puede ser estimada por medio de la temperatura medida en el campo, mientras que en horas de la tarde la apertura disminuye abruptamente, sin poder ser relacionada con cambios en las variables meteorológicas.

Sin embargo, *Raju et al.* (1984) encontraron que las máximas aperturas estomáticas fueron encontradas entre las 10:00 y 12:00 horas, y el cierre estomático comenzó a las 14:00 horas cuando se alcanzó temperaturas de 36.5° C.

El cierre estomático al mediodía es mediado por la disponibilidad de agua en el suelo, la hoja y la atmósfera, pero la respuesta al ambiente y las variables internas es altamente específico de las especies. La variación entre especies en respuesta estomática a el déficit de agua del suelo y la atmósfera puede ser explicado por la conductancia hidráulica específica de la hoja (K_L) y un potencial hídrico umbral de la hoja (Ψ_{umbral}), los cuales dependen de la especie. Sin embargo, la relación entre el potencial hídrico umbral de la hoja (Ψ_{umbral}) y la vulnerabilidad a la cavitación del xilema varía entre especies (Bond y Kavanagh, 1999).

La apertura estomática de café depende de la disponibilidad de agua en el suelo, de la demanda evaporativa de la atmósfera y de la temperatura foliar. Sin embargo, otros factores como el tiempo del día, la estacionalidad de la lluvia, la temperatura del aire y la humedad del aire son factores que afectan la apertura estomática. Se ha demostrado un alta dependencia de la apertura estomática a la diferencia de presión de vapor (DPV); sin embargo, la DPV afecta menos la apertura estomática a alta humedad del

suelo. A bajas temperaturas de las hojas la apertura estomática es asociada con DPV, independiente del potencial hídrico de la hoja (Rena *et al.*, 1994).

Muchos enfoques han sido tomados para llevar a cabo un estudio de la respuesta estomática en condiciones de campo. Sin embargo, el enfoque ampliamente utilizado es la regresión múltiple, en la cual es necesario incluir el tiempo del día como una variable independiente. Sin embargo, el mejor método para analizar el comportamiento estomático, en el campo son modelos no lineales, donde las funciones son obtenidas en ambientes controlados (Jonis, 1983).

Gutiérrez *et al.* (1994), encontraron que la máxima tasa de conductividad estomática de café fueron obtenidas en horas tempranas de la mañana y disminuyó a medida que incrementaron la DPV y la radiación fotosintéticamente activa (RAFA). La variación conjunta de variables ambientales, como RAFA, DPV y la velocidad del viento hacen compleja la respuesta estomática de las variables individuales. Sin embargo, cuando se realiza una normalización de la conductividad estomática por RAFA, se muestra una fuerte relación entre la conductividad estomática y la humedad del aire. El autor no obtuvo, una clara respuesta de DPV del aire con relación a la conductividad estomática, sin embargo, cuando se uso la DPV de la superficie de la hoja como punto de referencia, la conductividad estomática pareció declinar con un aumento de la DPV. Además, cuando la conductividad estomática fue normalizada por la RAFA, se obtuvo una clara relación curvilínea entre la DPV de la superficie de la hoja y la conductividad estomática. Llegando a la conclusión que la consideración de covariación de variables ambientales son esenciales para la estimación de respuesta de conductividad estomática a variables individuales.

2.3 Fotosíntesis

El café exhibe todas las características de una planta con ruta fotosintética C3, ya que el CO₂ es incorporado primero dentro de compuestos de tres carbonos fosforilados, y las hojas producen un aumento de CO₂ fotorespirado cuando las plantas son posicionadas en la oscuridad. El punto de compensación de CO₂ está en el rango de 50-100 ppm a 20-25 °C y la tasa fotosintética se reduce por un incremento en las presiones parciales de O₂ (Cannell, 1985).

La fotosíntesis neta de las hojas de café, a una temperatura de 20 °C, se asemeja a la de otras especies leñosas, pero la tasa de asimilación neta (E_a) registrada para las plántulas de café joven, en el trópico a altas temperaturas, es usualmente baja 0.6 a $1.2 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($0.1 - 0.2 \text{ g dm}^{-2} \text{ sem}^{-1}$). Además la tasa de asimilación neta de plántulas de café no es máxima a la completa luz del día en el trópico, por el daño causado a las hojas que se presenta a altas temperaturas e intensidades de luz (Cannell, 1972).

Las tasas máximas de fotosíntesis neta de las hojas de sol de plantas adultas son también bajas alrededor de $7-12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ a 20 °C y una RAFA entre 600 a $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Sin embargo se han encontrado valores por arriba de $14 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para hojas de sombra, posiblemente indicando la presencia de unidades recolectoras de luz más grandes y eficientes (Cannell, 1985). Las hojas de sombra, por lo general, presentan un mayor contenido de clorofila por centro de reacción, mayor concentración de proteína soluble, ribulosa bis-fosfato carboxilasa oxidasa (RUBISCO) y componentes del ciclo de xantofilas (Taiz y Zieger, 1998).

2.3.1 Efecto de la radiación fotosintéticamente activa sobre la fotosíntesis

Según Kumar y Tieszen (1976), las tasas fotosintéticas en café son óptimas a 15-22° C y a una baja intensidad de luz de $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Sin embargo, la radiación saturante puede cambiar de 300 a $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ en plantas que crecen a pleno sol, lo cual muestra que estas plantas se adaptan a un flujo de fotones más alto, que plantas que crecen en sombra (Kumar y Tieszen, 1980a).

Cannell (1985) afirma que la radiación saturante para hojas de café se encuentra en el rango entre $600 - 900 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa para las hojas de sol y cerca de $300 - 400 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ para hojas de sombra, cuando la radiación en días soleados en los trópicos son a menudo cerca de $2200 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$.

Además los puntos de compensación luz para hojas de café son bajos entre 10 a $13 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Rena *et al.*, 1994), mientras Kumar y Tieszen (1980a) reportaron valores entre 15 y $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$. Cannell (1975) concluyó que el café es una especie adaptada a la sombra por sus bajos puntos de compensación y los daños que le son

causados por altas radiaciones que provocan clorosis en los márgenes de las hojas; además de mencionar daños que son causados en el fotosistema II.

Björkman y Powles (1984), trabajando con *Nerium oleader*, una especie que es adaptada a ambientes sombreados, encontró que se produce fotoinhibición, cuando las plantas que están creciendo en un régimen de baja intensidad lumínica son expuestas a completa luz solar. La fotoinhibición se produce por una inactivación del fotosistema II, cuando la energía de excitación excede la capacidad de disipación por el sistema fotosintético. Además, parece ser que el estrés hídrico predispone a las plantas a la fotoinhibición, ya que bajo condiciones de estrés hídrico se presenta una inhibición de los componentes no estomáticos de la fotosíntesis; mientras el cierre estomático, ni la alta temperatura explican la susceptibilidad de las plantas a la fotoinhibición.

Sin embargo, la susceptibilidad a la fotoinhibición puede variar dependiendo de las especies y las condiciones de crecimiento. Matta y Maestri (1997), encontraron que *C. canephora* cv Kouillou muestra un requerimiento de RAFA más alto para la saturación de la fotosíntesis, en comparación con *C. arabica* cv. Catuaí; de esta forma, *C. canephora* cv Kouillou muestra una menor sensibilidad a la fotoinhibición y una más rápida recuperación de la fotoquímica del fotosistema II, después de una intensidad lumínica alta.

Por otro lado, Ramalho *et al.* (1997), encontraron que plantas con alta disponibilidad de N, son menos afectadas, al ser expuestas a altas intensidades de luz, lo cual puede ser atribuido a un mejor estatus inicial, por mayor contenido carotenoides protectivos, clorofila y proteínas; los incrementos en contenidos de xantofilas puede ser explicado como un mecanismo de protección.

2.3.2 Efecto de la temperatura sobre la fotosíntesis

Nunez *et al.* (1968), investigando la influencia de la temperatura sobre la fotosíntesis en café, encontraron que por arriba de una temperatura de 24 °C, cada grado por encima de este valor resulta en un incremento de 20 ppm en concentración interna de CO₂. Este efecto explica una reducción en la producción de materia seca de aproximadamente 7% por grado centígrado. Este incremento en CO₂ interno es acompañado con un incremento en la resistencia global, reduciendo más la producción

de materia seca. La eficiencia de uso de agua disminuye fuertemente, con un incremento en la luz y en la temperatura arriba de 24 °C.

Kumar y Tieszen (1980ab) encontraron un resultado similar por arriba de los 25 °C. Sin embargo, el incremento en la temperatura que resulta en un incremento de el CO₂ interno, provoca una reducción en la conductancia del mesófilo, la cual contribuye al decline de la fotosíntesis y un muy marcado decrecimiento arriba de los 35 °C. La conductancia de los estomas no presenta cambios de 25 a 35 °C.

Además las respuestas de la tasa de asimilación a la radiación, temperatura y presiones parciales de O₂ es diferente a altas y bajas concentraciones de CO₂ interno. La pendiente inicial de la respuesta de la tasa de asimilación y el CO₂ interno, es correlacionado con las mediciones de la actividad de la ribulosa bis-fosfato carboxilasa oxidasa (RUBISCO). Mientras a altas presiones parciales de CO₂ la tasa de asimilación es relacionada con tasa de transporte de electrones (Caemmer y Farquhar, 1981; Farquhar *et al.*, 1980).

Según lo anterior, la tasa de neta de fotosíntesis de hojas expuestas al sol serán normalmente bajas durante días soleados en los trópicos, porque las hojas pueden alcanzar temperaturas de 35-40 °C, las cuales son 10-15 °C, arriba de las temperaturas del aire (Cannell, 1985).

2.3.3 Efecto del estrés hídrico

Cuando la humedad del suelo disminuye, se ha encontrado que la transpiración es afectada primero y después la fotosíntesis (Kumar y Tieszen, 1976). La tasa de fotosíntesis puede ser reducida por el estrés hídrico en varias maneras. La reducción puede ser debida al cierre estomático, o estar relacionada con factores no estomáticos. Estos últimos incluyen aumento en la resistencia del mesófilo y algunos estudios mencionan la baja actividad de las enzimas o la acumulación de almidón (Kumar y Tieszen, 1980b).

Según Nunez (1979), valores de transpiración bajo completa luz solar son de la magnitud de 9.0 g dm⁻² día⁻¹. Pero la transpiración del café parece ser muy independiente del contenido de agua del suelo. En experimentos de recipientes se ha

demostrado que la transpiración se mantiene a 80% de su máximo, incluso cuando el agua del suelo disponible es de 30%. La tasa de transpiración comienza a declinar cuando el agua del suelo disponible es cerca del 20%. Por lo tanto, la tasa de transpiración es un indicador muy insensitivo y no puede ser usado para determinar requerimientos de irrigación. Sin embargo, la apertura estomática parece ser un temprano indicador de la falta de agua, ya que muestra cambios cuando el 1/3 del agua disponible del suelo ha sido consumida.

Plantas mantenidas cerca de la capacidad de campo tuvieron una tasa de fotosíntesis ligeramente más alta que las plantas que tuvieron potenciales de agua de alrededor de -0.8 MPa. Cuando las hojas alcanzan potenciales hídricos de -2.0 MPa, representa una ligera reducción del 10% en la tasa de fotosíntesis. Mientras a potenciales de -2.7 MPa, la tasa de fotosíntesis declina drásticamente, alcanzando valores de solo 25% de la tasa normal y presentando solo el 10% de la tasa normal, cuando el potencial es -3.0 MPa. La tasa de transpiración mostró similares tendencias (Kumar y Tieszen, 1976).

Donde la demanda evaporativa de la atmósfera es alta, las plantas parecen estar estresadas hídricamente, incluso en suelos cerca de la capacidad de campo, ya que el potencial hídrico foliar decrece de -1.5 MPa a -1.8 MPa. De esta forma, plantas que crecen en suelos con 55% de la capacidad de campo, no difieren de plantas que crecen cerca de la capacidad de campo, ya que es probable que las raíces ofrecen una alta resistencia de flujo de agua en café. El mecanismo por el cual la fotosíntesis es reducido a bajos potenciales hídricos foliares, parece ser explicado por que los estomas juegan el mayor rol, lo cual es evidente de las altas correlaciones entre la fotosíntesis y la conductividad estomática de la hoja (Kumar y Tieszen, 1980b).

Cuando el potencial de agua de la hojas completamente expandidas al amanecer es de alrededor de -2.4 MPa en plantas de café se notan los primeros signos de marchites. Por otro lado, el punto de pérdida de turgencia de las hojas fue -1.6 MPa para plantas que son irrigadas, y de -2.0 MPa para plantas que han permanecido estresadas; esto demuestra que se presenta un ajuste osmótico de aproximadamente del 22%. El genotipo de *C. canephora* muestra un ajuste osmótico más alto que *C. arabica* (Da Matta *et al.*, 1993).

En un estudio sobre el uso de agua, propiedades hidráulicas y vulnerabilidad del xilema a la cavitación de los cultivares San Ramón, Caturra Amarillo y Típica, se encontró que los cultivares tenían conductividades estomáticas (gs) similares cuando estaban en condiciones bien irrigadas. Sin embargo, el cultivar Típica tuvo potenciales hídricos de las hojas substancialmente más bajos al final del periodo de seco, que los otros cultivares (-2.5 contra -1.8 MPa respectivamente), lo cual fue consistente con el flujo de savia relativamente alto en este cultivar. Las curvas de vulnerabilidad del xilema indicaron que Típica es menos susceptible a la pérdida de conductividad hidráulica que los otros cultivares, consistente con el potencial hídrico de las hojas más negativo (Tausend *et al.*, 2000).

Da Matta *et al.* (1997 a) trabajando con plantas de *C. canephora* cv. Kioullou y *C. arabica* cv. Catuaí de 14 meses de edad, encontraron que las plantas de *C. arabica* son más susceptibles a limitaciones no-estomáticas de la fotosíntesis, que plantas de *C. canephora*. Plantas con potenciales hídricos de -1.5 MPa, presentan una reducción de la fotosíntesis neta, como una consecuencia de una limitación estomática en *C. canephora*, mientras tal reducción fue denominada limitación no-estomática en *C. arabica*. Sin embargo, bajo estrés hídrico más severo (potenciales hídricos de -2.7 MPa) la reducción en la fotosíntesis neta y rendimiento cuántico aparente (rendimiento de productos fotoquímicos / total de energía absorbida), no es asociado con cambios en la conductividad estomática en cada cultivar, pero en *C. arabica* cv. Catuaí es más susceptible por presentar una reducción más acentuada de la fotosíntesis. Además, se encontró que en ambos cultivares, un estrés hídrico severo aumenta la susceptibilidad a la fotoinhibición, como fue encontrado *Nerium oleander* por Björkman y Powles (1984).

La limitación no estomática, que representa una reducción de la fotosíntesis independiente del suministro de CO₂ como resultado de un cierre estomático, fue estimado de cambios en la curvas de A (fotosíntesis)/C_i (CO₂ interno) y explica cerca de 65% y 60% de el total de la reducción de la tasa de fotosíntesis a potenciales de -1.8 MPa, en las hojas sin sombra y sombreadas respectivamente. Cuando la deshidratación de las hojas se volvió más severa (-3.0 MPa) la limitación no estomática de la fotosíntesis incremento más de 90%, tanto en hojas sombreadas como no sombreadas. Los niveles de proteína total soluble de la hoja, RUBISCO (ribulosa-1-5-bifosfato carboxilasa-oxidasa), clorofila y la actividad de la cadena completa de transporte de

electrones no fueron afectados por la deshidratación, pero la actividad inicial de RUBISCO decreció significativamente. La contribución no estomática de la reducción de la fotosíntesis en las hojas de café que han sido expuestas a la rápida deshidratación fue asociada con la inhibición de la actividad de la RUBISCO (Kanechi *et al.*, 1996).

2.3.4 Efecto de la presencia de frutos sobre la fotosíntesis

La presencia de frutos estimula la fotosíntesis por ser un fuerte sumidero de asimilados. En plantas de café donde han sido removidas las flores, la tasa de fotosíntesis neta es de $0.8 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($0.13 \text{ g dm}^{-2} \text{ sem}^{-1}$); mientras plantas con frutos tienen incrementos de peso seco más rápido, incluso con un área foliar 30% menor. Su tasa de asimilación es arriba de $1.13 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($0.19 \text{ g dm}^{-2} \text{ sem}^{-1}$) cuando se expresa en base de superficie de área foliar, y arriba de $0.95 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2}\text{s}^{-1}$ ($0.16 \text{ g dm}^{-2} \text{ sem}^{-1}$), cuando el total de superficie de área de frutos verdes es incluida (Cannell, 1970).

Cuando el café crece sin sombra pueden iniciar y desarrollar un gran número de frutos, los cuales actúan como fuertes sumideros y la planta de café queda comprometida a proveer materia seca a ellos (Cannell, 1972). Los frutos representan un 20 a 30% del área fotosintética, poseen estomas (30 a 60 por mm^{-2}) y clorofila; lo que sugiere que posiblemente pueden hasta suplir el 30% de su propio peso por medio de fotosíntesis (Cannell, 1975).

2.4 Efecto de los árboles de sombra sobre el microclima

Según Anderson y Sinclair (1998), una planta puede afectar el crecimiento de otra por medio de cambios en el microclima (cambios en la intensidad y calidad de luz, temperatura y humedad relativa), suelo (cambios en los niveles de nutrientes y humedad) y la influencia en la actividad microbiológica. Sin embargo, los resultados de las relaciones entre diferentes especies de planta pueden ser positivas, negativas o sin efecto para cada una de las especies envueltas que están relacionadas, por lo que los sistemas agroforestales deben enfocarse en las relaciones entre plantas que producen efectos positivos.

Muschler (1999), afirmó que la presencia de árboles de sombra para el café presenta algunas ventajas en comparación con sistemas sin árboles de sombra. Las ventajas que

se presentan en el microclima, según este autor, son más importantes en zonas subóptimas y se reflejan con mayor importancia en la humedad del aire y la temperatura, ya que cafetales a pleno sol pueden presentar temperaturas mayores de 30 °C y un déficit de presión de vapor más alto que bajo sombra. Además, menciona que la competencia por agua del suelo juega un papel secundario en la mayoría de las zonas aptas para café.

Barradas y Fanjul (1986) realizaron mediciones microclimáticas en plantaciones de café bajo sombra y a pleno sol y encontraron que los árboles ejercen una influencia muy alta sobre las temperaturas del aire. Las temperaturas máximas son reducidas en promedio 5.4 °C, mientras las temperaturas mínimas son aumentadas en 1.5 °C por los árboles, lo que significa que los árboles ejercen una regulación en los cambios bruscos de temperatura entre el día y noche. Por otra parte, la evaporación de la plantación medida por el evaporímetro Piché, fue 40% más alta en plantaciones a pleno sol en comparación de plantaciones bajo sombra, debido a reducciones de déficit de presión de vapor del orden de 0.2 kPa.

Fournier (1988) en un análisis sobre el cultivo de café en sol o sombra, llega a la conclusión que la alternativa más confiable para el cultivo en Costa Rica se presenta bajo un modelo agroforestal, que regule las condiciones adversas del clima. Este efecto de los árboles, es más necesario en sitios de altas temperaturas, periodos de sequía prolongados y baja fertilidad de suelos. Sin embargo, en zonas de bajas temperaturas que se presentan por arriba de los 1200 msnm y alta fertilidad, es posible establecer el cultivo de café a pleno sol, sin un deterioro de la calidad del suelo.

Muschler (1999) llega a conclusiones similares al afirmar que la presencia de árboles en plantaciones de café ofrece una ventaja a altitudes menores y en condiciones de baja fertilidad de suelos, ya que los árboles reducen el estrés y pueden fijar N y reciclar nutrientes. Sin embargo, la decisión sobre la presencia de árboles en cafetales dependerá de los objetivos del productor, los factores ambientales y el nivel de insumos al que el productor pueda acceder.

3. MATERIALES Y METODOS

3.1 Localización

El trabajo se desarrolló en la finca "Verde Vigor", la cual está ubicada a 30 km al sur de la ciudad de San Isidro del General, en el cantón de Pérez Zeledón, Costa Rica. La ubicación geográfica del sitio se localiza entre las coordenadas 9° 15' a 9° 16' Latitud Norte y de 83° 30' y 83° 29' Longitud Oeste, a una altitud de 700 msnm.

3.2 Clima y Suelos

La precipitación promedio anual de la zona es 3853 mm (Tavares *et al.*, 1999), resultando un clima tropical lluvioso (Amw) según la clasificación de Köppen y perteneciendo a una zona de vida de Bosque Pluvial Montano Bajo, de acuerdo con la clasificación de zonas de vida de Holdridge. Los suelos de la zona son Ustoxic Palehumult con baja fertilidad y pH, con pendientes que oscilan entre 0 y 33%.

3.3 Experimento original

Las mediciones del estudio se realizaron en un ensayo con *Coffea arabica* L. cv. Costa Rica 95, establecido entre mayo y julio de 1998 para analizar la distribución y el comportamiento dinámico de las raíces de los árboles maderables eucalipto (*Eucalyptus deglupta* Blume) y terminalia (*Terminalia ivorensis* A. Chev.) en parcelas con fertilización adicional de los árboles y sin fertilización, comparados con el sistema de sombra tradicional con sombra de poró (*Erythrina poeppigiana* Walp. O.F. Cook). Este estudio se estableció en un diseño de parcelas divididas con cuatro repeticiones de los tratamientos principales, donde se están evaluando Café-E. *deglupta* y Café-T. *ivorensis* con y sin fertilización de los árboles de sombras, más la práctica tradicional del asocio Café-E. *poeppigiana* en la parcela principal y en la subparcelas se están evaluando dos métodos para la fertilización del café que corresponden a la fertilización en banda y la distribución homogénea del fertilizante entre las hileras de café (anexo 1). El café fue sembrado a 2,0 m entre hileras y 1,0 m entre plantas dentro de las hileras. En cada postura se colocaron dos plantas de café. Los árboles maderables fueron sembrados dentro de las líneas de café a una distancia de 6.0×6.0 m. y el poró a una distancia de 8×8 m; esta última especie se sembró entre las hileras del café. Durante el

año 2000 fueron adjuntadas subparcelas de café a pleno sol al experimento original (anexo 1).

El manejo del experimento se está realizando de acuerdo al manejo comercial de la zona y de la finca donde está establecido el estudio. Regularmente hay un manejo intensivo, donde se están aplicando alrededor de 200 kg ha⁻¹ de N; 15 kg ha⁻¹ de P₂O₅; 110 kg ha⁻¹ de K₂O; 70 kg ha⁻¹ de MgO; 5 kg ha⁻¹ de B₂O₃; 50 kg ha⁻¹ de S; y 60 kg ha⁻¹ de CaO. El manejo de plagas, enfermedades y malezas también se está realizando según criterios y prácticas para el resto del área comercial en la finca (Aguilar, 2000).

3.4 Selección de cafetos

En el presente estudio se consideraron parcelas de café a pleno sol establecidos posterior a la siembra, lo que significa que no están aleatorizados en el diseño original. En las parcelas asociadas a las especies maderables *E. deglupta* y *T. ivorensis* se tomaron en cuenta las subparcelas sin fertilización adicional de los árboles, asociadas con el café fertilizado en bandas (anexo 1), lo cual corresponde a manejo tradicional del café. No se consideró las parcelas con *Erythrina poeppigiana* en este estudio.

El diseño resultante para la obtención de datos, fue un diseño de bloques completos al azar, con tres tratamientos y cuatro repeticiones. Las parcelas para los tratamientos principales (*T. ivorensis*, *E. deglupta*) estarán constituidas por 576 posturas de café y 32 árboles maderables, distribuidas en 24 hileras de café con 24 posturas y 8 filas de árboles con cuatro árboles en cada una de ellas para un área de 1152 m² con dimensiones de 48 m X 24 m, la cual corresponde a una subparcela del estudio original.

