

Artículo de investigación

## Comparación fisiológica y morfológica de árboles antiguos y juveniles de nueve genotipos de cacao puros 100 % Nacional

W. Tezara<sup>1,2\*</sup> , P. Cedeño<sup>3</sup> , M. Bolaños<sup>1</sup> , S. Pachar<sup>3,4</sup> 

1 Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Técnica Luis Vargas Torres, Estación Experimental Mutile, Esmeraldas. 2 Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47114, Caracas 1041-A, Venezuela. 3 Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí Manuel Félix López, ESPAM MFL. 4 Toak Chocolate.

### Resumen

El objetivo del estudio fue comparar las características fisiológicas y morfológicas de nueve genotipos de árboles ancestrales genéticamente puros del clúster cacao Nacional en Piedra de Plata *in situ* y sus respectivos clones juveniles cultivados en la Reserva Ecológica Camarones en la provincia de Manabí, Ecuador. Se evaluó el intercambio gaseoso: tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración intercelular de  $CO_2$  ( $C_i$ ), eficiencia de uso de agua (EUA) y características morfológicas foliares, altura, diámetro del tallo, ramificación, arquitectura de las plantas de individuos adultos antiguos y clones jóvenes de dos años de edad de ambas localidades. Se encontraron diferencias significativas en A, E,  $g_s$ ,  $C_i$  y EUA entre genotipos y entre localidades. Los genotipos 2, 5 y 6 en Piedra de Plata mostraron las mayores A y los clones 2, 7 y 9 en la Reserva Ecológica Camarones con promedios de 8,0 a 9,3  $\mu mol m^{-2} s^{-1}$  producto de mayores  $g_s$ , mientras que los clones 4, 2 y 9 mostraron las mayores EUA. Los nueve genotipos de cacao en Piedra de Plata y Reserva Ecológica Camarones mostraron características morfológicas foliares similares. Se concluyó que, a pesar de homogeneidad y pureza genética del cacao Nacional evaluado, se observaron diferencias fisiológicas entre los genotipos y localidad.

**Palabras clave:** Cacao Nacional, fotosíntesis, genotipos, intercambio de gases.



CIENCIA EN REVOLUCIÓN

**Recibido:** 4 de julio del 2023

**Aceptado:** 7 de diciembre del 2023

**Publicado:** 8 de enero del 2023

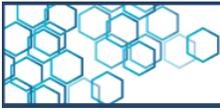
**Conflicto de intereses:** los autores declaran que no existen conflictos de intereses.

**DOI:** 10.5281/zenodo.10479404

**\*Autor para correspondencia:**

Wilmer Tezara

e-mail [wtezara@gmail.com](mailto:wtezara@gmail.com)



Research article

## Physiological and morphological comparison of old and juvenile trees of nine 100% National pure cocoa genotypes

W. Tezara<sup>1,2\*</sup> , P. Cedeño<sup>3</sup> , M. Bolaños<sup>1</sup> , S. Pachar<sup>3,4</sup> 

**1** Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Técnica Luis Vargas Torres, Estación Experimental Mutile, Esmeraldas. **2** Centro de Botánica Tropical, Instituto de Biología Experimental, Universidad Central de Venezuela, Apartado 47114, Caracas 1041-A, Venezuela. **3** Escuela Superior Politécnica Agropecuaria de Manabí Manuel Félix López, ESPAM MFL. **4** Toak Chocolate.

### Abstract

The study aimed to compare the physiological and morphological characteristics of nine genotypes of genetically pure ancestral trees of the National cocoa cluster at Piedra de Plata *in situ* and their respective juvenile clones grown in the Camarones Ecological Reserve in the province of Manabí, Ecuador. Gas exchange was evaluated: photosynthetic rate (A), transpiration rate (E), stomatal conductance ( $g_s$ ), intercellular CO<sub>2</sub> concentration ( $C_i$ ), water use efficiency (WUE) and leaf morphological characteristics, height, stem diameter, branching, plant architecture of old adult individuals and young clones of two years of age from both locations. Significant differences in A, E,  $g_s$ ,  $C_i$  and EUA were found among genotypes and between locations. Genotypes 2, 5 and 6 in Piedra de Plata showed the highest A and clones 2, 7 and 9 in Camarones Ecological Reserve with averages of 8.0 to 9.3  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  product of higher  $g_s$ , while clones 4, 2 and 9 showed the highest EUA. The nine cocoa genotypes in Piedra de Plata and Camarones Ecological Reserve showed similar leaf morphological traits. It was concluded that despite the homogeneity and genetic purity of the National cocoa evaluated, physiological differences between genotypes and locality were observed.

**Keywords:** Cocoa Nacional, photosynthesis, genotypes, gas exchange.



**Received:** July 4, 2023

**Accepted:** December 7, 2023

**Published:** January 8, 2023

**Conflict of interest:** the authors declare that there are no conflicts of interest.

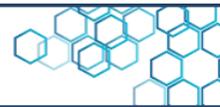
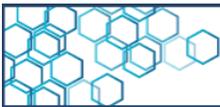
**DOI:**

10.5281/zenodo.10479404

**\*Autor para correspondencia:**

Wilmer Tezara

**e-mail** [wtezara@gmail.com](mailto:wtezara@gmail.com)



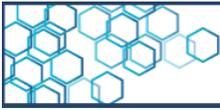
## 1. Introducción

El cacao (*Theobroma cacao* L.) es uno de los productos agrícolas de mayor importancia comercial a nivel mundial, debido a que el grano constituye la materia prima para diversos productos de gran valor nutritivo [1]. En Ecuador existe un tipo de cacao fino de aroma único en el mundo, por sus altas notas florales, denominado “Arriba”, proveniente de la variedad Nacional considerado como cacao Forastero, debido a su genética [2], morfología de la mazorca y coloración violeta oscuro de sus semillas [3].

Ecuador es el principal exportador mundial de cacao fino de aroma, debido a la alta calidad sensorial de sus almendras, con características distintivas de sabor y aroma, siendo la variedad Nacional una de las más buscada entre los fabricantes de chocolates [4]. Ecuador representa el tercer país productor de cacao en el mundo y esto debido a un aumento de plantaciones especialmente del clon CCN-51 y a la reactivación de cultivos de cacao fino de aroma [5].

Sin embargo, en Ecuador no existe una variedad Nacional genéticamente pura del cacao, lo que se encuentra es una mezcla de híbridos naturales que se agrupan en el complejo “Nacional x Trinitario” [6] y algunas poblaciones de cacao Criollo ubicados al norte de Esmeraldas [3]. Para poner en contexto la rareza del cacao Nacional puro, el INIAP en año 2009 recogió muestras de ADN de 11.000 árboles de cacao en todo Ecuador y tan sólo 6 árboles (0,05 %) eran 100 % Nacional puro [7].

En 2015 se analizó el ADN de 47 árboles antiguos (> 100 años de edad) de cacao en Piedra de Plata, Provincia de Manabí, Ecuador, las hojas

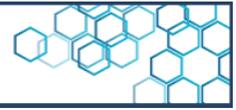
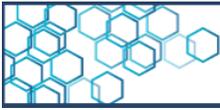


fueron colectadas bajo la dirección del Dr. Freddy Amores, director Instituto Nacional de Investigaciones Agropecuarias (INIAP) y colaboración con “Heirloom Cacao Preservation Fund”. Las 47 muestras fueron analizadas en el laboratorio genético del USDA-ARS, los resultados mostraron que solo nueve árboles resultaron ser 100 % Nacional puro, 31 árboles menor a un 70% de Nacional, y sólo arboles cinco menor a 50 % de Nacional [7].

