

# CAPACIDAD FOTOSINTÉTICA DE 15 CLONES DE CAFÉ ROBUSTA (*Coffea canephora*) EN ESMERALDAS, ECUADOR

## PHOTOSYNTHETIC CAPACITY OF 15 CLONES OF ROBUST COFFEE (*Coffea canephora*) IN ESMERALDAS, ECUADOR

Wilmer Tezara Fernández<sup>1,2</sup>, Patricia Jacqueline Mendoza Cortez<sup>1</sup>, Walter Daniel Loyaga Guerrero<sup>1</sup>, Víctor Hugo Reynel Chila<sup>1</sup>, Milton José Bolaños Ortega<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Facultad de Ciencias Agropecuarias, Universidad Técnica Luis Vargas Torres, Estación Experimental Mutile, Esmeraldas, Ecuador

<sup>2</sup>Instituto de Biología Experimental, Facultad de Ciencias, Universidad Central de Venezuela. 47114 Caracas 1041 A, Venezuela

Email: [wilmer.tezara@ciens.ucv.ve](mailto:wilmer.tezara@ciens.ucv.ve)

### Información del artículo    Resumen

Tipo de artículo:  
Artículo original

Recibido:  
05/05/2020

Aceptado:  
14/11/2020

Licencia:  
CC BY-NC-SA 4.0

Revista  
ESPAMCIENCIA  
11(2):57-67

DOI:

[https://doi.org/10.51260/revista\\_espamciencia.v11i2.206](https://doi.org/10.51260/revista_espamciencia.v11i2.206)

Con el fin de obtener información de la capacidad fotosintética de café robusta (*Coffea canephora*), se evaluó la tasa de fotosíntesis (A), transpiración (E), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración intercelular de  $CO_2$  ( $C_i$ ) y eficiencia de uso de agua ( $EUA = A/E$ ) de 15 diferentes clones de café. Se cuantificó la respuesta de la fotosíntesis a la densidad de flujo fotónico (A/DFF) y a la  $C_i$  (A/ $C_i$ ) de 6 clones: SICA 1, 2, 3, 4, Conilón 1 y ECU ROBUSTA 01 cultivados en un umbráculo, en un diseño estadístico completamente aleatorizado en el Jardín Botánico de la Estación Experimental Mutile. Las plántulas de café se regaron cada tres días y fertilizaron durante el experimento para mantener las plantas con vigor, garantizando el buen desempeño fisiológico. Se encontraron diferencias significativas entre los clones estudiados en el intercambio gaseoso: la A varió entre 9,5 y 15  $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ , la  $g_s$  entre 198 y 375  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  y la EUA varió entre 2,6 y 5,8  $mmol\ CO_2\ mol\ H_2O^{-1}$ . Los clones (ECU ROBUSTA 01, Conilón 1 y Conilón 2) mostraron las mayores A y EUA. Se observaron diferencias significativas en las curvas A/DFF y A/ $C_i$  entre los clones ECU ROBUSTA 01, Conilón 1 y SICA. En conclusión, se encontraron diferencias significativas entre clones de café robusta estudiados, siendo los clones ECU ROBUSTA 01, Conilón 1 y SICA 1, los que podrían tener una mayor productividad, en Esmeraldas, en función de su mayor capacidad fotosintética.

**Palabras clave:** Conilón, intercambio gaseoso, eficiencia de uso de agua, fotosíntesis, concentración intercelular de  $CO_2$ .

### Abstract

The objective of this study was to evaluate 15 different coffee clones to obtain information on the photosynthetic capacity of robusta coffee (*Coffea canephora*), photosynthesis rate (A), transpiration (E), stomatal conductance ( $g_s$ ), intercellular  $CO_2$  concentration ( $C_i$ ) and water use efficiency ( $WUE = A/E$ ). We quantified the response of photosynthesis to photon flux density (A/PFD) and  $C_i$  (A/ $C_i$ ) of 6 clones: SICA 1, 2, 3, 4, Conilon 1 and ECU ROBUSTA 01 grown in an umbraculum, using a completely randomized statistical design at the Botanical Garden of the Mutile Experimental Station. The coffee seedlings were watered every three days and fertilized during the experiment to keep the plants vigorous for good physiological performance. Significant differences were found among the clones studied in the gas exchange: A values varied between 9.5 and 15  $\mu mol\ m^{-2}\ s^{-1}$ ;  $g_s$  between 198 and 375  $mmol\ m^{-2}\ s^{-1}$  and the WUE varied between 2.6 and 5.8  $mmol\ CO_2\ mol\ H_2O^{-1}$ . The clones (ECU ROBUSTA 01, Conilon 1 and Conilon 2) showed the largest A and WUE values. Significant differences were observed in the A/PFD and A/ $C_i$  curves among the ECU ROBUSTA 01, Conilon 1 and SICA clones. In conclusion, significant differences were found between robusta coffee clones studied, being the clones ECU ROBUSTA 01, Conilon 1 and SICA 1, which could show a higher productivity, in Esmeraldas, based on their greater photosynthetic capacity.