La parcela útil está constituida por el área teórica de 432 m² con dimensiones de 36m X 12 m, que representan 216 posturas de café (Figura 1), distribuidas en 18 filas con 12 posturas y la presencia de 12 árboles maderables, los cuales están distribuidos en la parcela útil en seis filas de dos árboles cada fila.

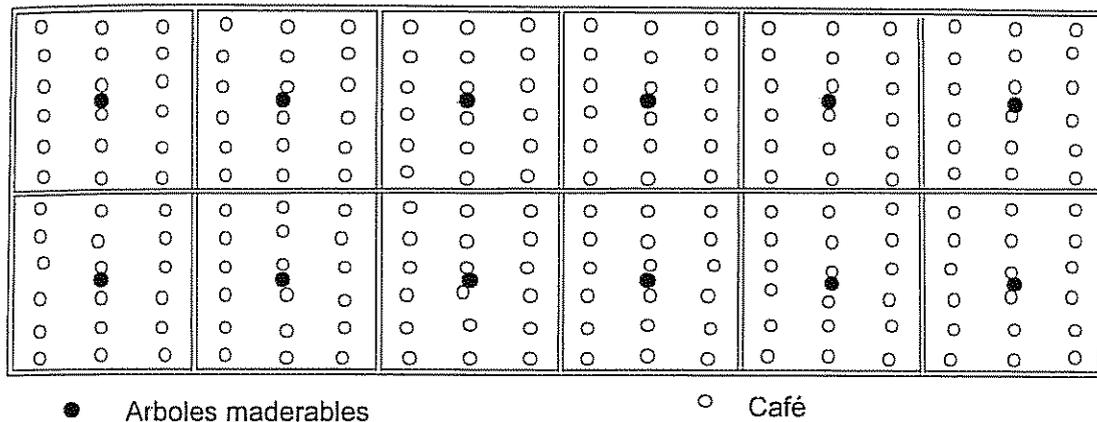
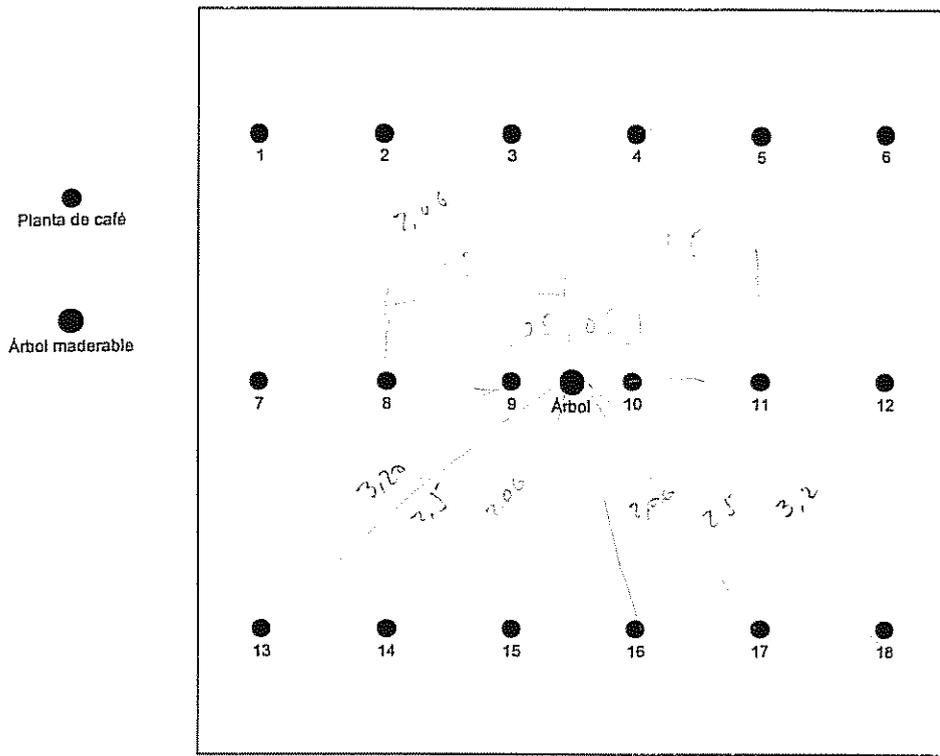


Figura 1. Esquema de la parcela útil para los tratamientos con maderables. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

La parcela útil se dividió en 12 subunidades que representan el área de influencia de los árboles maderables. En nuestro estudio se seleccionó una de estas subunidades aleatoriamente que representaran las repeticiones del factor tratamiento (árboles) del estudio, en la cual se encuentran asociados 18 plantas de café (Figura 2). Las plantas que se midieron dentro de la subunidad fueron seleccionadas a cuatro diferentes distancias de los árboles maderables. Las distancias fueron definidas como d_1 , d_3 , d_4 y d_5 , siendo estas distancias de 0.50, 2.06, 2.50 y 3.20 m. Se seleccionaron 8 plantas, contando con 2 plantas por cada distancia.



Distancias	Numero de plantas
$d_1 = 0.50 \text{ m}$	plantas 9, 10
$d_2 = 1.50 \text{ m}$	plantas 8, 11
$d_3 = 2.06 \text{ m}$	plantas 3, 4, 15, 16
$d_4 = 2.50 \text{ m}$	plantas 2, 5, 14, 17
$d_5 = 3.20 \text{ m}$	plantas 1, 6, 13, 18

Figura 2. Esquema de la subunidad de muestreo para los tratamientos con maderables, mostrando plantas bajo la influencia de maderables y distancias de estas al árbol. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Según el esquema anterior, las plantas seleccionadas fueron:

- $d_1(0.50 \text{ m})$: plantas 9, 10
- $d_3(2.06 \text{ m})$: plantas 3, 16
- $d_4(2.50 \text{ m})$: plantas 2, 17
- $d_5(3.20 \text{ m})$: plantas 1, 18

Se han seleccionado sólo cuatro distancias, porque las mediciones de las variables fisiológicas y microclimáticas fueron medidas en un lapso de tiempo de una hora, para

evitar cambios bruscos debidos a la hora del día. Por lo cual no se incluyó la d_2 , ni se aumentaron las repeticiones en las diferentes distancias seleccionadas.

3.5 Selección de bandolas y hojas

Las mediciones de las variables en las plantas de café se realizaron a nivel de bandolas y hojas. Las bandolas fueron identificadas en forma sistemática en cuatro diferentes estratos de la planta, los cuales fueron identificados por las diferencias de estos con respecto a la presencia de frutos y las características de las hojas (Figura 3). El muestreo siguió la metodología siguiente: se tomaron en cuenta dos bandolas en cada estrato por planta seleccionada; de esta forma el muestreo a nivel de planta consistió en ocho bandolas, dos bandolas en los estratos alto, medio alto, medio bajo y bajo.

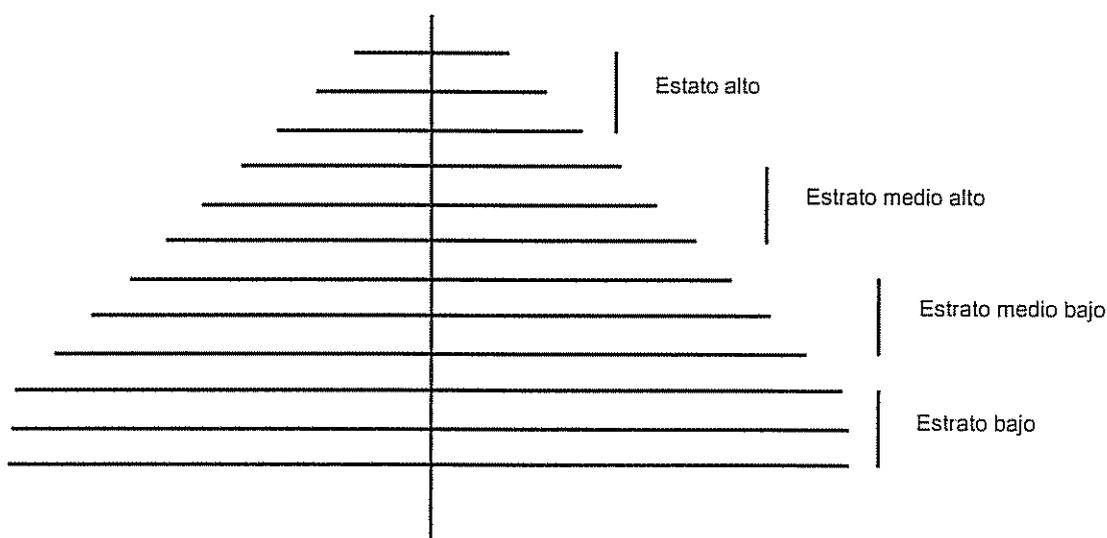


Figura 3. Esquema teórico de los cuatro estratos de las plantas de café. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

El estrato superior está definido por la parte de las plantas en las cuales no se presentan frutos, el estrato medio alto es aquel que presenta poca cantidad de frutos y alta área foliar, el estrato medio bajo es aquel donde se presenta la mayor cantidad de frutos presentando una baja relación hoja: frutos. El estrato bajo presenta una baja

cantidad de frutos y el desarrollo de ramas secundarias. Primero se decidió cuales son las bandolas que pertenecen a cada estrato y luego las bandolas a medir se seleccionaron sistemáticamente. Según los resultados obtenidos por Aguilar (2000) en esta misma plantación, el estrato superior lo representan los primeros ocho nudos de las plantas, el nudo nueve al 18 representan el estrato medio y del nudo 19 hasta la parte basal las bandolas pertenecen a los estratos inferiores.

En las bandolas seleccionadas, las mediciones de variables fisiológicas y microclimáticas fueron realizadas en hojas distribuidas a lo largo de la misma, a intervalos sistemáticos de tres hojas. Partiendo de la base de la bandola, se numeraron los pares de hojas hasta el ápice, de las cuales se seleccionarán las hojas con números 3, 6, 9, 12, 15 o más nudos, que representaron unidades de submuestreo dentro del estrato (Figura 4).

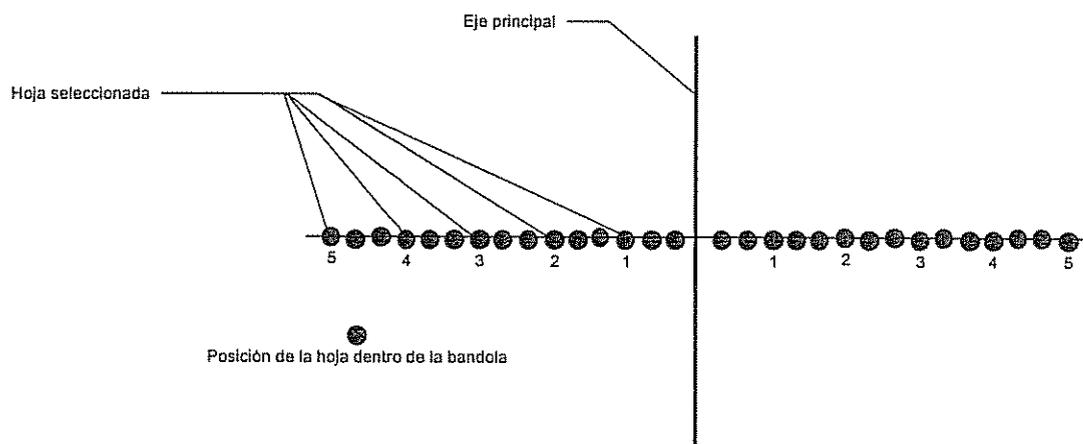


Figura 4. Esquema de selección de hojas dentro de la bandola de las mediciones de variables fisiológicas y microclimáticas.

Las mediciones fueron realizadas en diferentes meses del año (febrero, mayo y julio), correspondiendo a las diferentes épocas de crecimiento que el café presenta en esa zona, el cual fue tomado como otro factor que afecta las variables a medir. En la zona

de estudio, febrero representa la época seca cuando el crecimiento de las partes vegetativas es lento. En mayo se presenta el inicio de la época lluviosa y el brote de crecimiento vegetativo. En julio es la época de una alta demanda de carbono por parte de los frutos en crecimiento, por lo cual se presenta una competencia de carbono dentro de la planta entre los frutos y el tejido en desarrollo.

3.6 Variables respuesta de café

3.6.1 Variables a nivel de hojas

Tasa de fotosíntesis neta, tasa de transpiración, conductividad estomática, CO₂ interno, CO₂ del aire, RAFA a nivel de hojas dentro de las bandolas, temperatura del aire y temperatura foliar: fueron medidas con un sistema portátil analizador de gases (ADC-LCA3 y ADC-LCA4).

La tasa de conductividad estomática, RAFA, temperatura del aire y de la hoja, también fueron medidas por medio de un porómetro difusivo (DeltaT-AP4). Todas las mediciones fueron realizadas a diferentes horarios del día: 7:00 a 9:00, 11:00 a 13:00 y 15:00 a 17:00 horas. Estas mediciones se realizaron para medir la influencia de los árboles maderables sobre el microclima y el comportamiento fisiológico diario, en los diferentes estados fenológicos del café en el año.

El tiempo estimado para realizar un promedio de 40 mediciones fue aproximadamente una hora, por lo que cada una de las parcelas útiles fue realizada en un día. Por lo anterior, las variables fueron medidas en un total de 12 días con el analizador de gases (ADC-LCA3) y 12 días con el porómetro difusivo (DeltaT-AP4), en cada una de las épocas, por lo que no fue posible estimar las diferencias en las mediciones de conductividad entre los dos instrumentos. Además, McDermitt (1990), menciona que las lecturas de conductividad estomática entre (ADC-LCA3) y el porómetro difusivo (DeltaT-AP4), siguen diferentes metodologías de estimación y por lo tanto diferentes fuentes de error.

3.6.2 Variables a nivel de bandolas

Además de variables fisiológicas y microclimáticas medidas en café, también se determinaron variables de arquitectura y producción de las plantas de café, para estimar el efecto de la sombra sobre la producción y arquitectura de la planta. El número total de bandolas medidas fueron a 768, que corresponde a ocho bandolas por plantas por ocho plantas en cada parcela por cuatro bloque por tres tratamientos. Estas mismas bandolas fueron medidas en las tres diferentes épocas del año (febrero, mayo y julio), que corresponden a las diferentes épocas de crecimiento que el café presenta en esa zona. Las variables medidas son descritas a continuación:

- Número de hojas promedio por bandola: se contaron la cantidad de hojas de cada bandola. En este se incluyen las hojas tanto de las ramas primarias como de las ramas secundarias.
- Número de nudos por bandola: se contaron los nudos de las bandolas, incluyendo los nudos tanto de las ramas primarias como de las ramas secundarias.
- Número promedio de frutos por bandola: se realizó un conteo de frutos totales por bandola, exceptuando los frutos que no se consideraron vivos tanto de la cosecha en desarrollo como de la cosecha anterior, esta medición se realizó en los meses de mayo y junio, y en los meses de julio y finales de agosto, ya que fue cuando los frutos de la cosecha de este ciclo estaban en desarrollo.
- Longitud total de bandolas: una vez definido los estratos en cada planta y seleccionadas las bandolas, la longitud se medio desde el punto de inserción en el tallo, hasta el ápice de la bandola.
- Longitud del tejido lignifica de cada bandola: la longitud de la bandola que presenta tejido lignificado, fue medido desde el eje principal hasta la porción de la bandola que presenta tejido sin lignificar.

- Longitud del tejido sin lignificar de cada bandola: la longitud de la bandola que no presenta tejido lignificado, fue estimado por medio la resta del total de la bandola menos la longitud del tejido lignificado.
- Área foliar de bandolas: el área foliar de plantas individuales fue calculado por medio la medición de el ancho y el largo de las hojas. Luego estas variables fueron usadas para el calculo del área por medio de un modelo de regresión desarrollado para esta variedad. El modelo utilizado es el siguiente: Área foliar = $0.7007 * (\text{Largo} * \text{Ancho})$ ($r^2 = 0.98$). El área foliar de las bandolas se calculara por la suma del área individual de cada una de las hojas. En este estudio no fue utilizado el modelo desarrollado por Valencia (1973), ya que el modelo empleado fue desarrollado para la variedad Costa Rica 95.

3.7 Variables respuesta de los árboles maderables

- La conductividad estomática (gs), fue medida por medio de un porómetro difusivo (DeltaT-AP4)) en tres diferentes horarios del día: 7:00 a 9:00, 11:00 a 13:00 y 15:00 a 17:00. Se tomaron medidas la conductividad estomática de las ramas que se encuentran en el estrato bajo y en las cuatro direcciones norte, sur, este y oeste, estas mediciones fueron posibles solamente en la época seca.
- Radiación fotosintéticamente activa (RAFA) bajo la copa de los árboles: se midió por medio de un ceptómetro (Line Quantun Sensor, LI-COR), a nivel de la parcela útil, a una altura la cual sobrepasó la altura actual de las plantas de café. Esta variable se midió a las diferentes distancias de las plantas de café a los árboles maderables. El total de mediciones por parcela fueron 48, tomando en cuenta el área de influencia de 2 árboles para evitar errores de borde (Figura 5) Las mediciones fueron tomadas en la época seca (Marzo) y a mediados de la época lluviosa (Agosto) que puede representar un promedio de toda la época lluviosa.

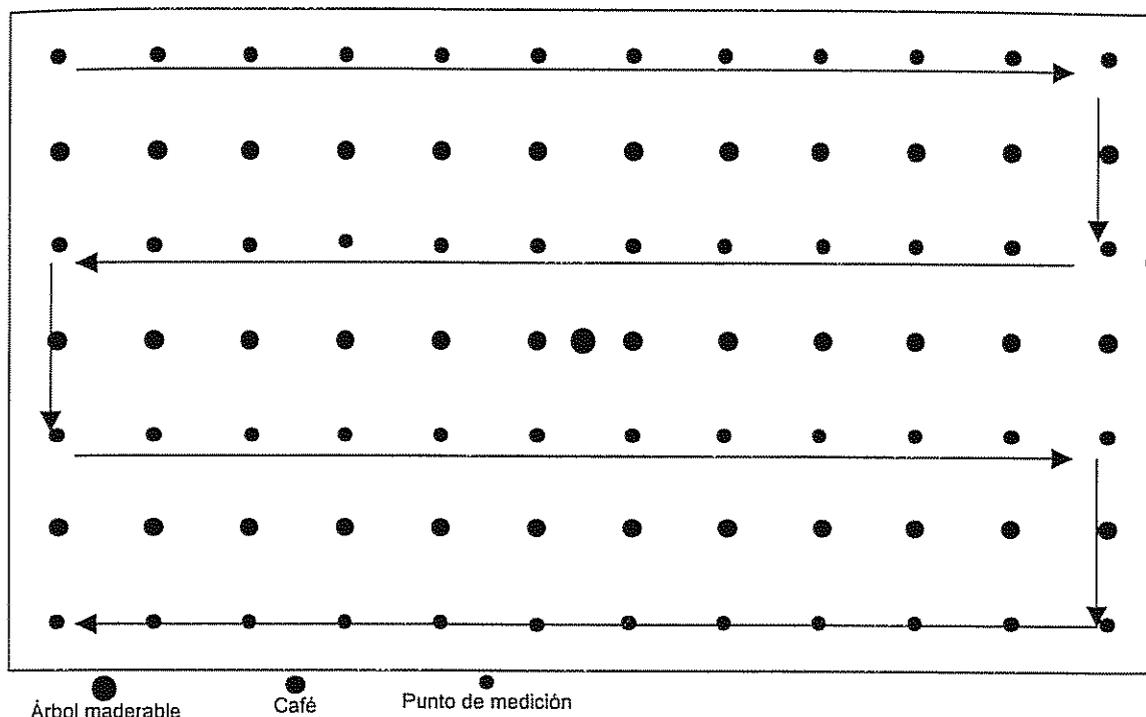


Figura 5. Esquema de muestreo de RAFA a nivel de parcela. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

- Diámetro de copas (m): se obtuvo de promediar los diámetros de las copas en dos direcciones (norte-sur, este-oeste).
- Área de proyección de la copa: con las mediciones del diámetro de copas, se calculó el área de proyección de la copa por medio de la fórmula
- $APC = \frac{\pi d^2}{4}$
- donde
- APC es el área de proyección de la copa del árbol; y
- d^2 es el diámetro medio de la copa del árbol
- Altura de árboles total (m): esta variable fue medida por medio de una vara telescópica desde el suelo hasta el ápice de los árboles, en los casos que la altura fuera menor de 15 m. En caso de alturas mayores se realizó una estimación, de lecturas tomadas con clinómetro y cinta, según la fórmula

siguiente: $h = (\text{tangente del ángulo superior} - \text{tangente del ángulo inferior}) \times \text{distancia del punto de medición al árbol}$.

- Humedad del suelo: esta variable se midió en la época seca y cuando la época lluviosa fue establecida completamente. El método utilizado fue una sonda TDR (Time Domain Reflectometry), lográndose lecturas directas de humedad a profundidades de 30 cm, donde generalmente está la mayor concentración de las raíces del café. Las lecturas fueron hechas a 60 cm de cada lado del tronco de las plantas de café que se estudiaron (Figura 6).

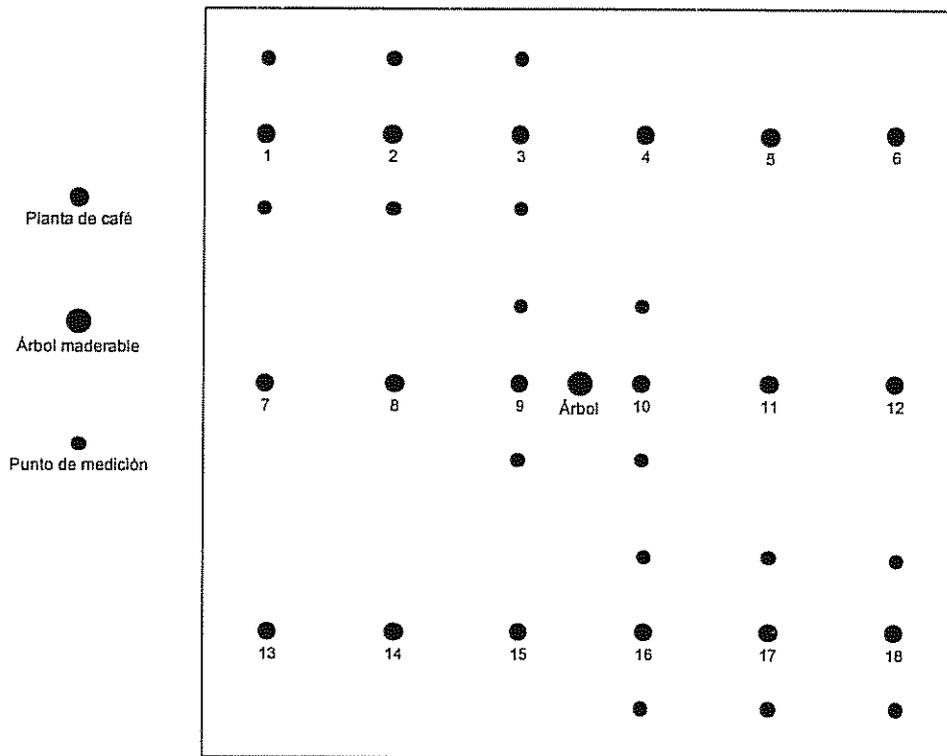


Figura 6. Esquema de medición de humedad en el suelo. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

3.8 Análisis estadístico

Una vez establecida la base de datos se procedió a realizar los diferentes análisis de varianzas de las variables. El procesamiento y análisis se realizó por medio de un sistema de análisis estadístico computarizado: SAS V. 8 (Statistical Analysis System). Los análisis de varianza se realizaron empleando diferentes modelos lineales aditivos para las variables que son medidas a diferentes niveles.