En 2009, se creía que el cacao Nacional puro se había extinguido. Los híbridos de Nacional también corren peligro de desaparecer ante la rápida expansión del cultivar de cacao de alto rendimiento conocido como CCN-51, representando en el 2018 el 70 % de la producción actual del Ecuador, gracias a su alta productividad y adaptabilidad a diferentes condiciones agroecológicas [8]. La composición genética de CCN-51, que se está convirtiendo rápidamente en la variedad de cacao dominante a pesar de su mala reputación en cuanto a sabor, es 45,4 % IMC 67, 22,2 % Criollo, 21,5 % Amelonado, 3,9 % Contamana, 2,5 % Purús, 2,1 % Marañón y tan solo 1,1 % Nacional [2].

To'ak elabora los chocolates más caros del mundo con almendras proveniente de cacao Nacional del sector Piedra de Plata, Manabí. Recientemente, se han reproducido por injertación los nueve árboles Nacional puros de Piedra de Plata, en una parcela protegida de la Reserva Ecológica Camarones, con el objetivo de conservar esta antigua variedad y ampliar la investigación del cacao puro nacional. La presente investigación aporta información fisiológica valiosa de estos árboles antiguos y sus respectivos clones jóvenes en esta región.

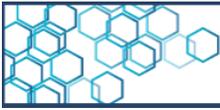
A pesar del significativo número de estudios de información fisiológica y características fotosintéticas en cacao ecuatoriano y desarrollo de



proyectos de investigación ecofisiológica en cacao [3, 8-13], aún persisten muchas lagunas en nuestro conocimiento sobre los principales procesos fisiológicos asociados al rendimiento del cultivo y como son afectados por variables ambientales, los cuales son indispensables en el momento de querer incrementar la producción.

Se pretende generar conocimiento e información sobre aspectos fisiológicos y morfológicos del cacao Nacional antiguo en Piedra de Plata, seleccionado por investigadores del INIAP, ESPAM y To'ak, que fueron evaluados *in situ* en la provincia de Manabí, y su comparación con sus clones jóvenes en la Reserva Ecológica Camarones, donde las condiciones ambientales son potencialmente aptas para la siembra de este cultivo. Hipotetizamos que, debido a la homogeneidad y pureza genética, no habrá diferencias significativas en los rasgos evaluados entre los árboles antiguos y sus clones jóvenes.

El objetivo del estudio fue comparar las características fisiológicas (intercambio gaseoso) y morfológicas foliares, altura, diámetro del tallo, ramificación, arquitectura de las plantas adultas antiguas de cacao Nacional en Piedra de Plata y clones jóvenes de dos años de edad cultivados en la Reserva Ecológica de Camarones en la provincia de Manabí. Se plantearon las siguientes preguntas: ¿Existirán diferencias significativas en las características fisiológicas y morfológicas entre arboles antiguos y sus clones jóvenes ancestrales de cacao Nacional evaluadas en dos diferentes localidades? ¿Cuál será el potencial morfológico-fisiológico de cada uno de los genotipos evaluados, para futuras investigaciones, y recomendación en condiciones agroclimáticas similares a las del estudio?



## 2. Metodología

### 2.1 Ubicación

La investigación se desarrolló en dos localidades de Manabí productoras de cacao Nacional la cuales se describen a continuación: Piedra de Plata, ubicada en la parroquia Membrillo perteneciente al cantón Bolívar, Manabí (0°49' S y 79°52' O) y Reserva Ecológica Camarones, localizada en el cantón Jama de la provincia de Manabí (0°06' S y 80°08' O). En la tabla 1 se presentan las características climáticas de las localidades Piedra de Plata y Reserva Ecológica Camarones.

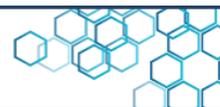
**Tabla 1.** Características climáticas

Localidades	Piedra de Plata	Reserva Ecológica Camarones
Precipitación	1.500 mm/año	816,6 mm/año
Temperatura	25°C	25,4°C
Humedad relativa	86,5%	87%
Velocidad de viento	1,37 km/h	2 km/h

Fuente: Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología (INAMHI, 2014)

### 2.2 Material vegetal

Se evaluaron nueve árboles ancestrales de más de 100 años de edad de cacao genéticamente puros del clúster cacao Nacional (100 % puro), *in situ* en Piedra de Plata y plantas clonadas a partir de los árboles ancestral, de dos años de edad, establecidas en una parcela en la Reserva Ecológica de Camarones.

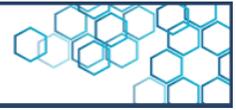
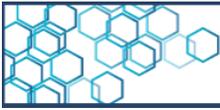


### 2.3 Diseño y unidad experimental

En el ensayo de la Reserva Ecológica de Camarones se utilizó un diseño de bloques completos al azar con arreglo factorial A (2 localidades) x B (9 diferentes genotipos), con 18 tratamientos y 5 repeticiones con un total de 90 unidades experimentales. Para la unidad experimental en la Reserva Ecológica Camarones, se tomaron 5 plantas al azar a las que se le realizaron las evaluaciones, mientras que, en la localidad de Piedra de Plata, considerando que solo existe una planta por clon, se escogieron tres diferentes ramas por planta (unidad experimental), a las cuales se les llevó el registro de datos.

### 2.4 Parámetros fisiológicos

Se evaluó el intercambio gaseoso: tasa de fotosíntesis (A), tasa de transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración intercelular de  $CO_2$  ( $C_i$ ) y eficiencia de uso de agua ( $EUA = A/E$ ). Para ello, se utilizó un analizador infrarrojo de gases portátil modelo CIRAS 2 (PP Systems, Hitchin, RU.). Todas las medidas se realizaron en hojas adultas completamente expandidas y sanas de 5 árboles individuales de cada clon de cacao ( $n=5$ ), en la Reserva Ecológica de Camarones, mientras que, las medidas realizadas en Piedra de Plata se realizaron en 5 hojas de cada árbol ancestral. Las medidas se realizaron en las siguientes condiciones: concentración de  $CO_2$  ambiental ( $C_a$ )  $410 \pm 10$  ppm, 21 % de  $O_2$ , Temperatura  $28 \pm 1,3$  °C, densidad de flujo fotónico saturante (DFF)  $1.000 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  y un gradiente vapor de agua hoja - aire (VPD)  $1,36 \pm 0,07$  KPa. Las mediciones de las condiciones ambientales para determinar el intercambio gaseoso, se realizaron en



entre las 8:00 am y 12:00 pm, horas donde ocurre el mayor intercambio de gases [14 - 16].

## 2.5 Variables morfológicas

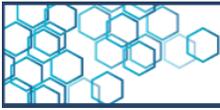
Las mediciones de las variables morfológicas estuvieron basadas en la metodología de Engels y col. [17]. Las determinaciones se realizaron en árboles adultos crecidos, desde semillas de crecimiento ortotrópico con ramas plagiotrópicas y de clones provenientes de la injertación de varetas de los árboles antiguos de crecimiento plagiotropo.

### 2.5.1 Arquitectura de la planta

Para determinar esta variable se realizaron mediciones del ángulo de las ramas del árbol con relación a un eje central hipotético. Si es igual o menor de  $90^\circ$ , se designó como erecta; si el ángulo está entre  $90$  y  $135^\circ$ , la denominación fue intermedia; y si el ángulo es mayor de  $135^\circ$  se le determinó como pendulosa.

### 2.5.2 Formación de la ramificación

Se observó el tronco principal del árbol, fijándose en la primera ramificación, constatando si en este punto existe solo una rama o si por el contrario forma dos o más: 1 simple: una sola rama; 2 intermedia: dos ramas y 3 verticilada: 3 o más.



### **2.5.3 Altura desde el suelo hasta el primer verticilo o ramificación (cm)**

En los árboles antiguos, se midió la altura desde el suelo hasta el primer verticilo, en aquellos casos en que el mismo haya sido eliminado se ubicó la cicatriz dejada por éste, y se midió desde el suelo hasta dicha cicatriz. Mientras que los clones se midió la altura desde el suelo al brote terminal.

### **2.5.4 Diámetro del tronco a 10 cm del suelo (cm)**

Se midió 10 cm a partir del suelo en el tronco de la planta, luego en dicho punto, se realizó la medición del grosor del tronco.

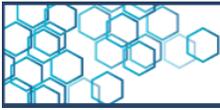
### **2.5.5 Vigor de la planta**

Se determinó la apariencia general de los árboles de cacao, se tomaron observando varios árboles, los cuales se compararon con un patrón preestablecido, se tuvo en cuenta el follaje, la estructura de las ramas, la forma del tronco y sus estructuras productivas. 1: débil, 2: intermedia y 3: vigorosa.

### **2.5.6 Características de las hojas**

#### **2.5.6.1 Largo de la hoja (cm)**

Se midió el largo de la hoja desde el punto de inserción del pecíolo hasta el ápice.



### **2.5.6.2 Ancho máximo de la hoja (cm)**

Se determinó en punto más ancho de la hoja.

### **2.5.6.3 Relación largo ancho (l/a)**

Se dividió el valor obtenido del largo, entre el valor obtenido del ancho.

### **2.5.6.4 Largo desde la base de la hoja hasta el punto más ancho de la misma (lba)**

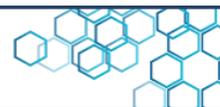
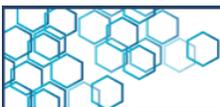
Se midió desde el punto de inserción del pecíolo hasta el punto más ancho de la hoja.

### **2.5.6.5 Forma de la hoja**

Se determinó calculando la relación entre la longitud de la lámina foliar (l) y la longitud de la hoja desde la base hasta la parte más ancha de la misma (lba).  $l/lba < 2$  ovoide,  $l/lba = 2$  elíptica y  $l/lba > 2$  obovada.

### **2.5.6.6 Base de la hoja**

Se clasificó por el ángulo interno que conforma el margen de la hoja con la nervadura central: 1=  $< 90^\circ$  aguda, 2=  $90^\circ-150^\circ$  obtusa, 3=  $151^\circ-180^\circ$  redondeada, 4= cordiforme.



### 2.5.6.7 Ápice de la hoja

Se observó el ápice de la hoja y se le asignó: 1=agudo, 2=acuminado largo y 3=acuminado corto.

## 2.6 Análisis de datos

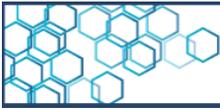
Se empleó el software Statistica versión 10, para realizar el análisis de varianza (ANOVA) de dos vías: factor A (2 localidades) y factor B (nueve clones de cacao Nacional) de las variables evaluadas. Se aplicó la prueba a posteriori de Tukey para conocer la significancia ( $p < 0.05$ ) de diferencias observadas en las variables estudiadas.

## 3. Discusión de resultados

### 3.1 Variables fisiológicas

#### 3.1.1 Tasa de fotosíntesis (A) y tasa de transpiración (E)

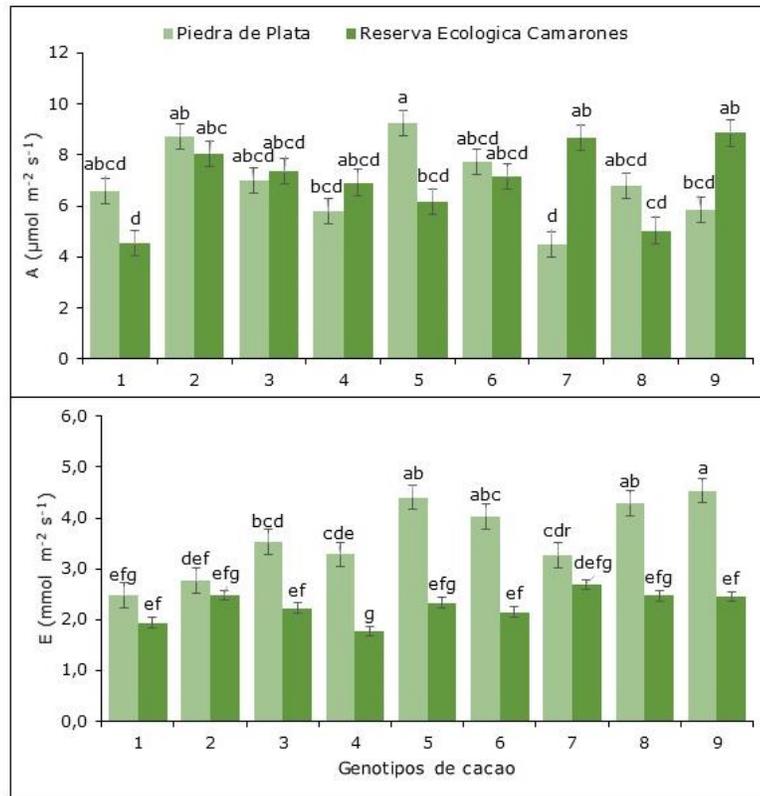
Los árboles ancestrales evaluados en Piedra de Plata y los clones jóvenes en la Reserva Ecológica de Camarones, mostraron diferencias significativas en A entre localidad y por clones ( $p < 0,05$ ). La A estuvo comprendida entre 4,5 y 9,6  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Los valores promedios de A en Piedra de Plata ( $6,89 \pm 0,49 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) y en Reserva Ecológica de Camarones ( $6,91 \pm 0,48 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Se observaron los mayores valores de A (8,7 y 9,26  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en los híbridos 2 y 5 en Piedra de Plata y clones 9, 7 y 2 en Reserva Ecológica de Camarones. Mientras que los menores valores se observaron en el híbrido 1 en Piedra de Plata y el



clon 7 en Reserva Ecológica de Camarones con tasas de  $4,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (Figura 1 A).

La E mostro diferencias significativas entre localidades y entre clones ( $p < 0,05$ ); los clones en Reserva Ecológica de Camarones mostraron una reducción en E del 25,3 % en comparación con los híbridos en Piedra de Plata. Los híbridos 5, 8 y 9 en Piedra de Plata mostraron mayor E ( $4,50 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mientras que los clones 4 y 6 en Reserva Ecológica de Camarones presentaron una menor E ( $1,8$  y  $2,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente; Figura 1 B).

En contraste, los valores de A reportados en arboles de cacao criollo y forastero antiguos, en la isla de Margarita, Venezuela, fueron similares a los reportados en su contraparte jóvenes evaluado en banco de germoplasma [18]. De manera similar, se ha encontrado que los valores de A se encuentran entre  $4,5$  y  $6,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  con  $g_s$  bajos ( $20 - 150 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) en diferentes estudios [16, 19, 20].