3.8.1 Variables medidas en los árboles

3.8.1.1 Análisis de crecimiento de los árboles

Las variables de crecimiento de los árboles del dosel de sombra fueron analizadas por medio de un análisis de varianza, utilizando un diseño de bloques completos al azar, según el modelo lineal siguiente:

$$Y_{ik} = m + r_k + a_i + e_{ik}$$

donde

Y_{ik} = es la observación del k-ésimo bloque en un diseño de bloques al azar, bajo el tratamiento i-ésimo correspondiente a las especies de sombra

m = media población de la variable medida

r_k = efecto del k-ésimo bloque

a_i = efecto del i-ésimo tratamiento (especies)

e_{ik} = error de la parcela principal

3.8.1.2 Análisis de RAFA y contenido de humedad

Las variables disponibilidad de RAFA a nivel de parcela y el contenido de agua del suelo, fueron analizadas por medio de un análisis de varianza utilizando un diseño de parcelas divididas en de bloques completos al azar, según el modelo lineal siguiente:

$$Y_{ijl} = m + r_l + a_i + e_{il} + d_j + da_{ij} + e_{ijl}$$

donde

Y_{ijl} = es la observación del l-ésimo bloque en un diseño de bloques al azar, bajo el tratamiento i-ésimo de la unidad completa correspondiente a las especies de sombra, en la j-ésima época de crecimiento.

m = media población de la variable medida

r_l = efecto del l-ésimo bloque

a_i = efecto del i-ésimo tratamiento (especies)

e_{il} = error de la parcela principal

d_j = efecto del j-ésimo tratamiento en las sub-parcelas (época)

da_{ij} = efectos de la interacción de especies por época

e_{ijl} =error para las diferentes épocas e interacción épocas-especies

3.8.1.3 Análisis de conductividad estomática de los árboles

La conductividad estomática de los árboles fue analizada por medio de un análisis de varianza, utilizando un diseño de parcelas divididas en de bloques completos al azar. El modelo lineal seguido, se describe a continuación:

$$Y_{ijl} = m + r_l + a_i + e_{il} + d_j + da_{ij} + e_{ijl}$$

donde

Y_{ijl} = es la observación del l-ésimo bloque en un diseño de bloques al azar, bajo el tratamiento i-ésimo de la unidad completa correspondiente a las especies de sombra, en la j-ésima hora del día de la época seca.

m =media población de la variable medida

r_l =efecto del l-ésimo bloque

a_i =efecto del i-ésimo tratamiento (especies)

e_{il} =error de la parcela principal

d_j =efecto del j-ésimo tratamiento en las sub-parcelas (hora del día)

da_{ij} =efectos de la interacción de especies por hora

e_{ijl} =error para las diferentes horas e interacción horas-especies

3.8.2 Variables medidas a nivel de ramas en café

Las variables medidas a nivel de ramas siguió el diseño parcelas subdivididas en bloques completos al azar, en el cual la parcela principal fueron las especies maderables, las subparcelas fueron los estratos de las plantas de café, la subsubparcela fueron las épocas en que los datos fueron tomados. El modelo lineal para el análisis fue el siguiente:

$$Y_{ijkl} = m + r_l + a_i + e_{il} + d_j + da_{ij} + e_{ijl} + g_k + ga_{jk} + gd_{jk} + gda_{ijk} + e_{ijkl}$$

donde

Y_{ijkl} = es la observación del l-ésimo bloque en un diseño de bloques al azar, bajo el tratamiento i-ésimo de la unidad completa correspondiente a las especies de sombra, en el j-ésimo estrato de la planta de café, en la k-ésimo época de crecimiento.

m =media población de la variable medida

r_l =efecto del l-ésimo bloque

a_i =efecto del i-ésimo tratamiento (especies)

e_{ll} =error de la parcela principal

d_j =efecto del j-ésimo tratamiento en las sub-parcelas (estratos)

da_{ij} =efectos de la interacción de especies por estratos

e_{ijl} =error para las diferentes estratos e interacción estratos-especies

g_k =efecto del k-ésimo tratamiento en las sub-sub-parcelas (época)

ga_{jk} =efectos de la interacción especies por época

gd_{jk} =efectos de la interacción estrato por época

gda_{ijk} =efectos de la interacción época por estrato por especies

e_{ijkl} =error para los época y sus interacciones

3.8.3 Variables medidas a nivel de hojas en café

Los datos fisiológicos y microclimáticos en las plantas de café, fueron obtenidos por la medición nivel de hojas individuales dentro de las bandolas. El diseño utilizado en este análisis fue un diseño de parcelas sub-sub-sub-divididas en bloques completos al azar, en el cual la parcela principal serán las especies maderables, las sub-parcelas fueron los estratos de las plantas de café, la sub-sub-parcela fueron las horas del día y las sub-sub-sub parcelas fueron las épocas de crecimiento. El modelo de análisis fue el siguiente:

$$Y_{ijklkm} = m + r_l + a_i + e_{ll} + d_j + da_{ij} + e_{ijl} + g_k + ga_{jk} + gd_{jk} + gda_{ijk} + e_{ijkl} + b_m + bda_{llm} + bdg_{jkm} + bag_{ikm} + adgb_{ijklm} + e_{ijklkm}$$

donde

Y_{ijklkm} = es la observación del i-ésimo bloque en un diseño de bloques al azar, bajo el tratamiento j-ésimo de la unidad completa correspondiente a las especies de sombra, en el k-ésimo estrato, en la l-ésimo hora del día y en la m-ésima posición de la época.

m =media población de la variable medida

r_l =efecto del l-ésimo bloque

a_i =efecto del i-ésimo tratamiento (especies)

- e_{ij} =error de la parcela principal
- d_j =efecto del j-ésimo tratamiento en las sub-parcelas (estrato)
- da_{ij} =efectos de la interacción de especies por estrato
- e_{ijl} = error para las diferentes estratos e interacción estratos-especies
- g_k =efecto del k-ésimo tratamiento en las sub-sub-parcelas (horas del día)
- ga_{lk} =efectos de la interacción especies por hora
- gd_{jk} =efectos de la interacción estrato por hora
- gda_{ijk} =efectos de la interacción de los hora por las estratos por especies
- e_{ijkl} =error para las horas y sus interacciones
- b_m =efecto de la m-ésima época de crecimiento
- bda_{ilm} =efecto de la interacción de época por estratos por especies
- bdg_{ilm} =efecto de la interacción de la época por estratos por hora
- bag_{ikm} =efecto de la interacción de la época por especies por hora
- $bgda_{ijkm}$ = efecto de la interacción de la época por estratos de las plantas por horas por las especies de sombra
- e_{ijklm} =error para la época y sus interacciones

3.8.4 Análisis de correlación entre las variables microclimáticas y fisiológicas

Los datos obtenidos en las plantas de café de las variables a nivel de hojas individuales dentro de las bandolas fueron correlacionadas para ver la relación que existe entre las variables fisiológicas y micro-climáticas. Para esto se empleó el procedimiento PROC CORR de SAS V. 8 (Statistical Analysis System).

4. RESULTADOS

4.1 Crecimiento de árboles

T. ivorensis presentó mayor crecimiento en comparación con *E. deglupta* (Cuadro 1). El diámetro de la copa en el caso de *T. ivorensis* representa un roce de copas entre los árboles, ya que las distancias de establecimiento fueron de 6.0 X 6.0 m, esto también se ve reflejado en el área proyectada por la copa, la cual cubre el área teórica ocupada por el árbol (36 m²). Los datos mostrados reflejan las altas tasas de crecimiento de *T. ivorensis* en comparación de *E. deglupta*.

Cuadro 1. Crecimiento de *Eucalyptus deglupta* y *Terminalia ivorensis* en plantaciones de café a los 34 meses de edad. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

VARIABLES DE CRECIMIENTO DE ÁRBOLES	<i>E. deglupta</i>	<i>T. ivorensis</i>	Pr >
Altura total (m)	7.8 ± 0.59	8.5 ± 1.27	Ns
Diámetro del fuste a 1.30 m (cm)	9 ± 0.42	13.7 ± 0.19	0.0009
Diámetro de la copa (m)	5 ± 0.16	6.9 ± 0.37	0.0115
Área proyectada de la copa (m ²)	20.2 ± 1.32	37.7 ± 4.11	0.0165
Área basal (m ² ha ⁻¹)	1.8 ± 0.17	4.1 ± 0.11	0.0005

4.2 Efecto de los árboles sobre la disponibilidad de RAFA a nivel de parcela

Para la variable porcentaje de RAFA, el análisis de varianza detectó diferencias significativas entre los tratamientos ($p < 0.0001$), entre la épocas ($p < 0.002$), además la interacción tuvo una significancia estadística de $p < 0.0008$. El porcentaje de RAFA bajo *E. deglupta* con respecto a pleno sol, disminuyó de 70% durante la época lluviosa a 60% durante la época lluviosa. Mientras *T. ivorensis* disminuyó la RAFA disponible para el café, de 63% durante la época seca a 28% durante la época lluviosa (Figura 7).

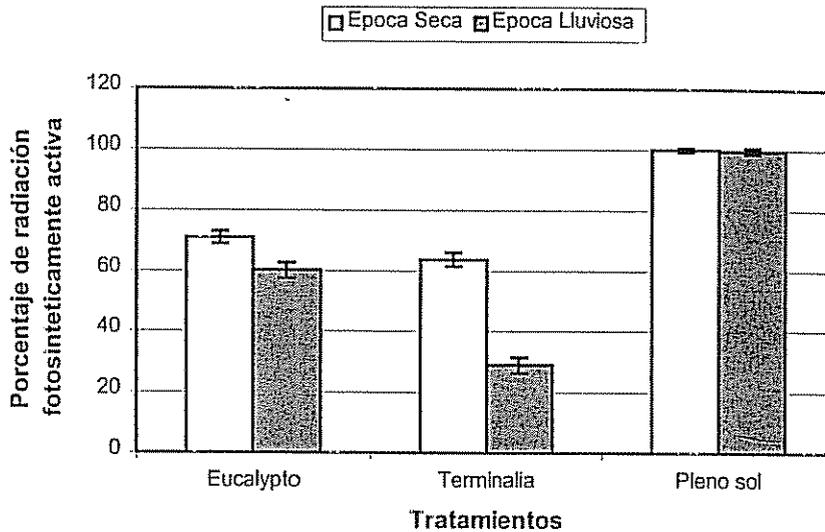


Figura 7. Porcentaje de Radiación fotosintéticamente activa proyectada a nivel de parcela, bajo *Eucalyptus deglupta*, *Terminalia ivorensis* y pleno sol, en la época seca y lluviosa. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

En la época seca, se presenta diferencia RAFA bajo la especie *E. deglupta* y *T. ivorensis*, de solamente 7% ($p < 0.045$), debido a la pérdida de follaje de esta última. Mientras en la época lluviosa, se presenta una diferencia de 32% entre *E. deglupta* y *T. ivorensis*, con una alta significancia estadística ($p < 0.0001$), debido al rebrote y follaje más denso de esta última especie.

4.3 Conductividad estomática de los árboles en la época seca

Comparando el comportamiento estomático de las especies maderables, se encontró que en las horas de la mañana, no se presentan diferencias significativas de conductividad estomática (*gs*) entre ambas especies (Figura 8). Sin embargo, en las horas del mediodía y tarde, *T. ivorensis* presenta mayor conductividad estomática, con diferencias estadísticamente significativas ($p < 0.0003$ y 0.0008). *E. deglupta* presenta diferencias significativas ($p < 0.0451$ y 0.039) entre la conductividad estomática en las horas de la mañana, donde tiende a ser mayor y las horas siguientes del día. Mientras *T. ivorensis* presenta un comportamiento diferente, en el cual la conductividad estomática no presenta diferencias estadísticas significativas con respecto a las otras horas del día.

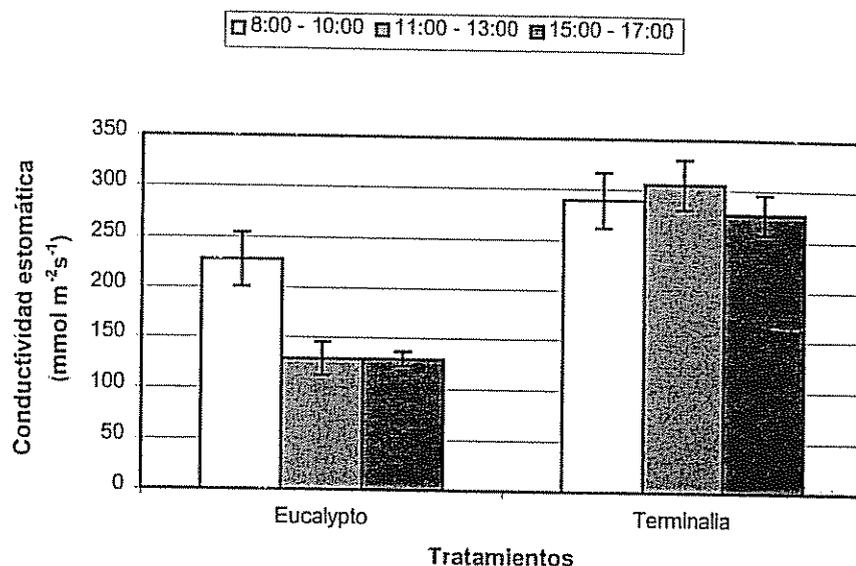


Figura 8. Variación diaria de conductividad estomática de árboles de *Eucalyptus deglupta* y *Terminalia ivorensis* en la época seca. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

La temperatura del aire, la temperatura foliar y la RAFA incidente sobre las hojas de los árboles, no presentaron diferencias significativas entre las especies maderables (Cuadro 2). Sin embargo, se presentaron diferencias significativas ($p < 0.0001$, 0.0001 y 0.066) entre las horas del día, para todas estas variables.

Cuadro 2. Promedios de conductividad estomática (*gs*) de *Eucalyptus deglupta* y *Terminalia ivorensis* en ramas inferiores. Temperatura del aire, temperatura foliar y RAFA durante estas mediciones en la época seca, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables	<i>E. deglupta</i>			<i>T. ivorensis</i>		
	Hora del día			Hora del día		
	8:00-10:00	11:00-13:00	15:00- 7:00	8:00-10:00	11:00-13:00	15:00-17:00
<i>gs</i> (mmol m ⁻² s ⁻¹)	227 ± 27	129 ± 16	129 ± 7	289 ± 32	305 ± 24	276 ± 19
T. del aire (°C)	26.7 ± 0.40	33.4 ± 0.19	31.8 ± 0.21	26.8 ± 0.39	34.3 ± 0.29	30.5 ± 0.22
T. foliar (°C)	26.9 ± 0.37	33.3 ± 0.23	32.7 ± 0.18	26.6 ± 0.26	35.5 ± 0.27	31.4 ± 0.21
RAFA (μmol m ⁻² s ⁻¹)	663 ± 106	501 ± 94	270 ± 41	581 ± 93	550 ± 71	249 ± 33

Las correlaciones muestran que en las horas de la mañana y en la tarde la conductividad de *E. deglupta* no se correlaciona con la temperatura del aire, temperatura foliar y RAFA que fueron medidas simultáneamente (Cuadro 3). Sin embargo, en las horas del mediodía la conductividad estomática tiene una correlación positiva (0.412) y estadísticamente significativa con la temperatura de la hoja.

T. ivorensis presenta en las tres horas del día medidas, una correlación positiva (0.434, 0.439 y 0.452) y estadísticamente significativa entre la temperatura foliar y la conductividad estomática, lo que puede explicar por que la conductividad estomática de esta especie se mantiene alta a lo largo del día, sin una disminución en las horas del mediodía y tarde, de altas temperaturas. En ambas especies la temperatura del aire no presenta una influencia significativa sobre la conductividad estomática.

Cuadro 3. Correlaciones entre conductividad estomática (gs), temperatura del aire, temperatura foliar y RAFA, de *Eucaliptus deglupta* y *Terminalia ivorensis* en la época seca, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables climáticas	<i>E. deglupta</i>			<i>T. ivorensis</i>		
	8:00-10:00	11:00-13:00	15:00-17:00	8:00-10:00	11:00-13:00	15:00-17:00
Temperatura del aire	0.123	-0.106	0.185	0.139	0.048	0.137
Prob	0.594	0.538	0.224	0.499	0.759	0.368
Temperatura de la hoja	0.380	0.412	0.122	0.434	0.439	0.452
Prob	0.090	0.013	0.426	0.027	0.003	0.002
RAFA	-0.181	-0.280	0.059	-0.397	0.022	-0.290
Prob	0.433	0.099	0.703	0.045	0.888	0.053

4.4 Efecto de los árboles sobre la humedad del suelo

La época del año es el factor más importante en la humedad del suelo; en la época seca se cuantificó una humedad de 22.9 %, mientras que en la época lluviosa fue de 35.8 %, con una diferencia significativa estadísticamente ($p < 0.001$).

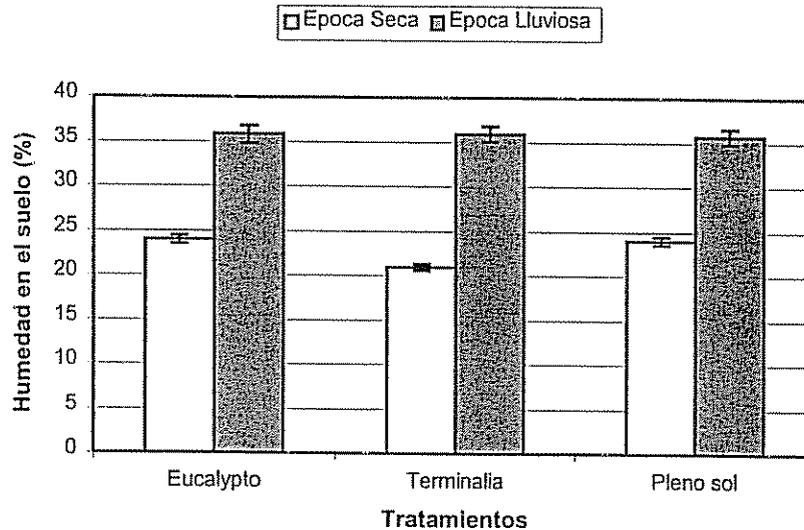


Figura 9. Humedad del suelo a 30 cm de profundidad en la época seca y lluviosa, en plantaciones de café a pleno sol y bajo árboles de *Eucalyptus deglupta* y *Terminalia ivorensis*, Finca "Verde Vigor", Perez Zeledón, Costa Rica.

Los maderables parecen no tener efecto en la humedad del suelo, durante la época lluviosa (Figura 9). La humedad del suelo bajo *T. ivorensis*, en la época seca, es menor con respecto a *E. deglupta* ($p < 0.022$) y pleno sol ($p < 0.021$).

4.5 Efecto de los árboles sobre variables microclimáticas y fisiológicas de café

Los mayores promedios de la temperatura del aire, la temperatura de la hoja y la RAFA, se encuentran en el sistema a pleno sol con una diferencia significativa ($p < 0.003$), sobre los maderables (Cuadro 4). En promedio, durante el ciclo anual, *T. ivorensis* tiene una influencia mayor, ya que disminuye la temperatura del aire y foliar en 2.9 °C, mientras *E. deglupta* disminuye la temperatura en 1.4 °C con respecto a pleno sol. La RAFA al nivel de las hojas de café fue reducida a 55% por *E. deglupta* y a 36% por *T. ivorensis*, de la RAFA medida a las hojas en pleno sol. Los procesos fisiológicos no fueron afectados significativamente por la sombra de los maderables, excepto la asimilación neta de CO₂; la cual fue reducida significativamente por *T. ivorensis*, mientras los promedios en pleno sol no fueron significativamente diferentes con *E. deglupta*.

Cuadro 4. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por los árboles maderables. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables respuesta	<i>E. deglupta</i>	<i>T. ivorensis</i>	Pleno sol
Temperatura foliar (°C)	29.7b ± 0.09	28.3c ± 0.11	31.1 a ± 0.10
Temperatura del aire (°C)	29.5b ± 0.09	28.3c ± 0.11	31.2a ± 0.09
RAFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	365b ± 10	238c ± 10	660a ± 15
Asimilación neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.99a ± 0.04	0.80b ± 0.03	2.28a ± 0.06

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea, no son significativamente diferente (Duncan, $p < 0.05$).

4.6 Efecto de los estratos sobre variables microclimáticas y fisiológicas del café

Los estratos afectaron significativamente la temperatura de la hoja y la temperatura del aire, en términos de microclima ($p < 0.00157$ y 0.0008). El estrato que presenta una mayor temperatura es el estrato inferior, sin embargo, las diferencias no son tan marcadas dentro de la planta, con diferencias de 0.5 °C entre el estrato inferior y superior (Cuadro 5). La asimilación neta de CO_2 , la conductividad estomática y la transpiración presentan los menores valores en los estratos superiores. La radiación incidente entre los estratos no presenta diferencia por la alta variación dentro de la planta.

Cuadro 5. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas por los estratos de las plantas de café. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables respuesta	Estrato dentro de la planta			
	Superior	Medio Superior	Medio Inferior	Inferior
Temperatura foliar (°C)	29.5b ± 0.10	29.6b ± 0.11	30.0a ± 0.14	30.0a ± 0.16
Temperatura del aire (°C)	29.3b ± 0.09	29.6b ± 0.11	30.0a ± 0.14	30.0a ± 0.16
gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	55.4b ± 1.34	65.1ab ± 1.48	63.7ab ± 2.13	70.3a ± 2.47
Tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.95b ± 0.03	2.07b ± 0.03	2.11ab ± 0.05	2.37a ± 0.06
Asimilación neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	1.54b ± 0.04	1.78ab ± 0.06	1.72b ± 0.07	2.04a ± 0.09

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea, no son significativamente diferente (Duncan, $p < 0.05$).

4.7 Efecto de la hora del día y sus interacciones sobre variables microclimáticas y fisiológicas de café

El análisis de variancia detectó que la hora del día influencia significativamente ($p < 0.0001$) las variables microclimáticas como la temperatura del aire, la temperatura de la hoja y la RAFA de todos los tratamientos (Cuadro 6). El CO_2 del ambiente también presentó diferencias entre las diferentes horas ($p < 0.0006$), mostrando un patrón en el cual disminuye en las horas del mediodía y de la tarde, aunque solo se presentaron diferencias significativas entre las horas de la mañana y las otras horas. La conductividad estomática, la tasa de transpiración y la tasa de fotosíntesis tienden a reducir conforme transcurre el día. La concentración de CO_2 interno también presentaron diferencias entre las horas, presentándose las mayores concentraciones en la tarde y mañana.

Cuadro 6. Variables fisiológicas y microclimáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por la hora del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables respuesta	Hora del día		
	8:00 – 10:00	11:00 – 13:00	15:00 - 17:00
Concentración de CO_2 en el aire (ppm)	393.8a ± 0.34	373.5b ± 0.30	377.4b ± 0.56
Temperatura foliar ($^{\circ}\text{C}$)	27.1c ± 0.08	32.3a ± 0.09	29.8b ± 0.08
Temperatura del aire ($^{\circ}\text{C}$)	27.4c ± 0.08	32.1a ± 0.09	29.3b ± 0.08
RAFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	472b ± 13	519a ± 12	174c ± 7
gs ($\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	86.5a ± 1.56	61.4b ± 1.37	25.1c ± 0.66
Tasa de transpiración ($\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.62a ± 0.03	2.02b ± 0.03	0.88c ± 0.02
Asimilación neta ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$)	2.35a ± 0.05	1.64b ± 0.03	0.35c ± 0.04
Concentración de CO_2 interno (ppm)	329.4a ± 1.29	309.6b ± 1.02	345.5a ± 3.62

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea, no son significativamente diferente (Duncan, $p < 0.05$).