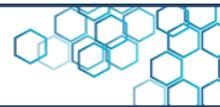
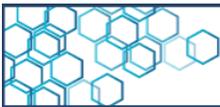


**Figura 1.** A, Tasa de fotosíntesis (A) y B, transpiración (E) de nueve genotipos de cacao nacional en dos localidades diferentes. Letras distintas indican diferencias significativas entre genotipo por localidad ( $p < 0,05$ ).

Valores similares de A, se han reportado en 10 clones de cacao nacional evaluados en el norte de Esmeraldas [3] y en clones de cacao Ecuatoriano en el INIAP [11].

En general, mayores tasas fotosintéticas están asociadas a mayor capacidad de asimilación de CO<sub>2</sub>, mayores concentraciones de la clorofila, nitrógeno y proteínas en las hojas, mayor actividad de la Rubisco, mayor desarrollo de los cloroplastos y mejor metabolismo en la planta [21].

Los resultados de E, indican que los árboles antiguos de Piedra de Plata presentaron una mayor pérdida de agua por transpiración en



comparación con sus clones en Reserva Ecológica de Camarones, la pérdida de agua en los árboles jóvenes fue 25,3 % menor que en los árboles antiguos en Piedra de Plata.

En cacao ecuatorianos, reportaron E mayores a 3,8 a 6  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  bajo dos diferentes densidades de flujo fotónico (400 y 1.000  $\text{mmol fotones m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) [11]; valores similares a los resultados obtenidos en los híbridos 9, 5, 8 en Piedra de Plata. Según García y col. [22] la E de los clones de cacao varía de acuerdo al contenido de humedad del suelo, además, indicaron que a un mayor contenido de humedad presentan mayores E de 7,84 y 6,91  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  a diferencia de los clones que se sometieron a déficit hídrico con 1,21 y 4,48  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ .

Estos resultados apoyan lo encontrado en nuestro estudio, la localidad Piedra de Plata posee una precipitación de 1.500 mm/año en contraste con los 817 mm en la Reserva Ecológica de Camarones, una mejor disponibilidad de agua en Piedra de Plata puede permitirles a estos árboles adultos tener una mayor tasa de transpiración.

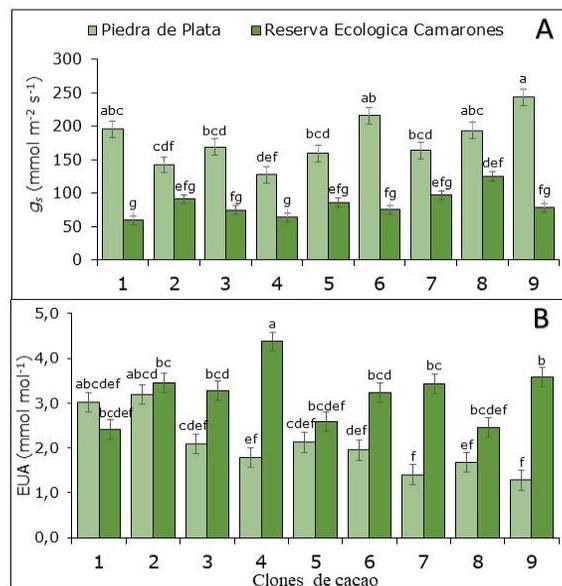
Una mejor condición de humedad en el suelo, favorece la apertura de los estomas, es decir hay un menor cierre parcial de los estomas lo que permite una mayor actividad de intercambio gaseoso [23].

### 3.1.2 Conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia de uso de agua (EUA)

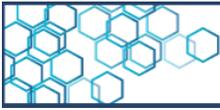
En los 9 árboles de cacao antiguo en Piedra de Plata, la  $g_s$  promedio fue significativamente mayor ( $178,9 \pm 12,1 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) que los observados en los clones jóvenes en Reserva Ecológica de Camarones ( $82,2 \pm 6,7 \text{ mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ); es decir, las  $g_s$  en Reserva Ecológica de Camarones fue 54,05 % menor que en Piedra de Plata. Los árboles antiguos mostraron

mayor  $g_s$  siendo los árboles 9 y 6, los que mostraron mayores  $g_s$  (243 y 216  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , respectivamente), mientras que los clones 1, 4, 3, 6 y 9 en Reserva Ecológica de Camarones mostraron menores valores de  $g_s$  (58 - 78  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Figura 2 A).

En seis de los nueve clones jóvenes en Reserva Ecológica de Camarones se observó mayor EUA, en comparación con los árboles antiguos en Piedra de Plata. Los valores promedio de EUA en Reserva Ecológica de Camarones fueron de  $3,20 \pm 0,21 \text{ mmol mol}^{-1}$  y en Piedra de Plata de  $2,05 \pm 0,22 \text{ mmol mol}^{-1}$ ; es decir, la EUA fue significativamente mayor en un 56,1% en los clones jóvenes en Reserva Ecológica de Camarones. El clon 4 en Reserva Ecológica de Camarones presentó la mayor EUA (4,37  $\text{mmol mol}^{-1}$ ), mientras que los menores se encontraron en los árboles 7 y 9 en Piedra de Plata, con valores de 1,36 y 1,28  $\text{mmol mol}^{-1}$ , respectivamente (Figura 2 B).



**Figura 2. A, Conductancia estomática ( $g_s$ ) y B, Eficiencia de uso de agua (EUA) de nueve genotipos de cacao nacional en dos localidades diferentes. Letras distintas indican diferencias significativas entre genotipo x localidad ( $p < 0,05$ ).**

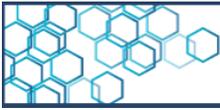


Los valores de  $g_s$  observados en clones de cacao nacional mostraron valores entre 149 y 300  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  [3], estos resultados son similares a los observado en los árboles antiguos de la localidad Piedra de Plata y menores a los reportados en cacao forasteros y criollos antiguos, con bajas  $g_s$  que van desde 50 a 200  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  [24]. El bajo promedio de A en el cacao en Venezuela, podría estar asociado a bajas  $g_s$  [18, 24].

Mientras que, Jaimez y col. (2018) observaron datos superiores a los reportado en Piedra de Plata, estos valores de  $g_s$  dan como resultado una mayor difusión de  $\text{CO}_2$  y por ende una mayor disponibilidad de  $\text{CO}_2$  para la carboxilación por Rubisco en el ciclo de Calvin y, por lo tanto, una mayor tasa de fotosíntesis y producción de carbohidratos [11].

El clon 4 en la Reserva Ecológica de Camarones presentó la mayor EUA con 4,37  $\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ , mientras que, los demás clones obtuvieron una EUA de 2,54 a 3,45  $\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ ; datos similares fueron reportados por De Almeida y col. [25] en cuatro clones de cacao en un sistema agroforestal. Los árboles evaluados en la localidad Piedra de Plata presentaron menores resultados de EUA en todos los clones con resultados de 1,30 a 3  $\text{mmol CO}_2 \text{ mol H}_2\text{O}^{-1}$ , estudios realizados por Jaimez y col. en cultivares de cacao Nacional reportaron resultados similares a esta investigación [11]. Los datos de EUA observado de 9 clones de cacao Nacional se asemejan a lo reportado por Tezara y col. [3].