La interacción hora por tipo de sombra resultó significativa para las variables, concentración de CO_2 del aire ($p < 0.0004$), RAFA ($p < 0.0001$), temperatura del aire ($p < 0.0003$) y temperatura de la hoja ($p < 0.0023$), mostrando el fuerte efecto de los árboles sobre el microclima dentro de un mismo día. La concentración de CO_2 del aire muestra que no existe diferencia entre los diferentes sistemas en las horas de la mañana y mediodía, sin embargo en las horas de la tarde bajo *T. ivorensis* y *E. deglupta* se

presenta un aumento en la concentración de CO_2 , mucho más marcado bajo *T. ivorensis* (Figura 10A). En todos los sistemas, la radiación, la temperatura del aire y la temperatura foliar tienden a aumentar hasta alcanzar el mediodía, después del cual decrecen (Figuras 10B, C y D). La RAFA, bajo pleno sol, alcanza desde horas de la mañana los promedios a nivel de hojas de $780 \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, hasta alcanzar en promedio $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en mediodía, después del cual decrece marcadamente a $265 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Figuras 10B). En el café asociado con maderables, se sigue el mismo patrón, sin embargo los valores máximos alcanzados al mediodía son comparados con los mínimos que son alcanzados en pleno sol.

La temperatura de la hoja y del aire en todos los sistemas sigue el mismo patrón, con las mínimas temperaturas en la mañana, máximas al mediodía e intermedias en la tarde (Figura 10 C, D). En las horas de la mañana se nota una diferencia de $4 \text{ }^\circ\text{C}$ en la temperatura foliar, entre *T. ivorensis* y pleno sol, mientras al mediodía esta diferencia es de $2.4 \text{ }^\circ\text{C}$; mientras la diferencia de temperatura entre *E. deglupta* y pleno sol son 1.9 y $1.5 \text{ }^\circ\text{C}$ en las horas de la mañana y mediodía, respectivamente. La temperatura del aire muestra un patrón similar (Figura 10D).

La interacción hora-tratamiento también fue significativa para las variables fisiológicas, tasa de transpiración ($p < 0.0011$) y de asimilación neta de CO_2 ($p < 0.0001$). La tasa de transpiración muestra que en todos los sistemas, la tasa tiende a decrecer conforme el día transcurre; pero en las horas de la mañana y de la tarde bajo condiciones de pleno sol se presentan valores superiores con respecto al café asociado con maderables (Figura 11B).

La tasa de asimilación neta de CO_2 muestra que en pleno sol en las horas de la mañana se alcanzan las mayores tasas, en comparación con el café asociado con maderables, además en las horas de la tarde la asimilación es mayor con respecto a las plantas asociadas con *T. ivorensis* (Figura 11A). Bajo pleno sol y *E. deglupta*, se muestra un patrón similar a la transpiración, pero bajo *T. ivorensis* las mayores tasas de asimilación se alcanzan en las horas del mediodía indicando que la RAFA, en las horas de la mañana es insuficiente para llevar a cabo la máxima asimilación, por otro lado en las horas de la tarde, la RAFA es insuficiente y se presenta una fotosíntesis neta negativa.

La conductividad estomática y la concentración de CO₂ interno presentaron interacción hora-tratamiento significativa ($p < 0.1300$ y $p < 0.1029$). La conductividad muestra un patrón muy similar a la transpiración, en donde los mayores valores se presentan en las horas de la mañana. Sin embargo, bajo una sombra moderada presentada por *E. deglupta*, las plantas de café alcanzan los mayores valores, incluso mostrando valores de conductividad estomática al mediodía similares a los máximos valores presentados en plantas de café asociadas con *T. ivorensis* y bajo pleno sol (Figura 11C). Mientras la concentración interna de CO₂ presenta los menores valores al mediodía y los mayores valores en la tarde, los valores son menores en pleno sol en todas las horas en comparación de ellos con maderables (Figura 11D).

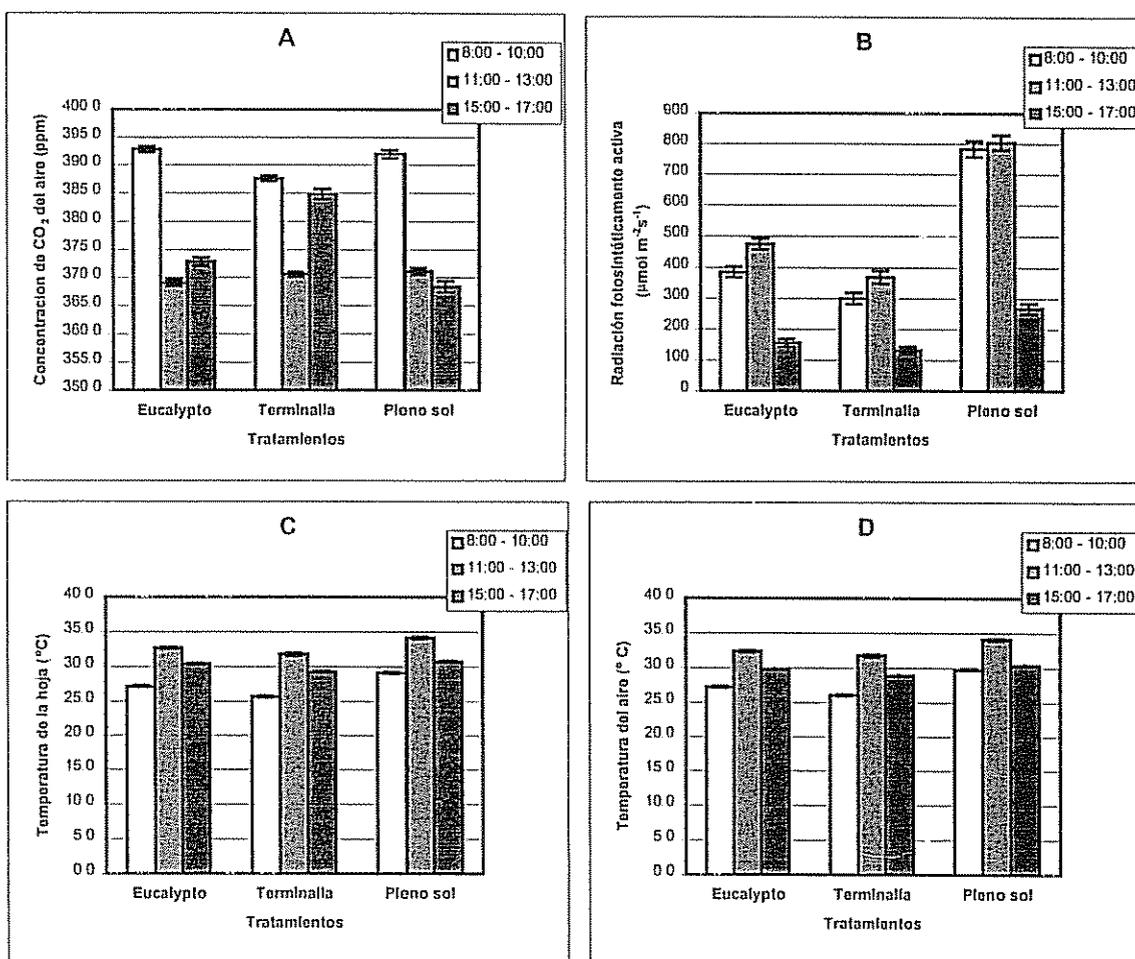


Figura 10. Variables microclimáticas de café bajo diferentes tipos de sombra y horas del día. "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

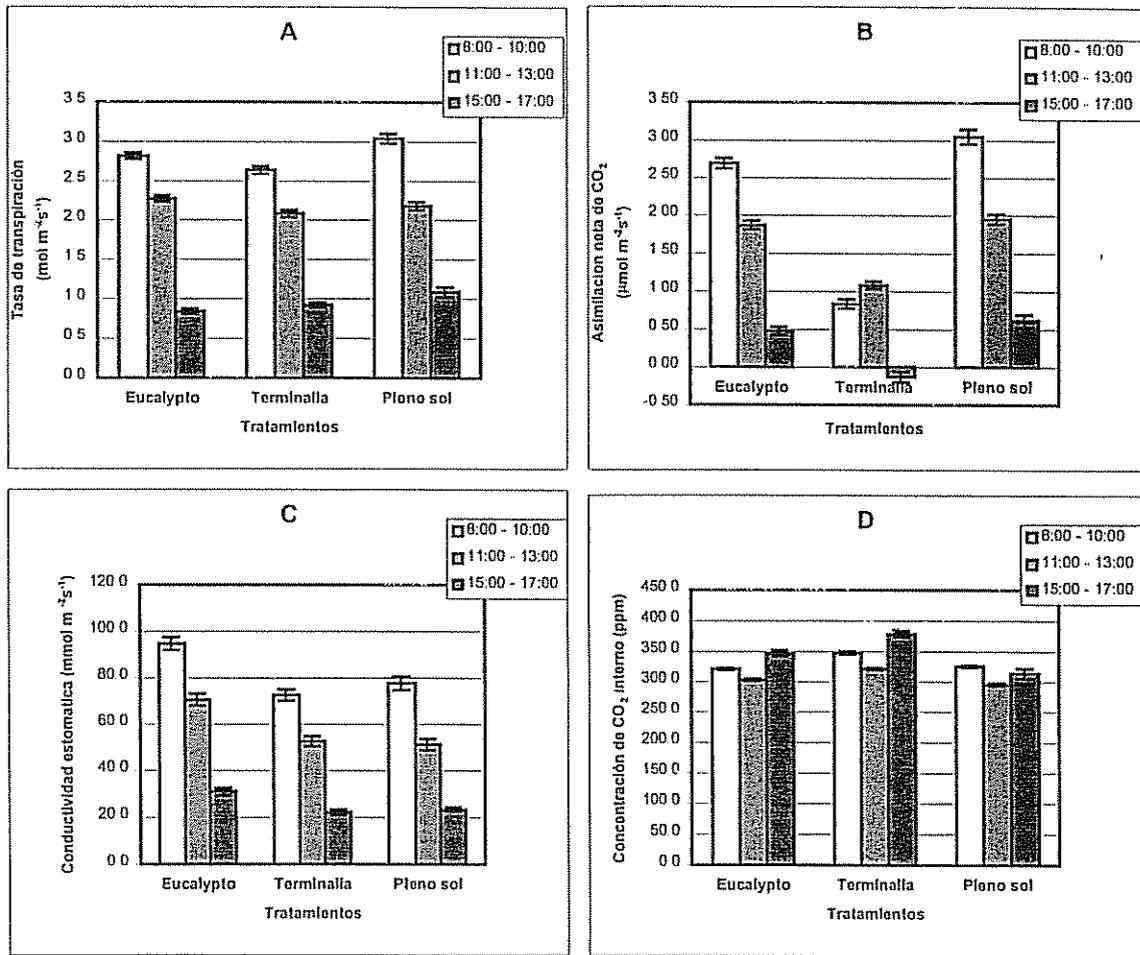


Figura 11. Variables fisiológicas de café, afectadas por la interacción tipos de sombra y horas del día. "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

4.8 Efecto de la época de crecimiento y sus interacciones sobre variables microclimáticas y fisiológicas

Las variables microclimáticas, concentración de CO₂ del aire, temperatura de la hoja, temperatura del aire y RAFA, muestra diferencias significativas ($p < 0.0123$, 0.0001 , 0.0001 y 0.0125) entre las tres épocas. A nivel general, la temperatura, la RAFA y la concentración de CO₂ del aire tendieron a disminuir en las épocas más húmedas. La temperatura del aire y de la hoja fueron 4 °C, más bajas durante la última época de medición, mientras la RAFA no mostró diferencias una vez que se establecen las lluvias (Cuadro 7). La tasa de asimilación, la conductividad estomática y la concentración de CO₂ interno no mostraron diferencias entre el inicio de la época lluviosa y el establecimiento de las lluvias, pero sí con respecto a la época seca. La tasa de transpiración fue máxima en la última medición y no se encontraron diferencias entre la época seca y el inicio de las lluvias.

Cuadro 7. Variables fisiológicas y micro-climáticas en hojas de café, influenciadas significativamente por la época del año. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variabes respuesta	Época seca	Época Lluviosa I	Época Lluviosa II
Concentración de CO ₂ en el aire (ppm)	392.6a ± 0.56	389.3a ± 0.37	368.6b ± 0.26
Temperatura foliar (°C)	31.6a ± 0.09	29.0b ± 0.09	27.5c ± 0.10
Temperatura del aire (°C)	31.7a ± 0.08	28.6b ± 0.08	27.6c ± 0.09
RAFA (μmol m ⁻² s ⁻¹)	502.9a ± 11.13	361.5b ± 14.21	347.1b ± 13.09
gs (mmol m ⁻² s ⁻¹)	42.2b ± 0.86	78.2ba ± 1.91	74.7a ± 2.10
Tasa de transpiración (mmol m ⁻² s ⁻¹)	1.78b ± 0.04	1.36b ± 0.02	3.15a ± 0.03
Asimilación neta (μmol m ⁻² s ⁻¹)	0.66a ± 0.04	2.20b ± 0.05	1.55ab ± 0.03
Concentración de CO ₂ interno (ppm)	352.9a ± 2.62	319.7b ± 2.00	316.6b ± 0.66

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea, no son significativamente diferente (Duncan, $p < 0.05$).

La interacción época-tipo de sombra resultó ser significativa para variables microclimáticas como concentración de CO₂ del aire ($p < 0.0004$), RAFA, temperatura del aire y temperatura foliar ($p < 0.0001$). Mientras fisiológicamente solo se mostró significativa la conductividad estomática ($p < 0.0001$) y la transpiración ($p < 0.0541$). La concentración

de CO₂ del aire muestra una diferencia muy marcada entre las épocas en todos los tipos de sombra, la cual es bastante baja en la época de mayor desarrollo de frutos (Figura 12A). Sin embargo a diferencia de pleno sol y *E. deglupta*, *T. ivorensis* muestra las mayores concentraciones en el inicio de la época lluviosa y es mayor con respecto a los otros sistemas en la época de mayor desarrollo de frutos. La temperatura foliar y del aire muestran en los diferentes tipos de sombra una disminución en las dos épocas lluviosas (Figura 12C). Sin embargo, en la época seca las diferencias entre los diferentes sistemas no es tan marcado, sobre todo entre *T. ivorensis* y pleno sol. En las épocas lluviosas, las diferencias son más marcadas, siendo de 3.2 °C y 1.9 °C, entre pleno sol, con respecto a *T. ivorensis* y *E. deglupta*.

La RAFA mostró patrones similares entre pleno sol y *E. deglupta* debido a cambios climatológicos, lo que podría significar que la sombra proporcionada por *E. deglupta* no presenta un cambio estacional muy marcado (Figura 12B). En cambio, *T. ivorensis* muestra en la época seca una alta RAFA incidente en las hojas de café, asociada con la caída de hojas de este árbol en la época seca. Mientras en la época lluviosa, la cantidad de RAFA disponible es marcadamente reducida.

La conductividad estomática de plantas de café, asociadas con *E. deglupta* y a pleno sol, presenta un aumento gradual conforme se establece la época lluviosa, por lo que tiende a aumentar en la época lluviosa (Figura 12E). Mientras en *T. ivorensis* presenta una alta conductividad en la época de inicio de lluvias y reduce drásticamente en la época cuando las lluvias están establecidas completamente y que representa un mayor desarrollo de frutos. La transpiración presenta altos valores en la época de desarrollo de frutos, y es mínima en la época de inicio de las lluvias (Figura 12F). El café bajo pleno sol presenta una alta transpiración en la época seca asociada, tal vez, con una mayor diferencia de presión de vapor, sin embargo, en este estudio no se incluyeron datos de humedad relativa y diferencia de presión de vapor.

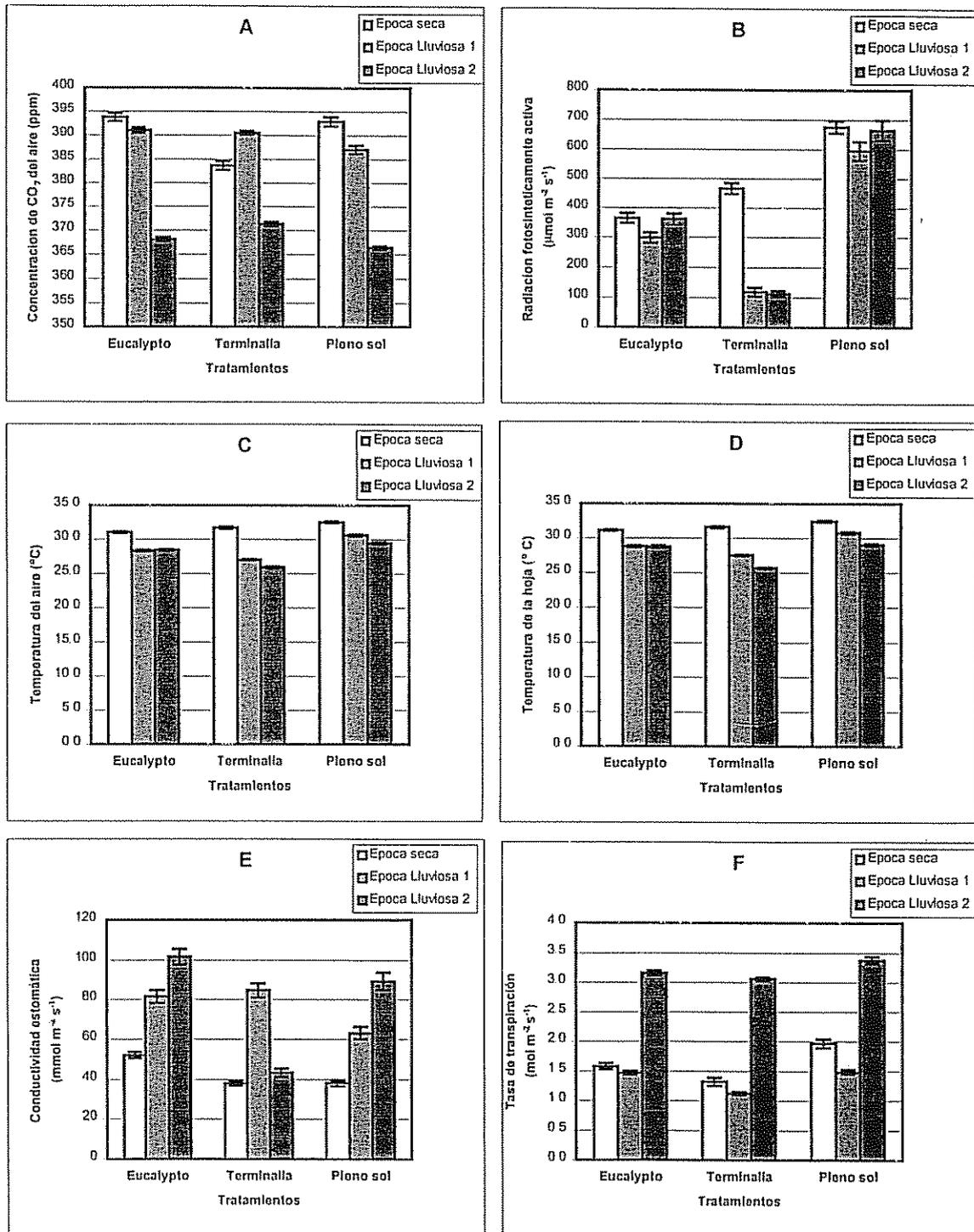


Figura 12. Variables microclimáticas y fisiológicas, de plantaciones de café bajo diferentes tipos de sombra y épocas del año. "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

La interacción época por hora y tipo de sombra mostró ser altamente significativa ($p < 0.0001$) para las variables micro-climáticas medidas en este estudio (CO_2 del aire, RAFA, temperatura del aire y temperatura foliar). Mientras las variables fisiológicas, afectadas por esta interacción, fueron la conductividad estomática ($p < 0.0214$), la tasa de transpiración ($p < 0.0458$) y la concentración de CO_2 interno ($p < 0.0047$).

La temperatura foliar y del aire muestran un patrón similar en los diferentes tratamientos épocas y horas (Figuras 13 y 14). En la época seca, la temperatura del aire y foliar en plantas de café bajo la sombra de *E. deglupta* presentan valores menores con respecto a plantas bajo pleno sol y *T. ivorensis*, mientras bajo esta última especie la temperatura aumenta $1.5\text{ }^\circ\text{C}$ sobre plantas bajo pleno sol en las horas del mediodía, lo que puede estar relacionado con las bajas tasas de conductividad estomática. En las épocas lluviosas *T. ivorensis* presenta en todas las horas los valores más bajos, con respecto a los otros dos sistemas.

Los valores de RAFA se muestran más altos en el sistema de pleno sol en todas las épocas (Figura 15), mientras las plantas bajo *T. ivorensis* sufren un cambio drástico en la disponibilidad de RAFA. En la época seca la RAFA incidente bajo *T. ivorensis* es mayor que bajo *E. deglupta*, con valores de $700\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las horas del mediodía, mientras en la época lluviosa la disponibilidad disminuye a menos de $200\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$, siendo la reducción más marcada en las horas de la tarde llegando a valores menores de $50\ \mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. En el inicio de la época lluviosa, por lo general se presenta una alta nubosidad en las horas del medio día por lo cual se presenta menores valores de RAFA, a esta hora con respecto a otras épocas, especialmente en los tratamientos con maderables. Mientras plantas bajo pleno sol no presentan diferencias entre las horas de la mañana y mediodía en esa época.

El CO_2 del aire en la época seca tiende a ser mayor en las horas de la mañana bajo la sombra de *E. deglupta*, y tiende a reducir en todos los tratamientos hasta alcanzar las horas de la tarde (Figura 16). Mientras en el inicio de la época húmeda se presentan altos valores en los tratamientos con maderables en las horas del mediodía y tarde, comparado con pleno sol. En *T. ivorensis* se muestra en el inicio de la época valores de CO_2 altos en la horas finales del día.

En la época seca, las plantas asociadas con *E. deglupta* muestran en las horas de la mañana y del mediodía valores más altos de conductividad, mientras los valores de plantas asociadas con *T. ivorensis* son similares a los valores presentas en pleno sol (Figura 17). En el inicio de la época lluviosa se muestra que las plantas asociadas con *T. ivorensis* presentan valores más altos, y mantiene valores similares a los que presentan plantas bajo *E. deglupta*, mientras se presentan los valores más bajos' en plantas bajo pleno sol. En la ultima época de medición, las plantas asociadas bajo *T. ivorensis*, presentan valores de conductividad sin diferencia en la mañana y mediodía, sin embargo estos valores son similares a los que se presentan en la época seca, y mucho menores a los observados en los otros sistemas.

En la época seca, las plantas de café bajo pleno sol presentan las mayores tasas de transpiración, con respecto a las plantas asociadas con los maderables, mientras en la época lluviosa se presentan los más altos en plantas asociadas con *E. deglupta* (Figura 18). En la última época de medición, se presentan valores similares entre los diferentes tipos de sombra en las horas de la mañana, con los valores más altos en pleno sol. En las horas del mediodía, los valores más altos son alcanzados en plantas asociadas con *E. deglupta*. En horas de la tarde, las plantas bajo pleno sol presentan los valores más altos.

Los valores de CO₂ interno tienden a aumentar conforme las horas del día en la época seca en todos los tratamientos, aunque las plantas a pleno sol muestran una disminución al mediodía. En las épocas lluviosas se presenta un patrón similar en los tres sistemas en el cual la concentración de CO₂ disminuye en las horas del medio día (Figura 19).