Los mayores EUA en los clones Reserva Ecológica de Camarones se deben a una A similar entre las localidades, y una reducción considerable en  $g_s$  y transpiración, probablemente, en respuesta a la disponibilidad hídrica, dada las diferencias en los contrastes de



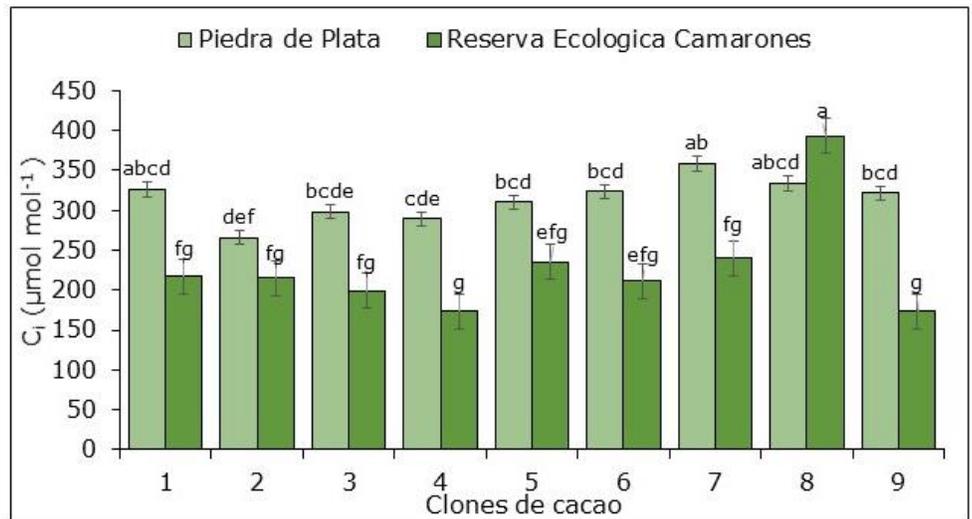
precipitación entre Piedra de Plata y la Reserva Ecológica de Camarones.

Una alta A y una baja E, determinan una EUA significativamente más alta en Criollo en comparación con Forastero, lo que sugirió que el cacao Criollo podría crecer mejor en regiones con disponibilidad limitada de agua [18]. Los valores de A en árboles antiguos de Criollo y Forastero fueron similares a los árboles jóvenes de cacao, en un banco de germoplasma incluso con valores altos de  $g_s$  [16,26]. Una EUA alta está relacionado a una baja E y a alta A, lo que sugiere que podrían tener un buen comportamiento en regiones con disponibilidad limitada de agua [24], además, los altos valores de EUA observados en los clones de cacao Nacional evaluados, en las condiciones climáticas de la costa ecuatoriana, abren la posibilidad de cultivar cacao sin sombra en esta región; sin embargo, una alta EUA no siempre implica una mayor capacidad fotosintética, se puede obtener por un mantenimiento en A y una disminución en  $g_s$  y por lo tanto una baja pérdida de agua por E [11].

### 3.1.3 Concentración intercelular $CO_2$ ( $C_i$ )

El análisis de varianza para la concentración intercelular  $CO_2$  ( $C_i$ ), evidenció diferencias estadísticas significativas ( $p < 0,05$ ) entre los genotipos estudiados en las dos localidades. En general, se observó que los menores  $C_i$  corresponden a los clones en Reserva Ecológica de Camarones ( $224,6 \pm 25,5 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), en comparación con los árboles antiguos en Piedra de Plata ( $314,4 \pm 9,1 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), a excepción del clon 8 en la Reserva Ecológica de Camarones, el cual mostró el mayor  $C_i$

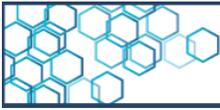
(393  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ ); mientras que los demás clones mostraron valores entre 173 a 235  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  (Figura 3).



**Figura 3.** Concentración intercelular  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ) de nueve genotipos de cacao nacional en dos localidades diferentes. Letras distintas indican diferencias significativas entre Genotipo x Localidad ( $p < 0,05$ ).

Los genotipos ancestrales en la localidad de Piedra de Plata, muestran resultados desde 265 hasta 358  $\mu\text{mol mol}^{-1}$  siendo el clon 8 quien presentó los valores más altos, datos similares fueron reportados por Tezara y col. [24] en cacao tipo forasteros y criollos con valores de 315  $\mu\text{mol mol}^{-1}$ .

La reducción del  $C_i$  en los clones jóvenes de Reserva Ecológica de Camarones, obedecen al hecho de una menor  $g_s$ , un parcial cierre estomático y por tanto una menor difusión de  $\text{CO}_2$  desde la atmosfera hacia los sitios de carboxilación. Este cierre parcial estomático es posiblemente una respuesta fisiológica de los clones jóvenes a una menor disponibilidad de agua en una zona agroecológica donde llueve



aproximadamente 50 % menos, que donde se encuentra originalmente los arboles adultos antiguos en Piedra de Plata.

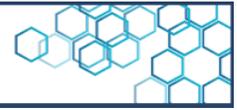
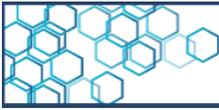
La  $C_{i}$  es considerada una característica fisiológica influenciada por factores ambientales como: la disponibilidad del agua, la luz y temperatura, entre otros, en presencia de cantidades adecuadas de luz, altas concentraciones de  $CO_2$  permiten mantener tasas fotosintéticas altas [27].

### 3.2 Caracterización morfológica

#### 3.2.1 Características morfológicas de los genotipos de cacao

Se presentan características morfológicas de árboles ancestrales provenientes de semillas creciendo bajo condiciones edafoclimáticas de Piedra de Plata y de árboles de Clones en la Reserva Ecológica de Camarones. Estas características determinan las particularidades individuales de cada árbol, ya que cada semilla es un híbrido o individuo único y desarrolla características heredadas de genes dominantes para estas características. Además, debe considerarse que en la (Tabla 2) se están considerando dos tipos de crecimiento el Piedra de Plata árboles de crecimiento ortotrópico con ramas plagiotrópicas y el la Reserva Ecológica Camarones árboles clones de crecimiento plagiotropo.

Dentro de los descriptores morfológicos de arquitectura de la planta, los resultados obtenidos muestran que el 86,7 % de los genotipos evaluados evidenciaron una arquitectura erecta en las dos localidades, a diferencia del 13,3 % de plantas que mostraron una arquitectura intermedia. En la forma de ramificación el 67,7 % posee una forma simple, el 25,6 % contiene una forma intermedia y el 6,7 % una forma



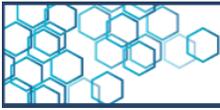
verticilada, esto coincide con el estudio de Fowler [28], en relación con árboles de cacao tipo Nacional longevo, el comportamiento de inclinación puede estar relacionado con la variabilidad genética dentro de esta variedad, las condiciones específicas de cultivo en diferentes regiones y la edad de las plantas, por otra parte López y col. [29] hace referencia que el 10,64 % de árboles de cacao criollo presentan una arquitectura intermedia, presumiendo a este resultado la falta de manejo agronómico del cultivo. En consecuencia, el 81,1 % de los genotipos en estudio presentó un vigor de la planta intermedio y solo el 18,9 % evidenciaron un vigor débil de la planta (Tabla 2).

Según Jaimez y col. [30], los diferentes genotipos de cacao expresan sus potencialidades fisiológicas y morfológica de acuerdo con el comportamiento del ambiente en los que se encuentre

**Tabla 2.** Características morfológicas de arquitectura de la planta, forma de ramificación y vigor de las plantas de nueve genotipos de cacao en las localidades de Piedra de Plata y en la Reserva Ecológica Camarones.