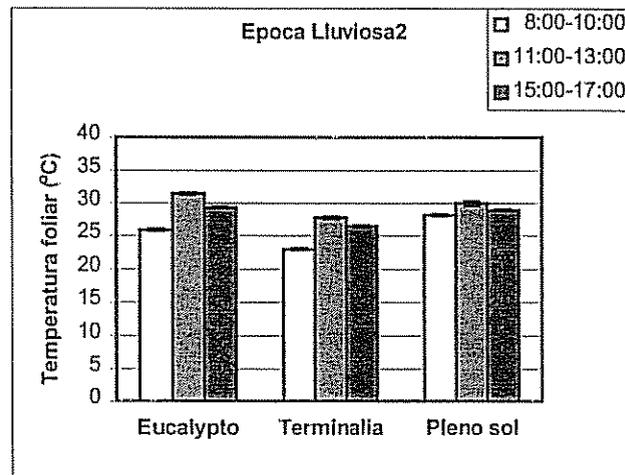
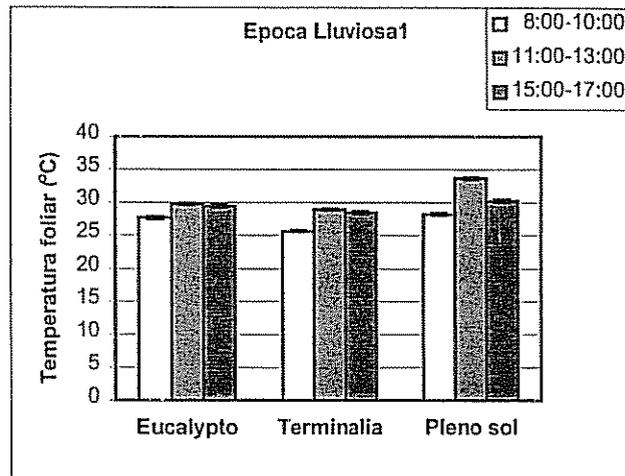
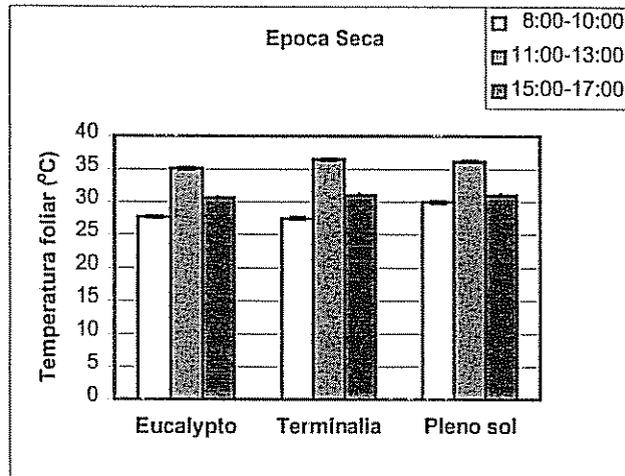


Figura 13. Temperatura foliar de hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

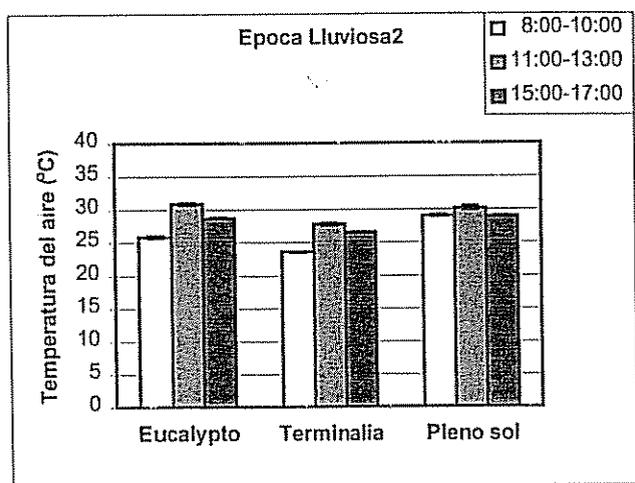
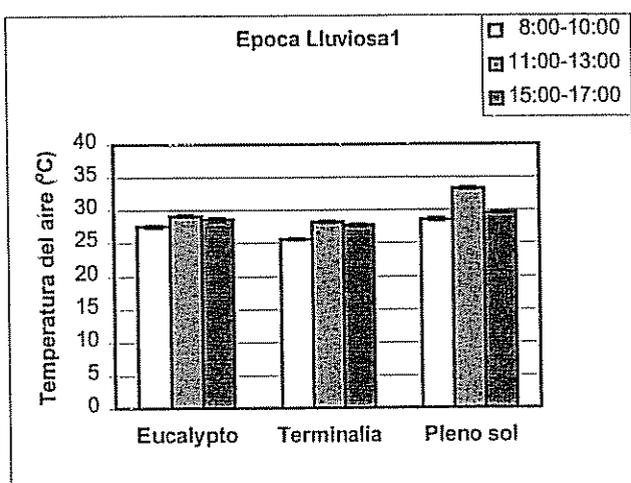
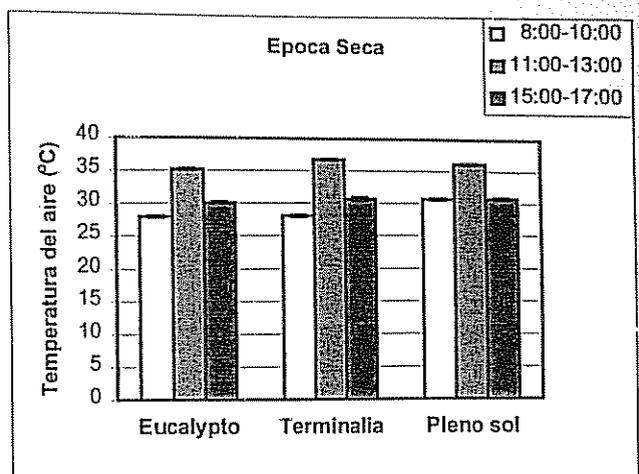


Figura 14. Temperatura del aire en plantaciones café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

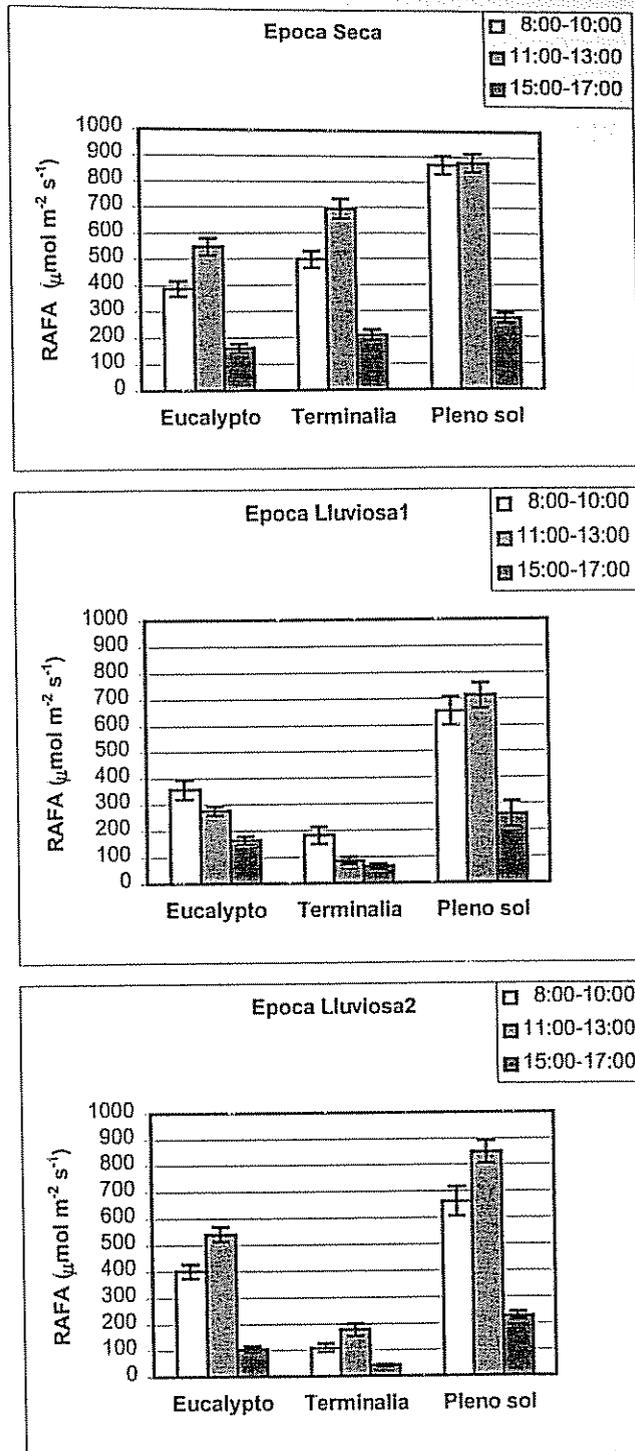


Figura 15. Radiación fotosintéticamente activa e incidente en hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

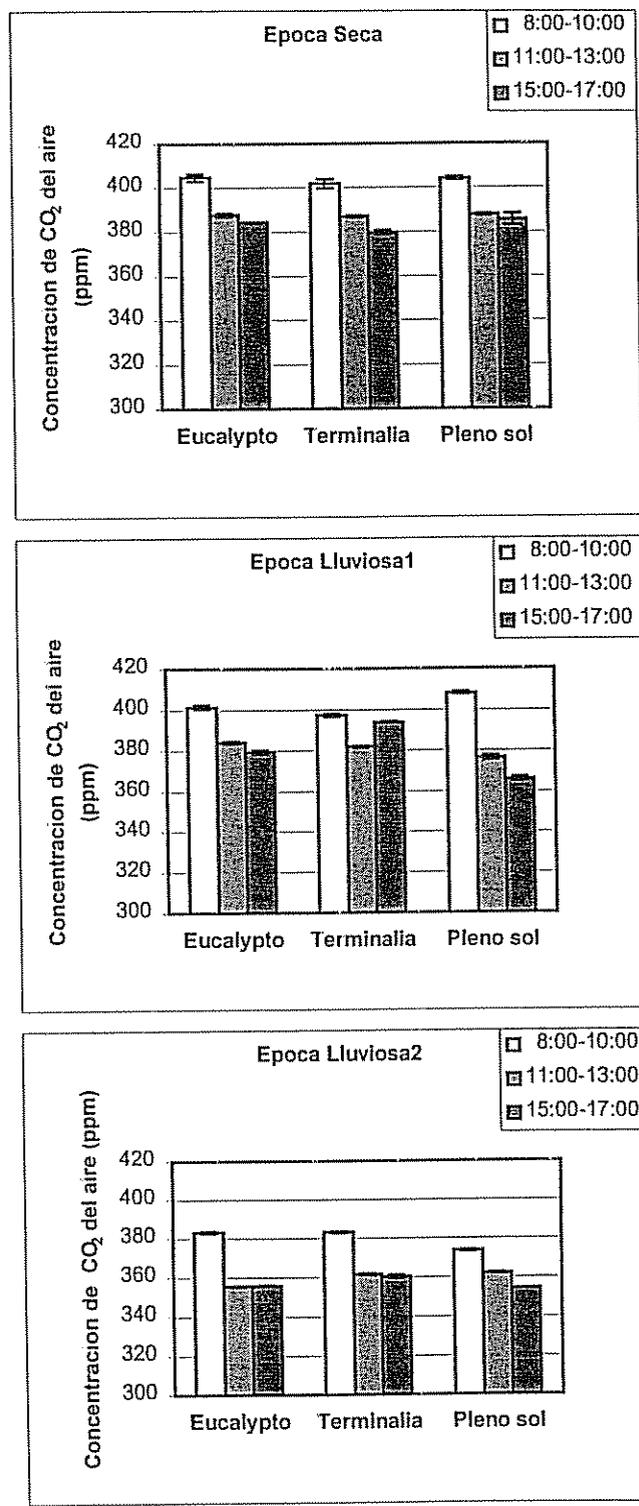


Figura 16. Concentración de CO₂ en el aire en plantaciones de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

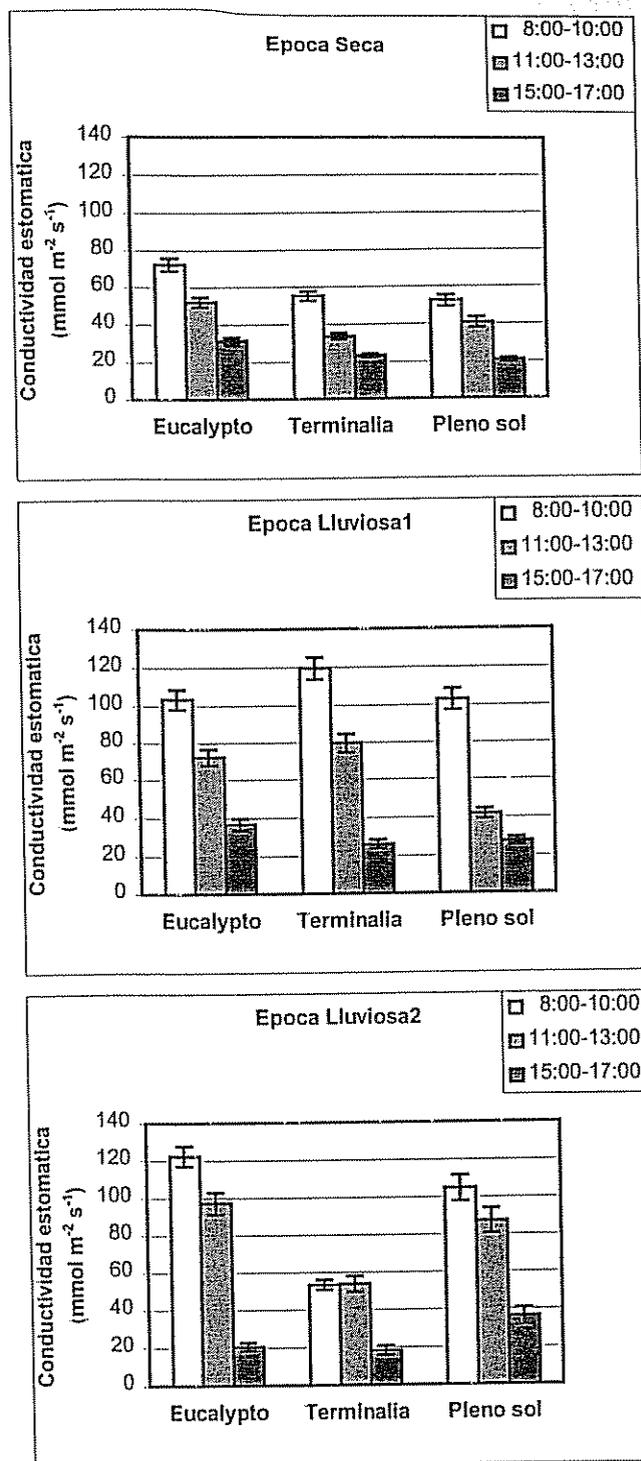


Figura 17. Conductividad estomática de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

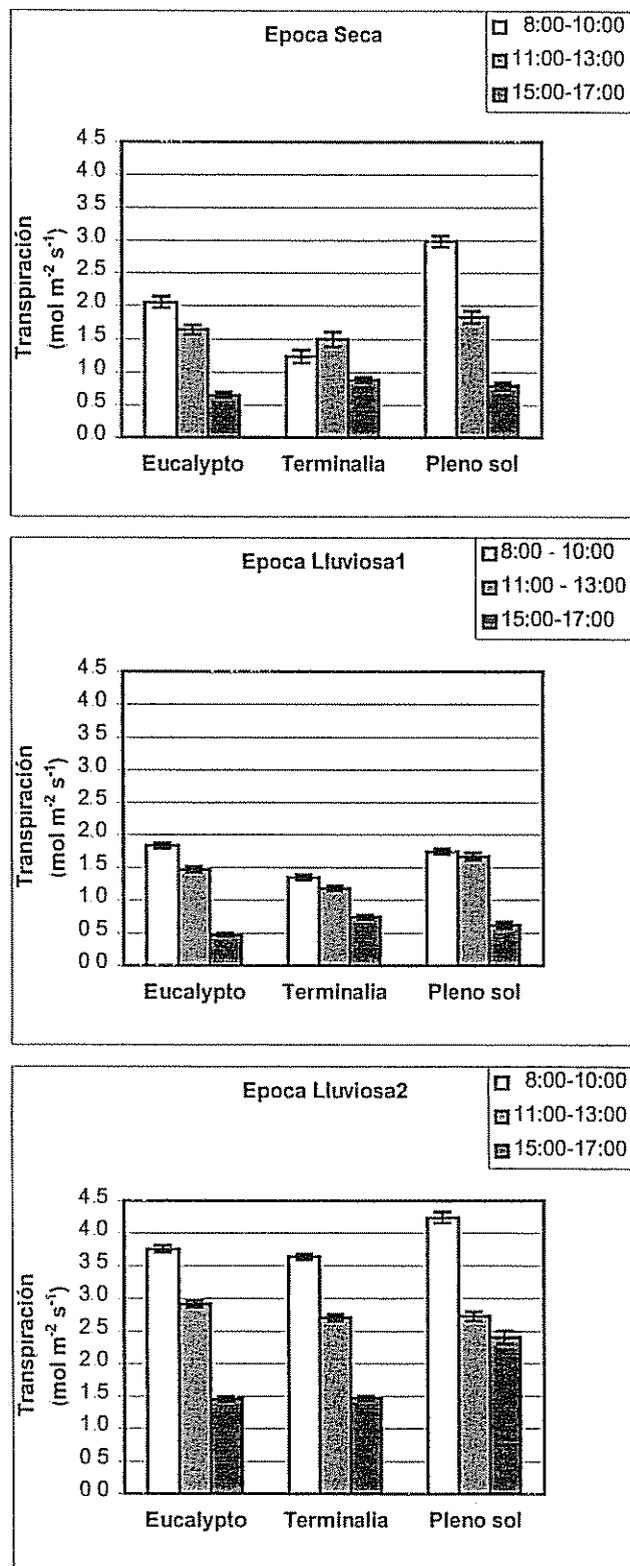


Figura 18. Tasa de transpiración de hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

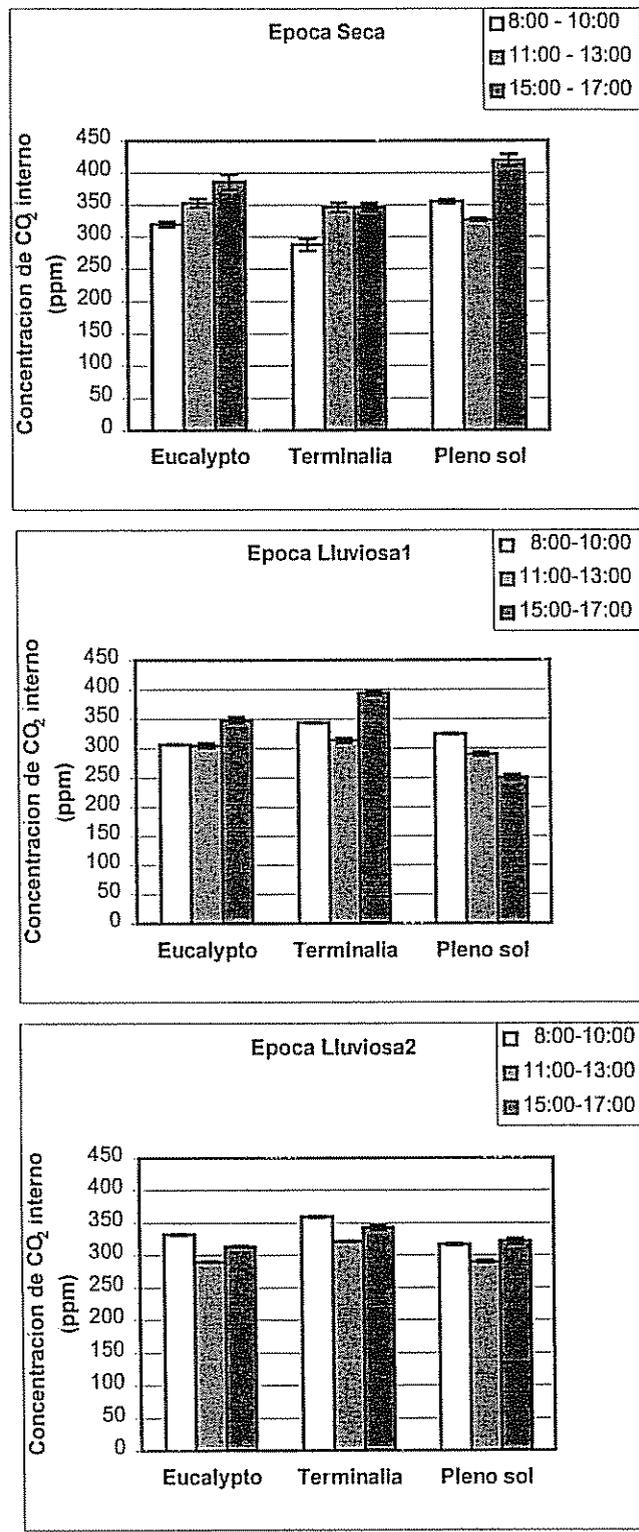


Figura 19. Concentración de CO₂ interno en hojas de café bajo diferentes tipos de sombra, épocas del año y horas del día, Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

4.9 Relación entre las variables microclimáticas y fisiológicas

En las tres épocas de mediciones se presentan correlaciones medias a altas (0.4 a 0.95) entre las variables microclimáticas, como la temperatura del aire, la temperatura de la hoja y la RAFA. También se puede notar correlaciones relativamente altas entre la conductividad estomática, la transpiración y la tasa de asimilación neta, debido a que la apertura estomática modifica la pérdida de agua por la planta y la ganancia de CO₂ (Anexo 2, 3 y 4). Sin embargo, la relación entre las variables microclimáticas y fisiológicas, muestran ser bajas, aunque la temperatura muestra ser el factor más relacionado con el cierre estomático por las correlaciones negativas con la conductividad estomática, lo que significa que los árboles al disminuir la temperatura pueden permitir a las plantas de café mantener sus estomas abiertos. Por otro lado, la correlación entre la temperatura foliar y la conductividad estomática es más negativa (-0.30 a -0.51) en la época lluviosa con respecto a la época seca (-0.13), lo que significa que la humedad del suelo tiene un efecto más grande sobre la conductividad que la temperatura.

La asimilación neta parece ser más influenciada por la RAFA que por la temperatura, sin embargo, en este estudio no se pudo separar la influencia de estas dos variables, ya que cambian simultáneamente durante el día. Las correlaciones positivas entre la asimilación neta y la RAFA, muestran que al aumentar la RAFA aumenta la asimilación, con correlaciones no significativas entre la temperatura foliar y la tasa de asimilación neta.

La influencia negativa de la temperatura sobre la asimilación neta se puede notar solamente en las horas de la mañana y del mediodía, donde se presentan correlaciones negativas significativas estadísticamente, este efecto es más marcado en época seca (Anexo 5-13). Se puede notar también que la influencia de la temperatura sobre la conductividad estomática es más alta ($r = -0.45, -0.51$) en las horas de la mañana; lo que indica que la conductividad estomática disminuye con mayor intensidad en las primeras horas de la mañana, por el rápido cambio de la temperatura foliar y del aire en esas horas, después del cual se mantienen tasas bajas hasta el final del día. Este mismo patrón sigue la asimilación neta por estar muy correlacionada con la conductividad estomática.

4.10 Efecto de los árboles sobre variables de arquitectura y de producción de la planta

El mayor efecto de los árboles maderables se presenta en el número de frutos y número de secundarias por bandola de las plantas de café (Cuadro 8). El número de frutos bajo *E. deglupta* se reduce a 43% con respecto a plantas bajo pleno sol, mientras bajo *T. ivorensis* se reduce a 39%. El número de secundarias sigue un patrón similar, donde *E. deglupta* reduce a 50% el número de secundarias con respecto a pleno sol, mientras *T. ivorensis* lo reduce a 40%.