Localidad	Genotipo	Arquitectura (%)		Ramificación (%)			Vigor de planta (%)	
		Erecta	Intermedia	Simple	Intermedia	Verticilada	Débil	Intermedia
Piedra de Plata	1	100	0	100	0	0	0	100
	2	100	0	100	0	0	100	0
	3	100	0	100	0	0	0	100
	4	100	0	100	0	0	100	0
	5	0	100	0	100	0	0	100
	6	100	0	0	100	0	100	0
	7	100	0	100	0	0	0	100
	8	100	0	0	100	0	0	100
	9	100	0	100	0	0	0	100
Reserva Ecológica Camarones	1	100	0	80	20	0	20	80
	2	60	40	60	0	40	0	100
	3	100	0	40	60	0	20	80
	4	100	0	80	0	20	0	100
	5	100	0	60	40	0	0	100
	6	80	20	80	0	20	0	100
	7	60	40	80	20	0	0	100
	8	60	40	60	20	20	0	100
	9	100	0	80	0	20	0	100
<b>Media</b>		<b>86,7</b>	<b>13,3</b>	<b>67,7</b>	<b>25,6</b>	<b>6,7</b>	<b>18,9</b>	<b>81,1</b>

**Nota:** Cada columna representa los porcentajes de cada uno de los descriptores para cada genotipo en las dos localidades.

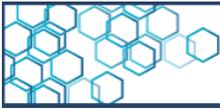


Los resultados de altura de la planta hasta el primer verticilo y diámetro del tronco, los genotipos en la localidad Piedra de Plata poseen una altura desde los 102 cm hasta los 266 cm siendo el genotipo 3 el que mostró mayor altura, y el genotipo 2 presentó una altura menor, mientras que en la localidad de la Reserva Ecológica Camarones se evidencia altura desde los 15,9 cm hasta los 46,2 cm (Tabla 3).

En lo que se refiere a diámetro del tronco el genotipo 2 de la localidad Piedra de Plata evidenció el menor diámetro con 42 cm y el clon siete con un diámetro mayor de 62 cm. Los árboles en la localidad de la Reserva Ecológica Camarones, poseen diámetro desde 13,2 a 19,6 cm. Cabe recalcar que la diferencia de las mediciones entre localidades se debe a que en Piedra de Plata por ser árboles ancestrales poseen una altura y diámetro mayor que los árboles jóvenes en la Reserva Ecológica Camarones.

**Tabla 3.** Medias de altura desde el suelo hasta el primer verticilo en árboles longevos y desde el suelo al brote terminal en los clones, y el diámetro del tronco de nueve genotipos de cacao en las localidades Piedra de Plata y la Reserva Ecológica Camarones. En letras negritas se muestran los valores mínimos y máximos de cada variable.

enotipo	Altura (cm)		Diámetro (cm)	
	Piedra de plata	Reserva Ecológica Camarones	Piedra de plata	Reserva Ecológica Camarones
1	112	19	58	15,5
2	<b>102</b>	33,8	<b>42</b>	13,9
3	<b>266</b>	<b>15,9</b>	56	<b>13,2</b>
4	150	28,9	46	17
5	168	<b>46,2</b>	61	<b>19,6</b>
6	203	29,7	58	14,1
7	165	32,2	<b>62</b>	16,2
8	163	27,5	60	15,9
9	195	19	47	15,5

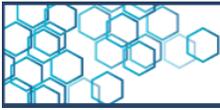


### 3.2.2 Características de la hoja

La Tabla 4 muestra los promedios del largo de la hoja (cm), ancho máximo de la hoja (cm), relación larga por ancho (L/A) y largo desde la base de la hoja hasta el punto más ancho de la misma (LBA) de nueve genotipos de cacao en las localidades Piedra de Plata y la Reserva Ecológica Camarones, además, se evidenció diferencias estadísticas significativa de acuerdo con el análisis de varianza.

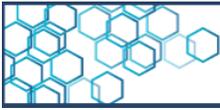
**Tabla 4.** Medias de largo de la hoja (cm), ancho máximo de la hoja (cm), relación largo por ancho (L/A) y largo desde la base de la hoja hasta el punto más ancho de la misma (LBA) de nueve genotipos de cacao en las localidades Piedra de Plata y la Reserva Ecológica Camarones.

Localidad	Genotipo	Largo de hoja (cm)	Ancho máximo de hoja (cm)	L/A	LBA
Piedra de Plata	1	31,6 ab	10,3 ab	3,1 abc	16,3 ab
	2	30,9 ab	9,5 ab	3,3 ab	16,1 ab
	3	30,4 ab	9 ab	3,4 ab	16,6 ab
	4	33 ab	10,9 ab	3 abc	17,6 ab
	5	29,3 ab	11,2 a	2,6 c	16,4 ab
	6	30,5 ab	9,6 ab	3,1 abc	16,2 ab
	7	36 a	10,1 ab	3,6 a	20,6 a
	8	34,2 ab	10,4 ab	3,3 ab	19,2 ab
	9	28,5 ab	9,7 ab	2,9 bc	16,6 ab
Reserva Ecológica Camarones	1	27,8 b	8,6 b	3,2 ab	15,3 b
	2	27,9 b	8,9 ab	3,1 abc	15,2 b
	3	27,5 b	9,1 ab	3,0 abc	15,8 ab
	4	27,2 b	8,9 ab	3,1 abc	14,9 b
	5	27,6 b	9,7 ab	2,8 bc	15,5 b
	6	28,4 ab	8,9 ab	3,2 ab	15,5 b
	7	29,6 ab	9,3 ab	3,2 abc	15,5 b
	8	28,2 ab	9,5 ab	2,9 bc	15,12 b
	9	28,5 ab	9,3 ab	3,1 abc	16,74 ab
<b>Probabilidad ANOVA</b>		0,0019	0,0143	0,0001	0,0079
<b>CV (%)</b>		11,42	11,34	7,72	13,2



El genotipo 7 en la localidad Piedra de Plata presentó un largo de la hoja superior a los demás genotipos, con 36 cm a diferencia de los demás que varió desde 27 cm hasta 33 cm. En la variable ancho de la hoja el genotipo 5 obtuvo mayores resultados con 11,2 cm en la localidad Piedra de Plata, mientras que en los demás genotipos se obtuvieron rangos desde 8,6 cm hasta 10,9 cm. En la relación L/A, el genotipo siete obtuvo mayor L/A con 3,6 a diferencia del genotipo 4 el cual presentó la menor L/A con 2,6 y los demás genotipos en las dos localidades presentaron valores intermedios. Los valores que se evidencian la tabla 4 coinciden con el trabajo de Mena y col. [31] el cual hace referencia que el 59,59 % del promedio de los seis individuos evaluados de cacao tipo Nacional recae sobre la base de la hoja de forma aguda, por otra parte Ramos y col. [32] difiere de estos resultados realizados en materiales híbridos de cacao Nacional y criollo en Colombia, donde la mayoría tenían características obtusa en la base de la hoja, estos resultados están relacionados a la variabilidad que existe entre el material genético y el manejo del cultivo.

La Tabla 5 presenta los descriptores morfológicos para la hoja de nueve genotipos en dos localidades, el 93,3 % de los genotipos evaluados presentan una forma de la hoja ovoide, mientras que en la base de la hoja 91,1 % presenta una base de la hoja aguda y el 73,3 % presenta un ápice de la hoja con acuminado largo.