Cuadro 8. Respuesta de café bajo la influencia de *E. deglupta* y *T. ivorensis* comparado con pleno sol Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

VARIABLES RESPUESTA	<i>E. deglupta</i>	<i>T. ivorensis</i>	Pleno sol	Pr > F
Largo total de bandolas (cm)	33.2 ± 0.79	33.9 ± 0.69	35.3 ± 0.64	0.5927
Largo lignificado de bandolas (cm)	23.7 ± 0.80	24.7 ± 0.72	27.6 ± 0.69	0.0691
Largo sin lignificar de bandolas (cm)	9.5 ± 0.33	9.2 ± 0.34	7.7 ± 0.26	0.3602
Nudos totales por bandolas	17.4 ± 0.85	16.2 ± 0.65	24.1 ± 1.14	0.0503
Número de Secundarias	1 ± 0.08	0.8 ± 0.08	2 ± 0.15	0.0122
Número de hojas por bandola	11.5 ± 0.58	10.4 ± 0.47	12.1 ± 0.65	0.5649
Frutos totales por bandola	5.2 ± 0.62	4.8 ± 0.50	12.1 ± 0.87	0.0008
Numero de frutos viejos por bandola	3.2 ± 0.38	3.2 ± 0.34	6.5 ± 0.48	0.0039
Número de frutos medios por bandola	1.1 ± 0.16	0.7 ± 0.09	2.3 ± 0.23	0.0054
Número de frutos nuevos por bandola	0.9 ± 0.14	0.9 ± 0.13	3.3 ± 0.31	0.0022
Área foliar por bandola (cm ²)	349.7 ± 17.34	336.6 ± 14.90	281.2 ± 15.72	0.3559
Largo promedio de la hoja (cm)	9.6 ± 0.07	9.8 ± 0.08	8.5 ± 0.07	0.0758
Ancho promedio de la hoja (cm)	4.2 ± 0.04	4.4 ± 0.04	3.7 ± 0.04	0.0779

El café a pleno sol, presenta un mayor número de nudos totales por bandola con respecto al café asociado con maderables, los cuales no presentan diferencias estadísticas significativas entre ellos. De igual manera, el café a pleno sol presenta mayor número de frutos totales, viejos, medios y nuevos por bandola con respecto al café asociado con los maderables. Sin embargo, aunque en pleno sol se presenta significativamente un mayor número de secundarias, el número de hojas y el área foliar no presenta diferencias estadísticas. Por otro lado, el promedio de largo y ancho de las

hojas es mayor en café bajo sombra de los árboles maderables con un nivel de significancia de $p < 0.0758$ y $p < 0.0779$ respectivamente.

4.11 Interacción entre estrato y árboles sobre variables de arquitectura y producción del café

El análisis de varianza detectó diferencias estadísticas significativas en todas las variables evaluadas a nivel de estratos (Cuadro 9). El efecto fue muy marcado en el largo total de la bandola, el largo lignificado de las bandolas, el largo sin lignificar de las bandolas y el número de nudos totales.

Cuadro 9. Diferencias encontradas entre estratos de plantas de café "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables respuesta	Estrato			
	Superior	Medio Superior	Medio Inferior	Inferior
Largo total de bandolas (cm)	23.5d ± 0.74	30.8c ± 0.46	37.3b ± 0.67	49.1a ± 0.91
Largo lignificado de bandolas (cm)	8.7d ± 0.67	22.3c ± 0.39	32.5b ± 0.55	43.9a ± 0.84
Largo sin lignificar de bandolas (cm)	14.8a ± 0.29	8.5b ± 0.29	4.8c ± 0.28	5.2c ± 0.37
Nudos totales por bandola	8c ± 0.15	13c ± 0.34	20b ± 0.66	43a ± 1.89
Número de Secundarias	0c ± 0.01	0c ± 0.05	2b ± 0.12	3a ± 0.23
Número de hojas por bandola	8c ± 0.19	7c ± 0.28	11b ± 0.55	22a ± 1.23
Frutos totales por bandola	2b ± 0.21	9a ± 0.70	9a ± 0.93	8a ± 1.27
Numero de frutos viejos por bandola	1b ± 0.12	6a ± 0.41	6a ± 0.58	5a ± 0.72
Número de frutos medios por bandola	0c ± 0.08	2a ± 0.26	2ab ± 0.23	1b ± 0.23
Número de frutos nuevos por bandola	1b ± 0.08	2a ± 0.19	2a ± 0.27	2a ± 0.44
Área foliar por bandola (cm ²)	269.2b ± 8.88	217.7b ± 8.93	272.1b ± 15.85	567.8a ± 33.50
Largo promedio (cm)	10.1a ± 0.08	9.3a ± 0.09	8.5b ± 0.10	8.8b ± 0.09
Ancho promedio (cm)	4.5a ± 0.04	4.0a ± 0.04	3.7b ± 0.05	3.8b ± 0.04

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea no son significativamente diferentes

(Duncan, $p < 0.05$).

Se puede observar que el estrato inferior presenta un mayor número nudos totales, número de ramas secundarias, número de hojas y el área foliar (Cuadro 9). Por otro lado, los estratos superiores presenta un largo y ancho promedio de hojas mayor con respecto a los otros estratos.

La interacción tipo de sombra por estrato afectó significativamente el promedio del número de frutos medios por bandolas ($p < 0.0383$), número de secundarias ($p < 0.0013$) y longitud de la parte sin lignificar ($p < 0.0509$). Las mayores diferencias se presentan entre las plantas de café asociado a pleno sol y el café asociado con los árboles maderables. En promedio, en el estrato superior de cafetos bajo *T. ivorensis* y *E. deglupta* presentan un largo mayor de la parte sin lignificada comparada con café plantado a pleno sol ($p < 0.0001$), lo que incita a pensar que bajo pleno sol se tiene una lignificación más rápida del tejido (Figura 20A).

El número de secundarias de plantas de café bajo pleno sol presenta en el estrato inferior un mayor promedio con respecto a plantas bajo maderables ($p < 0.0001$) (Figura 20B). Se puede observar que la cantidad de ramas secundarias bajo maderables no presenta diferencias entre el estrato inferior de café asociado bajo maderables y el estrato medio inferior de café asociado con pleno sol, lo que indica un menor desarrollo de secundarias en el estrato inferior para plantas bajo maderables, que presenta un 55% y 36% con respecto a plantas bajo pleno sol del estrato inferior.

El número de frutos medios bajo la influencia de los maderables como bajo pleno sol no presenta una diferencia estadística en el estrato superior e inferior, lo que indica un patrón similar de fructificación en estos estratos. Las diferencias se presentan entre el estrato medio superior y medio inferior de las plantas bajo maderables y pleno sol (Figura 20C). Esto indica que el efecto mas marcado se presenta en los estratos intermedios, que es donde se presenta un desarrollo de frutos mayor.

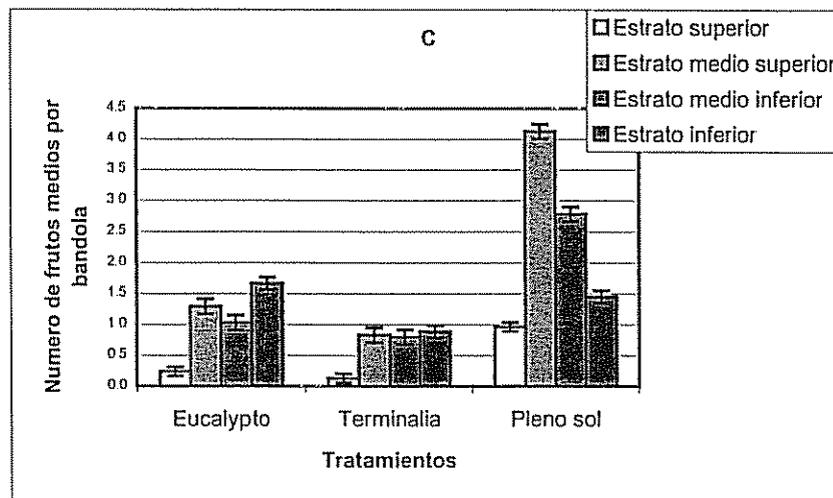
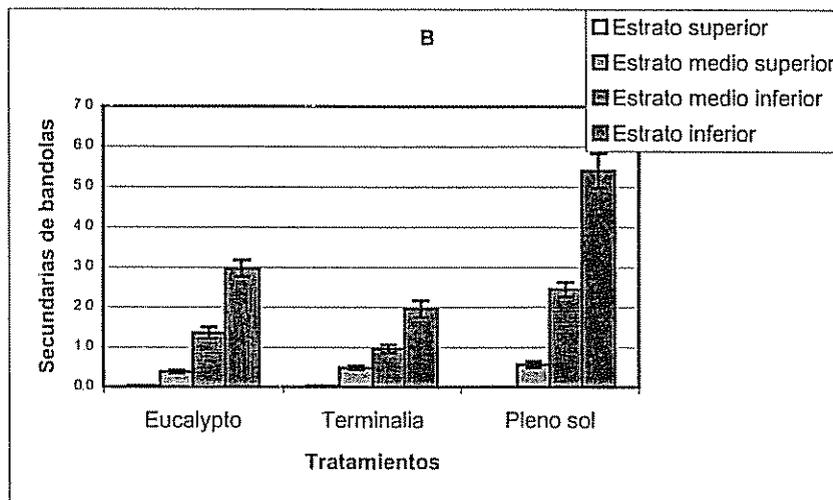
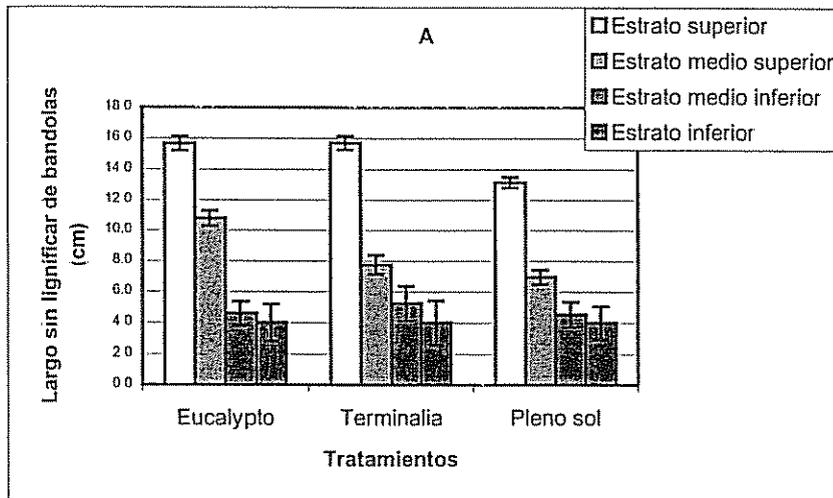


Figura 20. Efecto de los árboles sobre el número de frutos medios por bandolas, número de secundarias y longitud de la parte sin lignificar, en diferentes estratos de café. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

4.12 Interacción entre época de crecimiento, árboles y estratos sobre arquitectura y producción del café

El análisis de varianza detectó diferencias significativas ($p < 0.0001$) para todas las variables entre las épocas. Se observa un efecto marcado en el largo total, largo de la parte lignificada (debido al crecimiento de la bandola), frutos totales, frutos medios y frutos nuevos (Cuadro 10).

Cuadro 10. Diferencias de las variables de crecimiento de plantas de café encontradas entre las diferentes épocas del año, en plantas de café "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

Variables respuesta	Época seca	Época Lluviosa I	Época Lluviosa II
Largo total de bandolas (cm)	31.1c ± 0.66	36.7b ± 0.79	37.7a ± 0.63
Largo lignificado de bandolas (cm)	23.5c ± 0.74	27.8b ± 0.80	29.2a ± 0.65
Largo sin lignificar de bandolas (cm)	7.5b ± 0.26	8.9a ± 0.30	8.6a ± 0.37
Nudos totales por bandola	16.0b ± 0.74	22.8a ± 0.99	23.5a ± 1.03
Número de Secundarias	1.2b ± 0.11	1.7a ± 0.12	1.2b ± 0.11
Número de hojas por bandola	10.1b ± 0.52	12.7a ± 0.57	12.8a ± 0.64
Frutos totales por bandola	0c ± 0.05	12.3a ± 0.92	9.2b ± 0.74
Número de frutos viejos por bandola	0b ± 0.00	5.9a ± 0.47	6.7a ± 0.52
Número de frutos medios por bandola	0c ± 0.00	2.7a ± 0.24	1.4b ± 0.18
Número de frutos nuevos por bandola	0c ± 0.05	3.8a ± 0.33	1.1b ± 0.15
Área foliar por bandola (cm ²)	288.0b ± 15.00	340.6a ± 15.17	366.4a ± 18.00

Nota: Promedios con la misma letra en misma línea no son significativamente diferentes (Duncan, $p < 0.05$).

Las variables largo de la bandola sin lignificar, nudos totales, número de hojas, número de frutos viejos y área foliar, no presentaron diferencias entre las épocas de inicio de las lluvias y el período de desarrollo de frutos. Se puede notar que estas variables, excluyendo el número de frutos viejos, están relacionadas con el crecimiento vegetativo, lo que indica que el desarrollo vegetativo es accionado por el inicio de las lluvias, debido a una alta disponibilidad de agua, mientras en la época de desarrollo de frutos el crecimiento es disminuido probablemente por el crecimiento de frutos.

La interacción época por tipo de sombra mostró ser significativa para las variables longitud de la parte sin lignificar, frutos totales, frutos viejos, frutos nuevos, área foliar ($p < 0.0001$). Además, el largo promedio de las hojas ($p < 0.0127$), el ancho promedio de las hojas ($p < 0.0457$), número de hojas ($p < 0.0197$) y largo total promedio de la bandola ($p < 0.0610$).

En el inicio de la época lluviosa y en la época de mayor desarrollo de frutos, el café bajo *T. ivorensis* y *E. deglupta* no se presentó diferencias estadísticas en cuanto al número de frutos, sin embargo las plantas bajo pleno sol presentaron un número de frutos significativamente mayor ($p < 0.0001$) en estas dos épocas. Se puede notar que el largo promedio de las bandolas aumentó con el tiempo, sin embargo en plantas de café bajo *E. deglupta* y pleno sol, no se presentan diferencias entre el inicio de la época lluviosa y la época de crecimiento de frutos. En cambio plantas bajo *T. ivorensis* presentan un mayor largo de bandolas en la última medición, lo que indica que continúa su crecimiento a diferencia de plantas bajo los otros sistemas; que no continúan su crecimiento en la última época de medición (Figura 21 A, B).

En la época seca bajo *T. ivorensis*, se presentó un menor largo de la parte sin lignificar de la bandola (0.0003). En el inicio de la época lluviosa y de desarrollo de frutos, el crecimiento anual fue significativamente menor ($p < 0.0001$), en plantas bajo pleno sol (Figura 21C), lo que indica menor crecimiento bajo en esta época y una mayor lignificación del tejido. El área foliar siguió un patrón similar al que presentó el largo del crecimiento anual de la bandola, ya que en la época lluviosa y de desarrollo de frutos, el café a pleno sol mostró una área foliar significativamente menor ($p < 0.0048$ y 0.0001). El número de hojas en plantas de café bajo pleno sol disminuye en la época de mayor crecimiento de frutos, mientras en los sistemas asociados con *T. ivorensis* y *E. deglupta*, aumenta con una diferencia significativa ($p < 0.0632$) (Figura 21E).

El largo promedio de las hojas presenta diferencias entre las plantas de café asociadas a *T. ivorensis* y *E. deglupta* versus plantas de café bajo pleno sol (Figura 21F). Las plantas bajo *E. deglupta* y pleno sol mantienen un mismo promedio de largo de la hoja durante todo el periodo, mientras las plantas bajo *T. ivorensis* presentaron diferencias entre la época seca y las dos épocas subsiguientes, posiblemente por una respuesta a la menor disponibilidad de RAFA causada por el rebrote de los árboles de sombra.

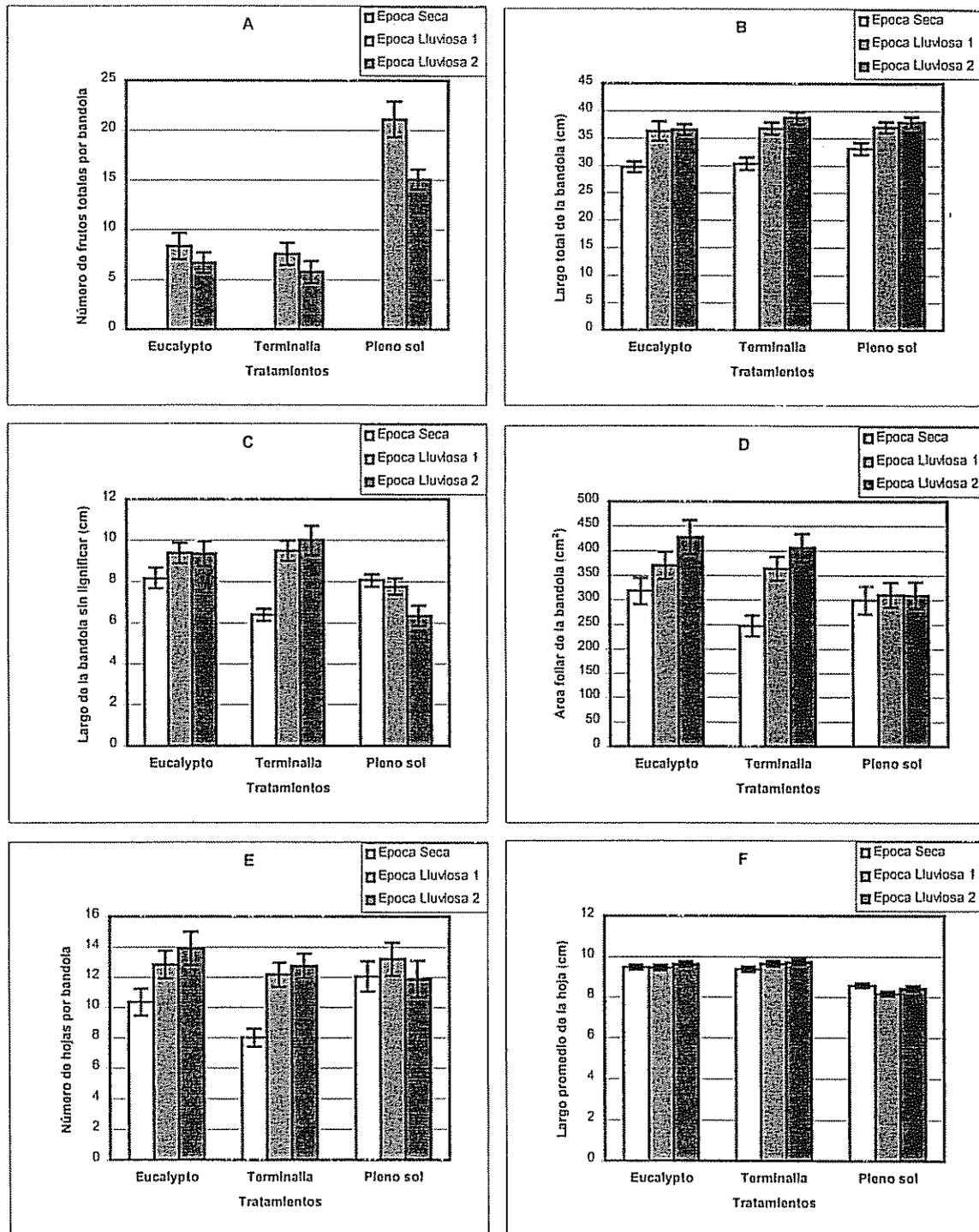


Figura 21. Efecto del tipo de sombra sobre el número de frutos totales por bandola (A), longitud total de la bandola (B), longitud de la bandola sin lignificar (C), área foliar (D), número de hojas por bandola (E) y largo promedio de hojas de plantas de café (F), en diferentes épocas. Finca "Verde Vigor", Pérez Zeledón, Costa Rica.

5. DISCUSIÓN

5.1 Componente maderable del sistema

5.1.1 Crecimiento de las especies maderables

Bajo las condiciones del estudio, se muestra que *T. ivorensis* tiene una tasa de crecimiento mas alta que *E. deglupta*, ya que presentó los mayores diámetros y por lo tanto presenta una mayor área basal, aunque no se mostraron diferencias marcadas de alturas. En estudios con linderos maderables, Kapp *et al.* (1997) reportan altas tasas de crecimiento para las especies *E. deglupta* y *T. ivorensis*, en comparación con otras especies como *Cordia alliodora*, *Acacia mangniun* y *Tectona grandis*. Méndez *et al.* (1998) reportan crecimientos más altos de *E. degluta* en comparación con otras especies incluidas *T. ivorensis*, la cual mostró la segunda tasa de crecimiento mas alta a los seis años de edad. Sin embargo, estos autores mencionan un desarrollo de copas mas ancho por *T. ivorensis* en comparación con otras especies como *E. degluta* y *C. alliodora*, lo cual concuerda con los resultados de este estudio, en el cual la proyección de las copas de los árboles de *T. ivorensis* abarca el área teórica de influencia, ya que el diámetro de la copa promedio excede las distancias de plantación. Kapp *et al.* (1997) mencionan por otro lado que aunque *E. deglupta* desarrolla una copa amplia, se debe tomar en cuenta que la copa desarrollada no es densa con respecto a otras especies, tales como *T. ivorensis*, debido a que produce ramas en verticilos horizontales y que sus hojas se concentran al final de las ramitas, como sucede en otras especies de *Terminalia*, como *T. amazonia* y *T. lucida* (Nichols, 1994). Las mayores tasas de crecimiento de *T. ivorensis* podrían representar un mayor nivel de competencia para el café asociado. Tavares *et al.* (1999), afirman que esta especie según agricultores presenta un alto grado de sombreadamiento y son necesarias podas a edades más tempranas.

5.1.2 Disponibilidad de RAFA

La época del año ejerce una influencia significativa en la disponibilidad de luz para las plantas de café, tanto por los cambios en la nubosidad, como por los cambios fenológicos que presentan los árboles de sombra. Bajos las condiciones de este estudio, *E. deglupta* disminuye en 10% la disponibilidad de RAFA total en la época lluviosa con respecto a la época seca (70 y 60% del pleno sol, respectivamente),

mientras *T. ivorensis* muestra una gran reducción de la disponibilidad de RAFA de 63% en la época seca a 28% en la época lluviosa. Aunque el desarrollo de copas es mayor en *T. ivorensis* se nota que los porcentajes de RAFA en la época seca muestran una diferencia del 7% entre las dos especies maderables, mientras en la época lluviosa las diferencias son de 22% del total de la RAFA de pleno sol.

La estrecha diferencia de porcentaje de RAFA en la época seca, está asociado con la pérdida de follaje de *T. ivorensis* (mencionado también por Tavares *et al.* (1999), para *T. amazonia*), mientras en la época lluviosa se presenta la recuperación del follaje denso, que disminuye drásticamente la disponibilidad de RAFA, por la mayor proyección de la copa. De esta forma en la época lluviosa, existe una gran competencia por luz en las plantas bajo *T. ivorensis*. Mientras *E. deglupta* proporciona una sombra regular, a lo largo de año con una disponibilidad entre 60 y 70%. Según Muschler (1999), este tipo de características es deseable en árboles de sombra para cafetales. Tavares *et al.* (1999) mencionan que *E. deglupta* es una especie muy plantada por los agricultores debido a rápido crecimiento y densidad de sombra adecuada relacionada a su bajo crecimiento lateral y poca densidad de follaje.

5.1.3 Humedad del suelo y conductividad estomática de árboles

Las mediciones de humedad del suelo en condiciones del estudio mostró que en la época seca, se presenta una disminución significativa bajo *T. ivorensis*. La especie *T. ivorensis* muestra tener significativamente un mayor consumo de agua en la época seca comparado con *E. deglupta*. Esto puede estar relacionado con las altas tasas de crecimiento y mayor proyección de copas y follaje. A pesar que *T. ivorensis* pierde su follaje a lo largo de la época seca, puede disminuir la disponibilidad de agua por medio de la transpiración, durante el periodo final de las lluvias y el comienzo de la estación seca, cuando esta especie aun conserva su follaje. De acuerdo con Willey (1975), la cantidad de agua disponible para el cultivo en asociaciones con árboles es controversial, ya que se debe considerar que los árboles disminuyen la demanda evaporativa del ambiente, pero a la vez disminuyen la disponibilidad de agua del suelo por medio de la transpiración de su propio follaje. Este autor mencionó que árboles que pierden follaje en la época seca, pueden ser deseables para disminuir la competencia por agua en la época de mayor competencia, pero por otro lado se expone a la planta a

un mayor estrés por las altas temperaturas. Sin embargo en el presente estudio la disminución de la humedad del suelo pudo deberse antes de la pérdida del follaje.