**Tabla 5.** Características morfológicas foliares (forma, base y ápice de las hojas) de nueve genotipos de cacao en las localidades de Piedra de Plata y en la Reserva Ecológica Camarones.

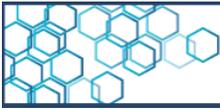
Localidad	Genotipo	Forma de la hoja (%)			Base de la hoja (%)			Ápice de la hoja (%)		
		Obovada	Ovoide	Elíptica	Aguda	Obtusa	Redondeada	Acuminad o largo	Acuminado corto	Agudo
Piedra de Plata	1	20	60	20	100	0	0	80	0	20
	2	20	80	0	100	0	0	100	0	0
	3	20	80	0	60	0	40	100	0	0
	4	0	100	0	60	40	0	80	20	0
	5	0	100	0	100	0	0	40	40	20
	6	0	100	0	100	0	0	40	60	0
	7	0	100	0	100	0	0	100	0	0
	8	0	100	0	100	0	0	60	40	0
	9	0	100	0	100	0	0	40	40	20
Reserva Ecológica Camarones	1	0	100	0	100	0	0	100	0	0
	2	0	100	0	100	0	0	100	0	0
	3	0	100	0	60	40	0	80	20	0
	4	0	100	0	100	0	0	60	40	0
	5	20	80	0	100	0	0	80	20	0
	6	0	100	0	100	0	0	60	40	0
	7	0	100	0	100	0	0	100	0	0
	8	20	80	0	60	20	20	40	60	0
	9	0	100	0	100	0	0	60	40	0
<b>Media</b>		<b>5,6</b>	<b>93,3</b>	<b>1,1</b>	<b>91,1</b>	<b>5,6</b>	<b>3,3</b>	<b>73,3</b>	<b>23,3</b>	<b>3,3</b>

**Nota:** Cada columna representa los porcentajes de cada uno de los descriptores para cada genotipo en las dos localidades.

#### 4. Conclusiones

Se concluyó que, a pesar de la uniformidad y pureza genética del cacao Nacional evaluado, se observaron diferencias fisiológicas significativas entre los nueve genotipos de cacao en Piedra de Plata (árboles ancestrales) y sus clones (árboles jóvenes) de la Reserva Ecológica Camarones, por tanto, se rechazó la hipótesis propuesta.

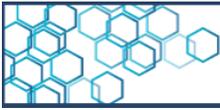
Con los resultados encontrados podemos responder ¿Existen diferencias significativas en las características morfo-fisiológicas entre



árboles antiguos y sus clones jóvenes de cacao Nacional evaluadas en dos diferentes localidades? Se evidenció que, los árboles ancestrales y los clones jóvenes mostraron diferencias significativas en todas las variables de intercambio gaseoso entre genotipos y localidad.

Las mayores de A ( $8,7$  y  $9,26 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) se encontraron en los híbridos 2 y 5 en Piedra de Plata y clones 9, 7 y 2 en Reserva Ecológica de Camarones. Mientras que los menores valores se observaron en el híbrido 1 en Piedra de Plata y el clon 7 en Reserva Ecológica de Camarones. Los nueve genotipos ancestrales de cacao Nacional en Piedra de Plata mostraron una arquitectura de la planta erecta, forma de la ramificación simple y un vigor intermedio; mientras que los árboles ancestrales y los clones jóvenes presentaron características morfológicas foliares similares, las hojas de los árboles en ambas localidades presentaron una forma ovoide, base aguda, ápice con acuminado.

Sin embargo, para responder ¿Cuál será el potencial fisiológico de cada uno de los genotipos evaluados, para futuras investigaciones, y recomendación en condiciones agroclimáticas similares a las del estudio? Las mayores EUA encontradas en los clones Reserva Ecológica de Camarones, probablemente se deba principalmente a las bajas  $g_s$  y  $E$ , en respuesta a la baja disponibilidad hídrica en esta zona, dada las diferencias contrastes en precipitación entre ambas localidades. Se recomienda continuar estudios de los clones en función de las respuestas fisiológica al cambio climático, tales como: déficit hídrico, altas temperatura y elevadas concentraciones de  $\text{CO}_2$ , entre otros, y así detectar clones élites con mecanismo que le confieran resistencia o tolerancia a factores de estrés; es decir, con mayor potencial de estos en condiciones ambientales diferentes; además de realizar evaluaciones



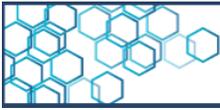
de producción y correlacionar los parámetros fisiológicos con los productivo.

## 5. Agradecimiento

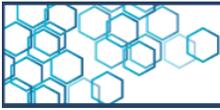
INIAP por el reconocimiento e identificación de los árboles en piedra de plata- membrillo y de los clones en la reserva ecológica camarones-jama.

## 6. Referencias

- [1]. Nair KP. Cocoa (*Theobroma cacao* L.). En: Tree Crops: Harvesting Cash from the World's Important Cash Crops. K. P. Nair (Ed.), pp 153-213, 2021. Springer International Publishing. [https://doi.org/10.1007/978-3-030-62140-7\\_5](https://doi.org/10.1007/978-3-030-62140-7_5)
- [2]. Boza EJ, Motamayor JC, Amores FM, Cedeno-Amador S, Tondo CL, Livingstone, DS y Gutiérrez OA. Genetic characterization of the cacao cultivar CCN 51: its impact and significance on global cacao improvement and production. *J. Am. Soc. Hortic. Sci.* 139(2): 219-229, 2014. <https://doi.org/10.21273/JASHS.139.2.219>
- [3]. Tezara W, Fernández W, Valencia E, Reynel V, Bolaños M, Blanco H. Actividad fotosintética de diez clones de cacao nacional y su relación con el rendimiento. *Revista ESPAMCIENCIA* 11(1):19-27, 2020. [https://doi.org/10.51260/revista\\_espamciencia.v11i1.202](https://doi.org/10.51260/revista_espamciencia.v11i1.202)
- [4]. Vera F, Moran E, Álvarez A. Comportamiento agronómico, sanitario y productivo de 41 cruces interclonales de cacao en la cuenca alta del río Guayas. *Universidad, Ciencia y Tecnología*, 4, 4-15. 2019. <https://uctunexpo.autanabooks.com/index.php/uct/article/view/23>



- [5]. MAG (Ministerio de Agricultura y Ganadería). Resumen estadístico de cacao. Boletín Situacional N° 3. p. 5., 2017. <https://fliphtml5.com/ijia/jhbq/basic>
- [6]. Loor R, Amores F. Explorando la variabilidad del cacao tipo Nacional para identificar clones elite. Revista Sabor Arriba, 2(4): 18-19, 2003.
- [7]. Toth J. Genetic & Morphology Analysis of Nacional Cacao in Piedra de Plata, 2018. <https://toakchocolate.com/blogs/news/genetic-and-morphology-analysis-of-nacional-cacao-in-piedra-de-plata>
- [8]. Jaimez R, Barragan L, Fernández-Niño M, Wessjohann LA, Cedeño-García G, Cantos IS y Arteaga F. *Theobroma cacao* L. cultivar CCN 51: a comprehensive review on origin, genetics, sensory properties, production dynamics, and physiological aspects. Peer J, 9, 1-23, 2022. <https://doi.org/10.7717/peerj.12676>
- [9]. Tezara W, De Almeida J, Valencia E, Cortes J y Bolaños M. Actividad fotoquímica de clones élités de cacao (*Theobroma cacao* L.) ecuatoriano en el norte de la provincia Esmeraldas. Investigación y Saberes, 4(3): 37-52, 2015. [http://revistasdigitales.utelvt.edu.ec/revista/index.php/investigacion\\_y\\_saberes/article/view/90](http://revistasdigitales.utelvt.edu.ec/revista/index.php/investigacion_y_saberes/article/view/90)
- [10]. Tezara W, De Almeida J, Bolaños M, Reynel V. Capacidad fotosintética del cacao: Ecuatorianos vs Venezolanos. Memorias Convención Internacional agroforestal. pp. 56-962. I, 2017. SBN 978-859-7215-29-5.
- [11]. Jaimez R, Amores F, Vasco A, Loor R, Tarqui O, Quijano G, Jiménez J y Tezara W. Photosynthetic response to low and high light of cacao growing without shade in an area of low evaporative demand. Acta Biológica Colombiana, 23(1): 95-103, 2018. <https://doi.org/10.15446/abc.v23n1.64962>



[12]. Jaimez RE, Loor R, Arteaga F, Márquez V y Tezara W. Differential response of photosynthetic activity, leaf nutrient content and yield to long-term drought in cacao (*Theobroma cacao* L.) Acta agronómica, 70(3): 274- 284, 2021 <https://doi.org/10.15446/acag.v70n3.92252>

[13]. Jaimez RE, Peña G, Barragán L, Chica E, Arteaga F y Cedeño G. The effect of water deficit on leaf stomatal conductance, water relations, chlorophyll fluorescence and growth of rootstock-scion combinations of cacao, Scientia Horticulturae, 321, 2023, 112335, ISSN 0304-4238, <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2023.112335>

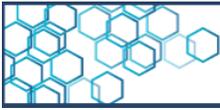
[14]. De Almeida J, Tezara W y Herrera A. Physiological responses to drought and experimental water deficit and waterlogging of four clones of cacao (*Theobroma cacao* L.) selected for cultivation in Venezuela. Agricultural Water Management, 171, 80-88, 2016. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.03.012> Get rights and content

[15]. Baligar V, Bunce J, Machado R y Elson M. Photosynthetic photon flux density, carbon dioxide concentration and vapour pressure deficit effects on photosynthesis in cacao seedlings. Photosynthetica, 46(2):216-221, 2008. DOI:10.1007/s11099-008-0035-7

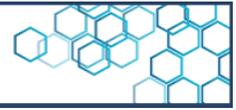
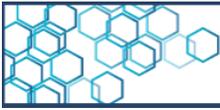
[16]. Ávila-Lovera E, Coronel I, Jaimez R, Urich R, Pereyra P, Araque O, Chacón L. y Tezara W. Ecophysiological traits of adult trees of Criollo cocoa cultivars (*Theobroma cacao* L.) from a germplasm bank. Experimental Agriculture, 52: 137-15, 2016. <https://doi.org/10.1017/S0014479714000593>

[17]. Engels M, Bartley G y Enriquez. Cacao Descriptor, Their State and Modus Operandi. Turrialba, 30: p 209 - 218, 1980.

[18]. Tezara W, Urich R, Jaimez R, Coronel I, Araque O, Azócar C y Chacón I. Does Criollo cocoa have the same ecophysiological characteristics as Forastero? Botanical Sciences, 94: 563-574, 2016. DOI:10.17129/botsci.552



- [19]. Daymond A, Tricker P y Hadley P. Genotypic variation in photosynthesis in cacao is correlated with stomatal conductance and leaf nitrogen. *Biologia Plantarum*, 55: 99-104, 2011. DOI:10.1007/s10535-011-0013-y
- [20]. Araque O, Jaimez R, Tezara W, Coronel I, Urich R y Espinoza W. Comparative photosynthesis, water relations, growth and survival rates in juvenile Criollo cacao cultivars (*Theobroma cacao* L.) during dry and wet seasons. *Experimental Agriculture*, 48:513-522, 2012. <https://doi.org/10.1017/S0014479712000427>
- [21]. Ribeiro M, da Silva J, Aitken W, Machado R y Baligar V. Nitrogen use efficiency in cacao genotypes. *J. Plant Nutr.* 31(2), 239-249, 2008. DOI:10.1080/01904160701853720
- [22]. García J y Moreno L. Respuestas fisiológicas de *Theobroma cacao* L. en etapa de vivero a la disponibilidad de agua en el suelo. Sugerencias para su mejoramiento en Venezuela. *Acta Agron.*, 65 (1): 44-50, 2015.
- [23]. Agudelo G, Cadena J, Almanza P. y Pinzón, E. Desempeño fisiológico de nueve genotipos de cacao (*Theobroma cacao* L.) bajo la sombra de tres especies forestales en Santander, Colombia. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas*, 12(1): 223-232, 2018.
- [24]. Tezara W, Herrera A, De Almeida J, Bolaños M y Reynel V. Respuestas ecofisiológicas y productiva del cacao venezolano y ecuatoriano al estrés. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* 8: 121-124, 2016.
- [25]. De Almeida J, Ávila E, Jaimez R, Araque O, Móvil O, González R. and Tezara, W. Características fotosintéticas de cuatro clones de cacao en un sistema agroforestal en Barlovento, Edo. Miranda. *Investigación y Saberes*, 3(3): 3-21., 2017.
- [26]. Tezara W, Coronel I, Urich R, Marín O, Jaimez R, Chacón I. Plasticidad ecofisiológica de árboles de cacao (*Theobroma cacao*) en diferentes ambientes de Venezuela. III CLAE e IXCEB, 10 a 17 de Setembro de 2009, São Lourenço - MG.p.1-5, 2009.



- [27]. Taiz L, Zeiger, Eds. Plant Physiology. 5<sup>th</sup> Edition, Sinauer Associates Inc., Sunderland, 782 p., 2010.
- [28]. Fowler R. Características del cacao Nacional, Turrialba (Costa Rica), 2 (4):161-166, 1952.
- [29]. López M. Caracterización morfoagronómica in situ de cacao criollo (*Theobroma cacao* L.) en lugares de prevalencia natural y su incidencia en la selección de germoplasma promisorio en El Salvador. ISSN 2522-6509. Agrociencia, 1(4):25-34, 2018.
- [30]. Jaimez R, Tezara W, Coronel I, Urich, R. Ecofisiología del cacao (*Theobroma cacao*): su manejo en el sistema agroforestal. Sugerencias para su mejoramiento en Venezuela. Revista Forestal Venezolana, 52(2): 253-258, 2008.
- [31]. Mena M. Caracterización fenotípica de seis familias híbridas de *Theobroma cacao* L, en el campus experimental "LA TEODOMIRA" – MANABÍ – ECUADOR P. Trabajo de Maestría de la ESPAM MFL, Manabi Ecuador. 101 pg, 2022.
- [32]. Ramos A, Gómez M, Machado E y Aranguren Y. Phenotypic and genotypic characterization of cacao cultivars (*Theobroma cacao* L.) from Dibulla, La Guajira, Colombia. Cienc. Tecnol. Agropecuaria, 21 (3), 2019. e1557 DOI: [https://doi.org/10.21930/rcta.vol21\\_num3\\_art:15](https://doi.org/10.21930/rcta.vol21_num3_art:15).