La disminución de agua en el suelo puede ser explicada por las altas tasas de conductividad estomática, que en el caso de *T. ivorensis* no son reducidas en las horas del mediodía, como pasa en *E. deglupta*. El cierre estomático de *E. deglupta* puede deberse a una respuesta que presentan muchas plantas sometidas a estrés hídrico, donde las plantas conservan la mayor cantidad de agua a expensas de una reducción en la asimilación de CO₂ durante la hora de mayor radiación disponible (Tenhunen *et al.*, 1987). Bajo condiciones de estrés hídrico, se presenta una alta conductividad estomática en las horas de la mañana, cuando la demanda evaporativa del ambiente es menor, seguido de un cierre estomático en las horas del mediodía cuando la temperatura y diferencia de presión de vapor es mayor.

La especie *T. ivorensis* mostró una alta tasa de conductividad estomática a lo largo del día comparado con *E. deglupta*. Esto puede estar relacionado con un sistema radicular menos profundo de esta última especie como fue mencionado por Schaller *et al.* (1999), donde muestran que un sistema de raíces laterales muy superficiales, dentro de los primeros 30 cm de suelo. Por otro lado, el mayor consumo de agua de *T. ivorensis* puede relacionarse con su mayor diámetro basal, ya que según Calder (1998) existe una relación lineal entre la tasa de transpiración y el área de la sección basal para plantaciones de árboles relativamente jóvenes. Además, la relación entre el área basal y la transpiración es mayor que la relación que existe entre la transpiración y el índice de área foliar, posiblemente por que el área basal puede estar relacionada con la extensión de las raíces.

La competencia por agua no se registra para el caso de la época húmeda, donde no se encontró diferencias en humedad debido probablemente a un continuo reemplazo por las lluvias de la humedad consumida y que el valor de humedad alcanza su capacidad de campo (36% de humedad).

5.2 Influencia de los maderables sobre las variables microclimáticas y fisiológicas

Las temperaturas foliar y del aire, en todos los sistemas, son menores en la época lluviosa correspondiente a los meses de julio y agosto, con respecto a las otras épocas,

sin embargo las temperaturas alcanzadas durante todas las épocas son mayores que los valores de 18 a 22 °C mencionados como óptimos para la fotosíntesis de café (Kumar y Tieszen, 1976); ya que arriba de 24 °C se reduce significativamente la tasa de fotosíntesis (Nunes *et al.* 1968, Kumar y Tieszen, 1980a). Esto puede explicar las bajas tasas de fotosíntesis encontradas en el estudio (0.7 a 3.0 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ en las horas de la mañana), si se compara con los valores promedios de 7 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ y máximos de 14 $\mu\text{mol m}^{-2}\text{s}^{-1}$ reportados por Cannell (1985), lo cual puede significar que la temperatura en esta zona es la limitante principal para la producción de *Coffea arabica*.

Los maderables tienen una influencia muy marcada sobre las variables microclimáticas. Este efecto ha sido mencionado anteriormente por muchos autores (Barradas y Fanjul, 1986; Fernández y Muschler, 1999; Muschler, 1999); lo cual puede ser una ventaja para la fotosíntesis del café en esta zona. En general, la influencia de los árboles maderables en la temperatura se muestra a lo largo del año con promedios menores 1.4 y 2.8 °C bajo *E. degluta* y *T. ivorensis*, con respecto a pleno sol. Sin embargo, el efecto sobre la temperatura del aire y de la hoja tiene una influencia mayor en la época lluviosa, con diferencia hasta 3.2 °C en las horas del mediodía entre plantas asociadas con maderables y plantas en pleno sol.

En la época seca, la influencia de los árboles sobre la temperatura es menor; sobre todo bajo *T. ivorensis*, que no presenta, en las horas del mediodía, diferencias con respecto a plantas bajo pleno sol, debido a la pérdida de follaje. En esta época, la temperatura foliar puede superar 35 °C en las horas del mediodía en las plantas de café a pleno sol y asociadas con *T. ivorensis*, en comparación con plantas bajo *E. deglupta* que mantienen temperaturas de 2 °C debajo. Esto indica que el efecto de la sombra en esta época sobre la reducción de la temperatura tiene una influencia positiva más marcada sobre los procesos fisiológicos de la hoja (fotosíntesis y conductividad estomática), ya que en la época lluviosa se presentan menores niveles de RAFA debido a la nubosidad que podría incrementar la competencia por luz entre los árboles maderables y las plantas de café.

A nivel de hojas, la RAFA incidente en plantas a pleno sol tienen los promedios más altos. En la época seca, los valores de RAFA en las plantas bajo *T. ivorensis* muestran ser más altos que los valores encontrados en *E. deglupta*, pero en la época lluviosa se

presenta una reducción considerable por el desarrollo de follaje en el árbol de *T. ivorensis*. En promedio, los valores de RAFA a nivel de hojas en la época seca bajo pleno sol alcanzan $800 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas de la mañana y $900 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en las horas del mediodía. Mientras bajo los árboles de *T. ivorensis* y *E. deglupta*, al medio día en esta época, se presentaron valores de $700 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, respectivamente. Los valores presentados en los tres sistemas fueron por encima de los valores de RAFA saturante, que se mencionan en la literatura como óptimos. Para las hojas de sombra, como se esperaría en las plantas bajo maderables, la RAFA deseable es $300 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras para hojas de sol es $600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (Kumar y Tieszen, 1976; Cannell, 1985). Adicionalmente a valores por encima de la RAFA saturante, se presenta en esta época estrés hídrico, lo que podría significar que existe posiblemente fotoinhibición de la fotosíntesis (Matta y Maestri, 1997; Björkman y Powles, 1984).

En la época lluviosa, la disponibilidad de RAFA disminuye en todos los sistemas evaluados. Sin embargo en plantas asociadas con *T. ivorensis* se presentan valores muy bajos del orden de $200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, mientras en la tarde se presentan valores del orden de $40 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en promedio, muy cerca de 15 a $20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ reportados como el punto de compensación para la RAFA por Kumar y Tieszen (1980a). Eso significa que en esta época *T. ivorensis* somete a las plantas de café a bajos niveles de RAFA, lo que resulta que en las horas de la tarde se presenten valores negativos de fotosíntesis. Mientras los valores de RAFA bajo *E. deglupta* se mantiene en valores entre 400 y $500 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, en las dos épocas lluviosas a las horas de mayor intensidad, lo que significa que la reducción no es tan drástica comparada con la reducción bajo *T. ivorensis*, ya que los mínimos alcanzados en las horas de la tarde excede $100 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Las mayores tasas de fotosíntesis en las plantas bajo *E. deglupta* y pleno sol pueden ser explicadas por un mayor disponibilidad de RAFA por las correlaciones positivas que se presentan entre la RAFA y la fotosíntesis. Al parecer la mayor temperatura en pleno sol no presenta una reducción drástica de la fotosíntesis en las hojas de café, como puede verse en las bajas correlaciones entre la fotosíntesis y la temperatura foliar y del aire. Aunque en la época seca en las horas de la mañana y en las horas del mediodía se presentan correlaciones negativas entre estas variables, esto puede estar relacionado con un mayor cierre estomático de las hojas, debido a la correlación

negativa entre la temperatura de la hoja y la conductividad estomática. Sin embargo en las horas de la mañana, la plantas bajo pleno sol presenta una tasa mayor por la alta disponibilidad de RAFA, en las horas de menor temperatura y diferencia de presión de vapor, mientras en las horas del mediodía y de la tarde disminuye significativamente, debido al cierre estomático que se presenta con respecto a las plantas asociadas con *E. deglupta*.

Se puede notar que bajo *T. ivorensis*, los mayores promedios de fotosíntesis se presentan en las horas del mediodía, ya que en esta hora se presenta las mayores cantidades de RAFA, mientras son mantenidas temperaturas menos altas. Un efecto negativo del alto nivel de sombra bajo *T. ivorensis* se presenta cuando las plantas después de estar a bajos niveles de RAFA, son expuestas a niveles mayores por la pérdida de follaje del árbol de sombra en la época seca. Esto puede causar que las hojas de café a bajo *T. ivorensis* se adapten a altos niveles de sombra, y al ser expuestas a altos niveles de luz presenten daño del Fotosistema II, y en combinación con estrés hídrico se presenta fotoinhibición (Matta y Maestri, 1997; Björkman y Powles, 1984; Matta *et al.*, 1997).

La influencia de los árboles en la conductividad estomática (gs), mostró un efecto más marcado en la época seca, donde plantas asociadas bajo *E. deglupta* presentaron los mayores valores de gs. Esto puede estar asociado a las altas temperaturas encontradas en esta época en plantas asociadas con *T. ivorensis* y pleno sol (Wormer, 1965). Aunque *E. deglupta* muestra una ligera influencia en gs, se muestra en las plantas un cierre estomático severo en las horas del mediodía. Este cierre estomático ha sido observado por muchos autores (Alvim y Vais, 1953; Nutman, 1937; Kumar, 1979; Gutiérrez *et al.*, 1994), asociado a un aumento en la temperatura y diferencia de presión de vapor.

En la época lluviosa se observó un aumento en la conductividad estomática de las plantas de café bajo todos los sistemas, debido al aumento de la humedad en el suelo y menor temperatura foliar. Wormer (1965) encontró una alta correlación entre la humedad del suelo y temperatura foliar con la apertura estomática en plantas de café, lo que puede explica la mayor conductividad estomática en la época lluviosa. Sin embargo, la correlación entre la conductividad estomática y la temperatura foliar es

menos negativa en la época seca ($r=-0.13$), con respecto a la época lluviosa ($r=-0.48$). Eso indica una influencia mayor de la temperatura sobre la conductividad estomática en la época lluviosa; mientras en la época seca la mayor influencia proviene del efecto de la baja humedad del suelo.

Las plantas bajo *T. ivorensis* muestran una alta conductividad estomática en el inicio de la época lluviosa (época lluviosa 1), la cual sin embargo se reduce en la subsiguiente época (época lluviosa 2), posiblemente por la reducción de la RAFA, ya que según Sarkley *et al.* (1987), los estomas responden a la luz por la reducción del CO_2 interno debido a la fotosíntesis. Aunque la correlación entre la g_s y la RAFA es baja, se muestra una alta correlación de la RAFA y la fotosíntesis en las tres épocas; a su vez la fotosíntesis muestra una correlación negativa con el CO_2 interno. Gutierrez y Meinzer (1994) encontraron una baja relación entre la g_s y la fotosíntesis en hojas de sombra, pero en el caso de este estudio se muestran correlaciones medias ($r= 0.25-0.37$) entre la g_s y la fotosíntesis, lo que puede indicar que las bajas tasas de g_s en la última época de medición (época lluviosa 2), se deben a bajas tasas fotosíntesis y RAFA.

5.3 Efecto de los maderables sobre variables vegetativas y productivas

El efecto mayor que se presenta en condiciones de sombra es la reducción de la carga de frutos, reportado anteriormente por autores como Kumar (1979) o Cannell (1985, 1972). Plantas en pleno sol muestran una lignificación más acentuada a nivel de bandolas, en relación con plantas bajo los maderables, lo cual conlleva a una mayor producción de flores, dado que depende de la cantidad de tejido leñoso (Renna *et al.*, 1994).

Aunque el largo total de las bandolas muestra una diferencia significativa entre las plantas asociadas con maderables y las plantas de pleno sol, parece ser que en la época de mayor desarrollo de frutos (época lluviosa 2), se encontró una disminución de la parte vegetativa en crecimiento que fue medida como la proporción de la bandola no lignificada. Posiblemente este efecto puede estar relacionada con una competencia por asimilados entre los frutos en desarrollo y las partes vegetativas en crecimiento. Este hecho fue demostrado por Cannell (1971 y 1974) y Vaast *et al.* (2002), donde los frutos ejercen una fuerte competencia por asimilados con las partes vegetativas.

Las plantas de café bajo pleno sol presenta una alta carga de frutos, lo que puede explicar las tasas altas de fotosíntesis, ya que según Cannell (1970 y 1972) la alta presencia de frutos induce una mayor tasa de fotosíntesis a las partes productivas de la planta. Esto también puede explicar la diferencia entre los estratos sobre la fotosíntesis, g_s y transpiración. En este estudio, se puede observar que la fotosíntesis presenta los valores más bajos en el estrato superior con la menor carga de frutos, la conductividad estomática y la transpiración presentan los mayores en los estratos con las mayores carga de frutos. Las diferencias en la fotosíntesis y g_s , no pueden ser explicadas por diferencias en la temperatura foliar, ya que las menores temperaturas se encuentran en el estrato superior que no presenta carga de frutos.

Los árboles maderables no tuvieron efecto en el área foliar de las plantas de café. Eso es debido posiblemente a un mayor desarrollo de ramas secundarias en los estratos inferiores de las plantas bajo pleno sol, lo que se puede observar en el aumento en el número de nudos totales. Por otro lado, ese aumento de las ramas secundarias en pleno sol es compensado en las plantas bajo maderables con un largo y ancho de hojas promedio mayor en relación con café plantado a pleno sol. Esto es probablemente una estrategia para optimizar la intercepción de luz (Taiz y Zeiger, 1998); además la vida de hojas es más larga, con 8 a 10 meses bajo pleno sol y 12 a 14 meses bajo sombra Vaast *et al.* (2002). Sin embargo, en la época de mayor desarrollo de frutos en este estudio se puede observar la disminución del número de hojas por bandola en las plantas bajo pleno sol, con respecto a plantas bajo *E. deglupta*.

La competencia entre los frutos y la parte vegetativa de las plantas de café bajo pleno sol en la época de desarrollo de frutos se reflejó también en la reducción de la parte sin lignificar de las bandolas, que representa el crecimiento anual de las bandolas. Este efecto también se reflejó en el área foliar de las plantas bajo plenos, la cual es significativamente menor con respecto a los otros sistemas en la época de crecimiento frutos. Esto indica una alta competencia entre frutos y la partes vegetativas de las plantas bajo pleno sol, lo que puede representar una disminución del crecimiento que producirá la cosecha posterior, lo que puede originar un ciclo de producción bienal (Cannell y Huxley, 1970; Cannell, 1975).

6. CONCLUSIONES

6.1 Componente maderable del sistema

El crecimiento de *T. ivorensis* en dap, área basal, diámetro y proyección de copas fue mayor que en *E. deglupta* en el presente estudio; lo que representa que fue más competitivo por RAFA para las plantas de café.

En la época seca, la RAFA incidente a nivel de parcela mostró una diferencia de solo 7% entre *E. deglupta* y *T. ivorensis*, a pesar que *T. ivorensis* presenta una proyección de copas 85% mayor. Esto es debido a la pérdida de follaje en esta época seca por *T. ivorensis*.

En la época lluviosa, la RAFA incidente fue 32% mayor bajo *E. deglupta* con respecto a *T. ivorensis*, debido probablemente a la arquitectura del árbol y la presencia de follaje.

En la época seca, la humedad del suelo bajo *T. ivorensis* (21%) presentó una reducción significativa con respecto a *E. deglupta* (24%) y café bajo pleno sol (24.6%); eso significa una menor disponibilidad de agua para las plantas de café bajo esta especie. En la época lluviosa, no se presentan diferencias en términos de disponibilidad de agua entre los diferentes sistemas.

La especie *T. ivorensis* presenta mayor conductividad estomática en las horas del mediodía y tarde, en comparación con *E. deglupta*. Eso explica una mayor transpiración de esta especie y puede explicar la menor humedad del suelo durante la época seca en comparación con *E. deglupta* y pleno sol.

6.2 Influencia de los maderables sobre las variables microclimáticas y fisiológicas medidas en café

Los árboles tienen una influencia significativa en las variables microclimáticas medidas a nivel de hojas tales como la RAFA, temperatura foliar y del aire. La RAFA a nivel de hojas en las plantas de café es reducida a 55% por *E. deglupta* y a 36% por *T. ivorensis* con respecto a pleno sol. La temperatura foliar y del aire son 1.4 y 2.8 °C menor bajo *E. deglupta* y *T. ivorensis* respectivamente, comparado con pleno sol.

En la época seca, la temperatura foliar y del aire, bajo *T. ivorensis* fueron muy similares a las temperaturas alcanzadas por las plantas bajo pleno sol. Mientras los valores de RAFA no presentaron diferencias entre las plantas bajo *T. ivorensis* y *E. deglupta*, en esta época.

Las temperaturas del aire y foliar encontradas en el estudio son mucho mayores a las reportadas en la literatura como óptimas para la fotosíntesis de café. Esto puede explicar las bajas tasas de fotosíntesis con promedios de 2.28, 1.99 y 0.80 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, para café bajo pleno sol, *E. deglupta* y *T. ivorensis*, respectivamente; estos valores son muy inferiores a las tasas 7 a 12 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ reportadas en la literatura (Cannell, 1985).

Las épocas del año parecen ser el factor más importante que influyen la fotosíntesis y la conductividad estomática, asociado con el estrés hídrico que se presenta en la época seca. Sin embargo, el segundo factor de importancia es la hora del día, asociado con el incremento de la temperatura.

La conductividad estomática en la época seca presenta los mayores valores bajo *E. deglupta*, asociado en esta época con la menor temperatura foliar. Mientras en el inicio de la época lluviosa las plantas bajo *T. ivorensis* presentan las gs más altas con respecto a los otros sistemas. Sin embargo en la época de crecimiento de frutos (época lluviosa 2), las plantas bajo *T. ivorensis* presenta las gs menores asociadas a los bajos valores de RAFA.

La asimilación neta de CO_2 muestra ser mayor bajo *E. deglupta* y pleno sol, comparado con *T. ivorensis*, debido a una menor RAFA incidente en las hojas bajo *T. ivorensis*. En la época lluviosa, los valores de RAFA bajo *T. ivorensis* alcanzan valores de 40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ que son cerca de los valores del punto de compensación encontrados en la literatura, por lo que puede explicar las tasas de asimilación negativa de hojas de café bajo este tipo de sombra en la tarde.

6.3 Efecto de los maderables sobre variables vegetativas y productivas

Las plantas asociadas con los maderables presentan una reducción de la carga de frutos, ya que en pleno sol el número de frutos es 200% mayor. Plantas en pleno sol muestran una lignificación más acentuada a nivel de bandolas, probablemente por una traslocación de asimilados de los tejidos a los frutos.

En la época de crecimiento de frutos, las plantas bajo pleno sol muestran una disminución de la tasa de crecimiento de la parte vegetativa. Posiblemente, este efecto puede estar relacionada con una competencia por asimilados entre los frutos en desarrollo y las partes vegetativas en crecimiento. Al contrario el crecimiento vegetativo es continuo en las plantas asociadas a *T. ivorensis* y *E. deglupta* debido a una menor carga de frutos.

Las plantas bajo maderables presentan un largo y ancho de hojas promedio mayor en relación con café plantado a pleno sol. Aunque los árboles maderables no tuvieron efecto en el área foliar de las plantas de café, posiblemente debido a un mayor desarrollo de ramas secundarias en las plantas de pleno sol.

La mayor carga de frutos en plantas de café bajo pleno sol (15 frutos bandola⁻¹) ejerce una alta demanda de asimilados que puede explicar las tasas más altas de fotosíntesis bajo este sistema, como una estrategia de compensación, a pesar de las altas temperaturas.

El sitio en este estudio no es óptimo para el desarrollo del café. A pesar de que los maderables ejercen una influencia benéfica al disminuir la temperatura de las hojas, sin embargo no es suficiente para el aumento de la tasa de asimilación.

En condiciones subóptimas del estudio (baja altitud, alta temperatura y un largo periodo seco), *E. deglupta* parece ser una especie más deseable que *T. ivorensis*, por presentar un nivel de sombra entre 60 a 70% a lo largo del año y menor competencia por agua en el periodo seco; características deben ser utilizadas en sistemas agroforestales con café.

7. RECOMENDACIONES

Se recomienda utilizar en sistemas agroforestales con café árboles que transmitan a las cafetos un 60 a 70% de RAFA del pleno sol a lo largo del año, sin la pérdida de follaje en la época seca y que a la vez mantengan bajas tasas de conductividad estomática, como se presenta en *E. deglupta* en este estudio.

Diseñar un sistema de raleo y podas de los árboles de *T. ivorensis* a partir del tercer año, cuando existe un roce de copas en sistemas agroforestales donde esta especie es plantada.

Estudiar la influencia de la fertilización en el comportamiento productivo de plantas de café bajo los sistemas estudiados.

Incluir en estudios el uso de especies nativas de rápido y lento crecimiento en sistemas agroforestales, ya que una menor tasa de crecimiento puede implicar menor competencia por luz, agua y nutrientes.

BIBLIOGRAFIA

- Aguilar, AC. 2000. Respuesta del café asociado con *Eucaliptus deglupta* o *Terminalia ivorensis* e implicaciones metodológicas para evaluar la interacción café-maderables. Thesis de M.Sc. Turrialba, Costa Rica. Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. 66p.
- Alvim, PT; Havis, JR. 1953. An improved infiltration series for studying stomatal opening as illustrated with coffee. *Plant Physiology* 29: 97-98.
- Alvim, PT. 1958. Estímulo de la floración y fructificación del cafeto por aspersiones con ácido giberélico. *Turrialba* 8 (2): 64-72.
- Alvim, PT. 1973. Factors affecting flowering of coffee. *Journal of Plantations Crops* 1(1/2): 37-43.
- Alvim, PT. 1977. Factors affecting flowering of coffee. *Journal of Coffee Research* 7(1): 15-25.
- ✓ Anderson, L; Sinclair, F. 1998. Interacciones ecológicas en los sistemas agroforestales. *In: F, Jiménez y A, Vargas(eds).Apuntes de clase del curso corto: Sistemas agroforestales. Proyecto agroforestal CATIE/GTZ (Serie técnica. Manual Técnico/ CATIE; No. 32). pp15-84.*
- Barradas, VL; Fanjul, L. 1986. Microclimatic characterization of shaded and open-grown coffee (*Coffea arabica*) plantations in Mexico. *Agricultural and Forest Meteorology* 38: 101-112.
- Barros, RS; Maestri, M; Moreira, RC. 1981. Sources of assimilates for expanding flower buds of coffee. *Turrialba* 32(4): 371-377.
- Barros, RS; Maestri, M; Coons, MP. 1978. The physiology of flowering in coffee: a review. *Journal of Coffee Research* 8: 29-73.
- Beer, J. 1987. Advantages, disadvantages and desirable characteristics of shade trees for coffee, cocoa and tea. *Agroforestry Systems* 5: 3-13.
- Björkman, O; Powlws, SB. 1984. Inhibition of photosynthetic reactions under water stress: interaction with light level. *Planta* 161:490-504.
- ✓ Bond, BJ; Kavanagh, KL. 1999. Stomatal behavior of four woody species in relation to leaf-specific hydraulic conductance and threshold water potential. *Tree Physiology* 19: 503-510.
- ✓ Caemmerer, S; Farquhar; GD. 18981. Some relationships between the biochemistry of photosynthesis and the gas exchange level of leaves. *Planta* 153: 376-387.

- Calder, IR. 1998. Water use by forest, limits and control. *Tree Physiology* 18: 625-631.
- Cannell, MGR. 1972. Primary production, fruit production and assimilate partition in arabica coffee: a review. In *Coffee research foundation Kenya, Annual report*. 6-24 p.
- Cannell, MGR. 1971. Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Experimental Agriculture* 7: 63-74.
- Cannell, MGR. 1970. Production and distribution of dry matter in trees of *Coffea arabica* L. in Kenya as affected by seasonal climatic differences and presence of fruits. *Annals Applied Biology* 68: 99-120.
- Cannell, MGR. 1974. Factors affecting Arabica coffee bean size in Kenya. *Journal Horticultural Science* 49: 65-77.
- Cannell, MRG. 1975. Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. *Journal of Coffee Research* 5: 7-20.
- Cannell, MGR. 1985. Physiology of the coffee crop. In: Clifford, NM; Willson, KC (eds), *Coffee: Botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Croom, Helm, London, pp. 108-134.
- Cannell, MRG; Huxley; PA. 1970. Seasonal differences in the pattern of assimilate movement in branches of *Coffea arabica* L. *Annals Applied Biology* 64: 345-357.
- Da Matta, FM; Maestri, M; Barros, RS; Regazzi, AJ. 1993. Water relations of coffee leaves (*Coffea arabica* and *C. canephora*) in response to drought. *Journal of Horticultural Science* 68 (5): 741-746.
- Da Matta; FM; Maestri, M. 1997. Photoinhibition and recovery of photosynthesis in *Coffea arabica* and *C. canephora*. *Photosynthetica* 34 (3): 439-446.
- Da Matta, FM; Maestri, M; Barros, RS. 1997. Photosynthetic performance of two coffee species under drought. *Photosynthetica* 34 (2): 257-264.
- Farquhar, GD; Caemmerer, SV; Berry, JA. 1980. A biochemical model of photosynthetic CO₂ assimilation in leaves of C₃ species. *Planta* 149: 78-90.
- Fernández, CF; Muschler, RG. 1999. Aspectos de la sostenibilidad de los sistemas de cultivo de café en América Central. In : *Desafíos de la Caficultura Centroamericana*, CIRAD-PROMECAFE-IICA (Eds) . Pp 69-96.
- Fisher, NM; Browing, G. 1979. Some effects of irrigation and plant density on the water relations of high density coffee (*Coffea arabica*) in Kenya. *Journal of Horticultural Science* 54 (1): 13-22.

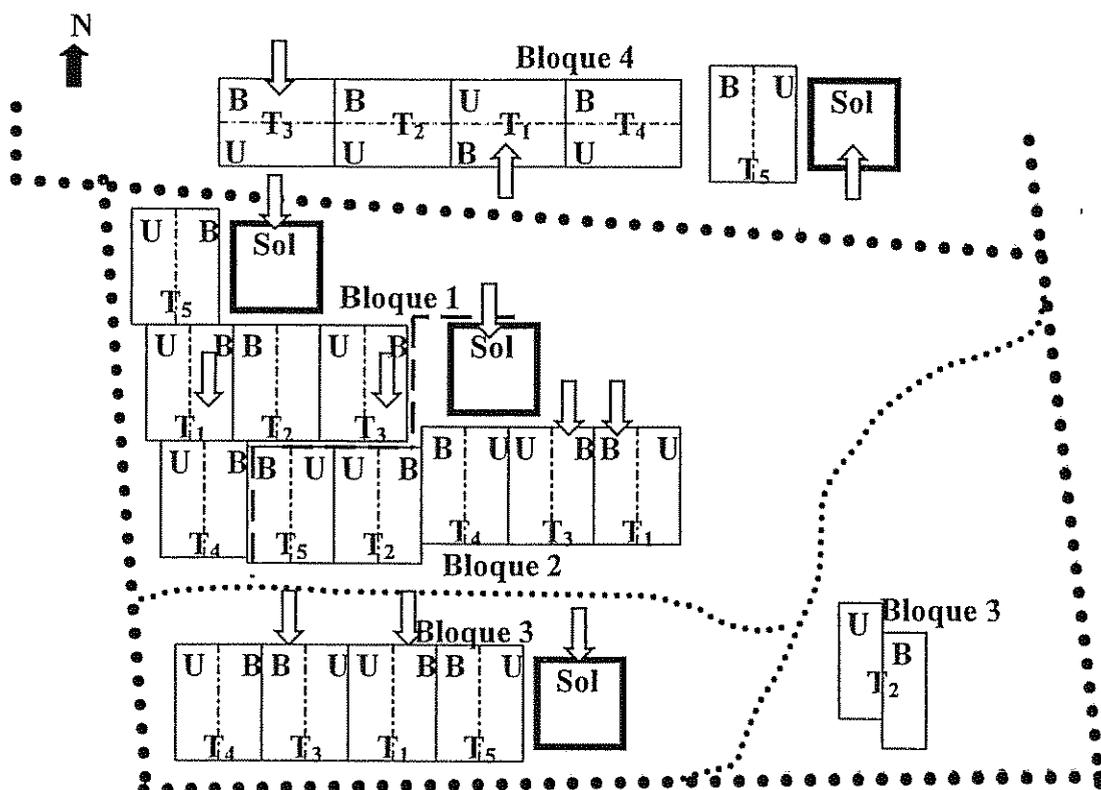
- Fournier, LA. 1988. El cultivo del café (*Coffea arabica* L.) al sol o a la sombra: un enfoque agronómico y eco fisiológico. *Agronomía Costarricense* 12(1): 131-146.
- Gómez-Gómez, L. 1977. Influencia de los factores climáticos sobre la periodicidad de crecimiento del cafeto. *Cenicafe Enero-Marzo*: 3-17.
- Gutierrez, MV; Meinzer, FC; Grantz, DA. 1994. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant, Cell and Environment* 17: 1305- 1313.
- Gutierrez, MV; Meinzer, FC. 1994. Carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange in coffee hedgerows during canopy development. *Australian Journal of Plant Physiology*: 21: 207-219.
- Guyot, B; Gueule, D; Manez, JC; Perriot, JJ; Giron, J; Villain, L. 1996. Influence de l'altitude et de l'ombrage sur la qualité des cafés Arabica. *Plantations, Recherche, Développement (Juillet-Août)*: 272-283.
- Huxley, PA. 1969. Some aspects of the physiology of arabica coffee- the central problems and the need for a synthesis. In: LC, Luckwill and CV, Cutting (eds.). *Physiology of Tree Crops. Proceedings of a symposium held at Long Ashton Research Station, University of Bristol, 25-28 March 1969. Academic press, London. p. 255-267.*
- Jones, HG. 1983. *Plants and microclimate. A quantitative approach to environmental plant physiology.* Cambridge University Press. London. 323 p.
- Kaap, GB; Beer, J; Lujan, R. 1997. Species and site selection for timber production on farm boundaries in the humid Atlantic lowlands of Costa Rica and Panama. *Agroforestry Systems* 35: 139-154.
- Kanechi, M; Uchida, N; Yasuda, T; Yamaguchi, T. 1996. Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant Cell Physiology* 37 (4): 455-460.
- Kumar, D; Tieszen, LT. 1976. Some aspects of photosynthesis and related processes in *Coffea arabica*. *Kenya Coffee* 41 (486): 309-315.
- Kumar, D; Tieszen, LL. 1980 a. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I Effects of light and temperature. *Experimental Agriculture* 16: 13-19.
- Kumar, D; Tieszen, LL. 1980 b. Photosynthesis in *Coffea arabica*. II. Effects of water stress. *Experimental Agriculture* 16: 21-27.
- Kumar, D. 1979. Some aspects of the physiology of *Coffea arabica* L. a review. *Kenya Coffee* 44 (519): 9-47.

- Maestri, M; Barros, RS. 1977. Coffee. In: Alvim, PT and Kozłowski, TT eds. Ecophysiology of Tropical Crops. Academic Press. pp 249-277.
- McDermitt, DK. 1990. Sources of error in the estimation of stomatal conductance and transpiration from porometer data. Hortscience 25 (12): 1538-1548.
- Mendez, VE; Berr, J; Faustino, J. Plantación de árboles en línea. Proyecto agroforestal CATIE/GTZ. Módulo de enseñanza agroforestal No 1.
- Morison, JIL. 1987. Intercellular CO₂ concentration and stomatal response to CO₂. In: E. Zeiger E; GD Farquhar and IR Cowan (eds.). Stomatal function. California, Stanford University. p. 219-251.
- Muschler, RG. 2001. Shade improves coffee quality in a sub-optimal coffee-zone of Costa Rica. Agroforestry Systems 51(2):131-139.
- Muschler, 1999. Árboles en cafetales. Proyecto agroforestal CATIE/GTZ. Modulo de enseñanza No. 5.
- Nichols, D. 1994. Terminalia amazonia (Gmel.) Exell: development of a native species for reforestation and agroforestry. Commonwealth Forestry Review 73(1): 9-13.
- Nunez, MA; Bierhuizen, FJ; Ploegman, C. 1968. Studies on productivity of coffee. I Effect of light, temperature and CO₂ on photosynthesis of *Coffea arabica*. Acta Botanica Neerlandica 17 (2): 93-102.
- Nunez, MA. 1979. Water relations in coffee. Significance of plant water deficits to growth and yield: a review. Journal of Coffee Research 6 (1): 4-21.
- Nutman, FJ. 1937. Studies of the physiology of *Coffea arabica*. I. Photosynthesis of coffee leaves under natural conditions. Annals of Botany 1(3): 354-367.
- Raju, KI; Vasudeva, N. 1984. Stomatal studies in coffee. I. Diurnal variation in arabica, robusta and San Ramon. Journal of Coffee Research 14(4): 149-155.
- Ramaiah, PK; Venkataramanan, D. 1985. Growth and development of coffee in South Indian conditions-A review. Journal of Coffee Research 15: 3-13.
- Ramalho, JC, Pons, LT; Groeneveld, HW; Nunes; MA. 1997. Photosynthetic responses of *Coffea arabica* leaves to a short-term high light exposure in relation to N availability. Physiologia Plantarum 101: 229-239.
- Rena, AB; Barros, RS; Maestri, M; Söndahl, M. Coffee. 1994. In: B, Shaffer and PC, Andersen (eds.). Handbook of environmental physiology of fruits crops Volume II. Sub-Tropical and Tropical Crops. CRC Press. Inc. pp 101-122.
- Shoeder, IJ; Allen, GJ; Hugouvieux, V; Kwak, JM; Warner, D. 2001. Guard cell signal transduction. Annual Review of Plant Physiology 52: 627-58.

- Shaller, M; Scroth, G; Beer, J; Jimenez, F. Control de crecimiento lateral de las raíces de especies maderables de rápido crecimiento utilizando gramíneas como barreras biológicas. *Agroforestería de las Américas* 6 (23): 36-39.
- Sharkey, TD; Ogawa, T. 1987. Stomatal responses to light. *In*: E. Zeiger E; GD Farquhar and IR Cowan (eds.). *Stomatal function*. California, Stanford University. p. 195-208.
- Tavares, FC; Beer, J; Jimenez, F; Schroth, G; Fonseca, C. Experiencia de agricultores de Costa Rica con la introducción de árboles maderables en plantaciones de café. *Agroforestería de las Américas* 6 (23): 17-20.
- Taiz, L; Zeiger, E. 1998. *Plant physiology*. Second edition. Sinauer associates inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts. 792 p.
- Tausend, PC; Goldstein, G; Meinzer, FC. 2000. Water utilization, plant hydraulic properties and xylem vulnerability in three contrasting coffee (*Coffea arabica*) cultivars. *Tree Physiology* 20:159-168.
- Teketay, D; Tegineh, A. 1991. Shade trees of coffee in Harerge, Eastern Ethiopia. *The International Tree Crops Journal* 7: 17-27.
- Tenhunen, JD; Pearcy, RW; Lange, OL. 1987. Diurnal variation in leaf conductance and gas exchange in natural environments. *In*: E. Zeiger E; GD Farquhar and IR Cowan (eds.). *Stomatal function*. California, Stanford University. p. 324-349.
- Vaast, P; Snoeck, D. 1999. Hacia un manejo sostenible de la materia orgánica y de la fertilidad biológica de los suelos cafetaleros. *In* : *Desafíos de la Caficultura Centroamericana*, CIRAD-PROMECAFE-IICA (Eds). pp 139-169.
- Vaast, P; Genard, M; Dauzat, J. 2002. Modeling the effect of fruiting load, shade and plant water status on coffee berry growth and carbon partitioning at the branch level. *Acta Horticulturae* (In press).
- Valencia, G. 1973. Relación entre el índice de área foliar y la productividad del café. *CENICAFE* 24 (4): 79-89.
- Viera, JC; Köpesell, E; Beer, J; Lok, R; Calvo, G. 1999. Incentivos financieros para establecer y manejar árboles maderables en cafetales. *Agroforestería en las Américas* 6 (23): 21-23.
- Willey, RW. 1975. The use of shade in coffee, cocoa and tea. *Horticultural Abstracts* 45 (12): 791-798.

- Willson, KC. 1985. Mineral nutrition and fertilizer needs. In: Clifford, NM; Willson, KC (eds), *Coffee: Botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Croom, Helm, London, pp. 108-134.
- Wormer, TM. 1965. The effect of soil moisture, nitrogen fertilization and some meteorological factors on stomatal aperture of *Coffea arabica* L. *Annals of Botany* 29 (116): 523-539.
- Wormer, TM; Gituanja, J. 1970. Seasonal patterns of growth and development of arabica coffee in Kenya. Part II. Flower initiation and differentiation in coffee east of the Rift Valley. *Kenya Coffee* 35: 270-277.
- Wrigley, G. 1988. *Coffee*. Longman Sci. and Technical. Singapore. 639 p.
- Zieger, E; Lino, M; Shimazaki, K; Ogawa, T. 1987. The blue-light response of stomata: mechanism and function. *In*: E. Zeiger E; GD Farquhar and IR Cowan (eds.). *Stomatal function*. California, Stanford University. p. 209-227.

Anexos



T₁: *E. deglupta* sin fertilizar T₂: *E. deglupta* fertilizado T₃: *T. ivorensis* sin fertilizar
 T₄: *T. ivorensis* fertilizado T₅: *E. poeppigiana* sin fertilizar
 Combinados con café fertilizado en bandas (B) o de manera uniforme (U)
 Sol: Tratamiento a pleno sol con fertilización en bandas

Anexo 1. Croquis del experimento original en la finca Verde Vigor, Pérez Zeledón, Costa Rica (Aguilar, 2000).

Anexo 2. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época seca.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	0.09912 0.004	1						
T. aire	-0.1193 0.0005	0.39584 <.0001	1					
T. foliar	-0.1165 0.0007	0.50873 <.0001	0.95209 <.0001	1				
E	0.32723 <.0001	0.42511 <.0001	0.08859 0.0101	0.08407 0.0147	1			
gs	0.34688 <.0001	0.28879 <.0001	-0.12078 0.0004	-0.13508 <.0001	0.91981 <.0001	1		
Pn	0.16674 <.0001	0.41649 <.0001	-0.00002 0.9996	0.07736 0.0248	0.36393 <.0001	0.37497 <.0001	1	
Ci	0.20889 <.0001	-0.27287 <.0001	-0.20612 <.0001	-0.24971 <.0001	-0.07852 0.0227	-0.05016 0.1459	-0.57562 <.0001	1

Anexo 3. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 1.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	0.06478 0.0017	1						
T. aire	-0.444 <.0001	0.45053 <.0001	1					
T. foliar	-0.38427 <.0001	0.60034 <.0001	0.94402 <.0001	1				
E	0.214 <.0001	0.37155 <.0001	0.22304 <.0001	0.21973 <.0001	1			
Gs	0.42149 <.0001	0.01577 0.4463	-0.26851 <.0001	-0.30533 <.0001	0.74904 <.0001	1		
Pn	0.22803 <.0001	0.33019 <.0001	0.01729 0.4037	0.05119 0.0134	0.36235 <.0001	0.25116 <.0001	1	
Ci	0.24852 <.0001	-0.21059 <.0001	-0.22544 <.0001	-0.24469 <.0001	0.05957 0.004	0.2276 <.0001	-0.50609 <.0001	1

Anexo 4. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 2.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.23633 <.0001	1						
T. aire	-0.67089 <.0001	0.60788 <.0001	1					
T. foliar	-0.61013 <.0001	0.59373 <.0001	0.86825 <.0001	1				
E	0.247 <.0001	0.17057 <.0001	-0.05036 0.0063	-0.13611 <.0001	1			
Gs	0.43663 <.0001	-0.08529 <.0001	-0.39651 <.0001	-0.48531 <.0001	0.77983 <.0001	1		
Pn	-0.02934 0.112	0.45001 <.0001	0.16216 <.0001	0.12685 <.0001	0.40876 <.0001	0.3472 <.0001	1	
Ci	0.58929 <.0001	-0.56 <.0001	-0.64445 <.0001	-0.67798 <.0001	0.00942 0.6101	0.27597 <.0001	-0.63813 <.0001	1

Anexo 5. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época seca entre las 8:00 –10:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.12784 0.0178	1						
T. aire	-0.24919 <.0001	0.29744 <.0001	1					
T. foliar	-0.30714 <.0001	0.41855 <.0001	0.93111 <.0001	1				
E	0.32179 <.0001	0.14041 0.0092	-0.23142 <.0001	-0.2891 <.0001	1			
gs	0.32598 <.0001	-0.01438 0.7908	-0.45373 <.0001	-0.51979 <.0001	0.89205 <.0001	1		
Pn	-0.04223 0.4356	0.24549 <.0001	-0.21364 <.0001	-0.12021 0.026	0.09499 0.0789	0.13004 0.016	1	
Ci	0.56131 <.0001	-0.07221 0.1821	-0.22291 <.0001	-0.3081 <.0001	0.53911 <.0001	0.51087 <.0001	-0.45329 <.0001	1

Anexo 6. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época seca entre las 11:00 –13:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	0.09016 0.1143	1						
T. aire	0.22942 <.0001	0.48261 <.0001	1					
T. foliar	0.18481 0.0011	0.60246 <.0001	0.89857 <.0001	1				
E	0.07578 0.1847	0.44658 <.0001	0.25521 <.0001	0.19234 0.0007	1			
gs	0.03867 0.4989	0.36969 <.0001	0.11493 0.0438	0.03576 0.5319	0.94783 <.0001	1		
Pn	0.13422 0.0184	0.1926 0.0007	-0.17921 0.0016	-0.1441 0.0113	0.30894 <.0001	0.37909 <.0001	1	
Ci	-0.03965 0.4882	-0.18125 0.0014	0.09163 0.1085	0.11512 0.0435	-0.20349 0.0003	-0.2302 <.0001	-0.64691 <.0001	1

Anexo 7. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época seca entre las 15:00 –17:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.11968 0.0991	1						
T. aire	0.01834 0.8012	0.36495 <.0001	1					
T. foliar	0.0232 0.7501	0.36047 <.0001	0.80269 <.0001	1				
E	-0.205 0.0044	0.3812 <.0001	0.04188 0.5651	-0.01619 0.8241	1			
gs	-0.16452 0.0229	0.35875 <.0001	0.11739 0.1058	0.00282 0.9691	0.94509 <.0001	1		
Pn	-0.07671 0.2915	0.64871 <.0001	0.34345 <.0001	0.31685 <.0001	0.11662 0.1081	0.14619 0.0436	1	
Ci	0.40935 <.0001	-0.5014 <.0001	-0.23714 0.001	-0.205 0.0044	-0.38849 <.0001	-0.38304 <.0001	-0.57971 <.0001	1

Anexo 8. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 1 entre las 8:00 –10:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.00972 0.764	1						
T. aire	-0.56324 <.0001	0.29627 <.0001	1					
T. foliar	-0.49675 <.0001	0.50866 <.0001	0.90369 <.0001	1				
E	0.04139 0.2011	0.20986 <.0001	0.19541 <.0001	0.16825 <.0001	1			
Gs	0.38452 <.0001	-0.07352 0.023	-0.28219 <.0001	-0.35226 <.0001	0.73974 <.0001	1		
Pn	0.18727 <.0001	0.35763 <.0001	-0.15536 <.0001	-0.06264 0.0528	0.2081 <.0001	0.12131 0.0002	1	
Ci	0.25535 <.0001	-0.21359 <.0001	-0.00846 0.794	-0.08341 0.0099	0.15177 <.0001	0.31341 <.0001	-0.54409 <.0001	1

Anexo 9. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 1 entre las 11:00 –13:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	0.17868 <.0001	1						
T. aire	-0.00531 0.8741	0.55333 <.0001	1					
T. foliar	0.06533 0.051	0.71386 <.0001	0.91945 <.0001	1				
E	0.05083 0.129	0.37543 <.0001	0.22006 <.0001	0.22127 <.0001	1			
gs	-0.04041 0.2276	0.00731 0.8273	-0.20851 <.0001	-0.25093 <.0001	0.80894 <.0001	1		
Pn	0.0498 0.137	0.16517 <.0001	-0.04579 0.1716	-0.0263 0.4325	0.31802 <.0001	0.31997 <.0001	1	
Ci	0.07618 0.0228	-0.15151 <.0001	-0.11929 0.0004	-0.14686 <.0001	0.12857 0.0001	0.20403 <.0001	-0.60546 <.0001	1

Anexo 10. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 1 entre las 15:00 –17:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	Gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.32237 <.0001	1						
T. aire	-0.83876 <.0001	0.48312 <.0001	1					
T. foliar	-0.79438 <.0001	0.57528 <.0001	0.97296 <.0001	1				
E	0.15201 0.0008	0.23424 <.0001	-0.09244 0.0419	-0.06538 0.1505	1			
gs	0.46818 <.0001	-0.12664 0.0052	-0.52686 <.0001	-0.53003 <.0001	0.73544 <.0001	1		
Pn	-0.41272 <.0001	0.25176 <.0001	0.41863 <.0001	0.41228 <.0001	-0.0447 0.3259	-0.25486 <.0001	1	
Ci	0.51388 <.0001	-0.30144 <.0001	-0.47072 <.0001	-0.46255 <.0001	0.04124 0.3648	0.19916 <.0001	-0.66873 <.0001	1

Anexo 11. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 2 entre las 8:00 –10:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.38952 <.0001	1						
T. aire	-0.69803 <.0001	0.64069 <.0001	1					
T. foliar	-0.63481 <.0001	0.73553 <.0001	0.92486 <.0001	1				
E	-0.22952 <.0001	0.29179 <.0001	0.3594 <.0001	0.22793 <.0001	1			
Gs	-0.00016 0.9953	-0.02992 0.2739	-0.1108 <.0001	-0.23699 <.0001	0.72804 <.0001	1		
Pn	-0.2467 <.0001	0.58795 <.0001	0.32071 <.0001	0.35567 <.0001	0.35782 <.0001	0.28069 <.0001	1	
Ci	0.58911 <.0001	-0.69998 <.0001	-0.63282 <.0001	-0.67142 <.0001	-0.22935 <.0001	0.04869 0.0749	-0.82887 <.0001	1

Anexo 12. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 2 entre las 11:00 –13:00.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.0282 0.3013	1						
T. aire	-0.15556 <.0001	0.60803 <.0001	1					
T. foliar	-0.16555 <.0001	0.50424 <.0001	0.68876 <.0001	1				
E	-0.08954 0.001	0.0971 0.0004	0.05651 0.0383	-0.0554 0.0422	1			
gs	-0.01738 0.5242	-0.10461 0.0001	-0.24835 <.0001	-0.42834 <.0001	0.71916 <.0001	1		
Pn	-0.05737 0.0354	0.29938 <.0001	0.15761 <.0001	0.04236 0.1205	0.43292 <.0001	0.43361 <.0001	1	
Ci	0.23167 <.0001	-0.41231 <.0001	-0.37961 <.0001	-0.49995 <.0001	-0.16999 <.0001	0.07442 0.0063	-0.71058 <.0001	1

Anexo 13. Matriz de correlación de las variables fisiológicas y micro-climáticas en la época lluviosa 2 entre las 15:00 –17:00 horas.

	CO ₂ aire	RAFA	T. aire	T. foliar	E	gs	Pn	Ci
CO ₂ aire	1							
RAFA	-0.29794 <.0001	1						
T. aire	-0.57062 <.0001	0.70112 <.0001	1					
T. foliar	-0.55693 <.0001	0.77667 <.0001	0.93137 <.0001	1				
E	-0.19897 0.0015	0.61547 <.0001	0.58269 <.0001	0.49031 <.0001	1			
gs	-0.20923 0.0008	0.42949 <.0001	0.29974 <.0001	0.21345 0.0006	0.83659 <.0001	1		
Pn	-0.1422 0.024	0.53391 <.0001	0.23337 0.0002	0.35963 <.0001	0.37128 <.0001	0.44626 <.0001	1	
Ci	0.21218 0.0007	-0.50546 <.0001	-0.27306 <.0001	-0.39689 <.0001	-0.27865 <.0001	-0.32794 <.0001	-0.93263 <.0001	1