**Keywords:** Conilon, gas exchange, water use efficiency, photosynthesis, intercellular  $CO_2$  concentration.

## INTRODUCCIÓN

El café, es consumido por aproximadamente un tercio de la población mundial y es uno de los productos agrícolas más comercializados en el mundo. De las 100 especies del género *Coffea* (Eskes, 1989a), sólo *Coffea arabica* L. (café arábigo) y *Coffea canephora* Pierre ex A. Froehner (café robusta) son económicamente importantes; produciéndose el 63% de arábigo y el 37% de robusta (Fassio y Silva, 2007; ICO, 2016).

El café se cultiva en aproximadamente 80 países tropicales y constituye la base económica. Además, se estima que alrededor de 25 millones de familias de agricultores en todo el mundo producen café, con una mayoría de pequeños productores y familias cuyos medios de vida dependen en gran medida de este cultivo (DaMatta et al., 2019).

Después del petróleo, el café es el producto comercial más valioso en todo el mundo, con ventas mundiales estimadas en 90 billones de dólares (ICO, 2016). La producción mundial de café para los años 2017-2018 fue entre 160 y 172 millones de sacos de 60 Kg, por año (ICO, 2020). En el Ecuador, el café constituye un producto de gran importancia social, económica y ambiental (COFENAC, 2013; Duicela, 1993, 2017a) y su producción durante el 2017-2018 fue de 645 000 y 601 000 sacos, respectivamente, con un porcentaje de cambio para estos años de -3,6% (ICO, 2020a).

El café se produce en 20 de las 22 provincias del Ecuador según la Asociación Nacional de Exportadores de Café. La producción de arábigo, se concentra específicamente en Manabí, Loja y las estribaciones de la Cordillera Occidental de los Andes, en tanto que el robusta se cultiva en la Amazonía (Sucumbíos y Orellana), en su mayor porcentaje.

Las principales causas de la baja producción de café en el Ecuador ( $7 \text{ qq ha}^{-1} \cdot \text{año}^{-1}$ ) son: baja productividad de las variedades ( $200 \text{ kg} \cdot \text{ha}^{-1}$ ), reducción del área cultivada, prevalencia de cafetales viejos que no han sido renovados durante décadas, a la deficiencia técnica y mal manejo agronómico por parte de los pequeños productores (Duicela et al., 2016; Duicela, 2017a); todo esto ocasiona un déficit de cerca de 1.4 millones de sacos de café robusta generado por la alta demanda de la industria de café soluble en Ecuador que en la actualidad se encuentra importando café (PROEcuador, 2013; Duicela, 2017a).

Desde el año 2007, la Compañía de Elaborados El Café, Gusnobe, Mercafé S.A. y Solubles Instantáneos, han realizado importación de café en grano proveniente de Vietnam, Brasil y otros países productores para suplir las necesidades de la industria nacional. Hasta septiembre

del 2012, se reporta la importación de 68 079 toneladas de café en grano (Duicela et al., 2016).

El café es un cultivo leñoso tropical originario del norte de Etiopía, en el oriente de África. El café robusta se cultiva en África Central y Occidental, en todo el Sudeste de Asia y un poco en Brasil, donde se le conoce como “Conillón” (Rojo, 2014).

El cafeto es un arbusto que pertenece a la familia de las Rubiaceae, que puede alcanzar hasta 10 metros de altura en café robusta (ICO, 2020b). El arábigo (café de altura), produce mejor entre 1000 y 2000 msnm en un clima templado, con suelos ricos en nutrientes y precipitaciones estacionales y moderadas; por el contrario robusta, tienen una mayor productividad en altitudes inferiores a 1000 msnm, donde existen suelos pobres en nutrientes, en un clima caliente con abundantes precipitaciones, que promueven un frecuente reciclaje de materia orgánica.

El mejoramiento genético en cultivos de café ha sido orientado al incremento de la productividad (Duicela, 2017) y búsqueda de variedades, géneros, especies e híbridos de café con resistencia a las principales plagas y enfermedades (Eskes, 1989b), como son la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix*), broca del café (*Hypothenemus hampei*) y otros problemas como los nematodos (*Meloidogyne* y *Pratylenchus* spp.), la mancha de hierro (*Cercospora coffeicola*) y antracnosis (*Colletotrichum coffeanum*).

En la Red Universitaria de Investigación de Café (REDUCAFÉ), se ha discutido que en el Ecuador el café robusta podría ser una alternativa positiva para incrementar la producción del café en el país dadas las características sensoriales excepcionales de este tipo de café en el Ecuador; y a la resistencia a enfermedades (Duicela, 2017b). Se ha reportado que algunos clones de café robusta en especial del tipo Conillón suelen tener mayor altura de planta, número de ramas y diámetro de tallo; además, de una buena productividad en comparación con los cultivares arábigo (Duicela et al., 2016; Duicela, 2017a).

En Brasil, existe mucha información fisiológica, en *C. arabica* y *C. canephora*: relaciones hídricas y tolerancia a la sequía (DaMatta y Rena, 2001, 2002; DaMatta y Ramalho, 2006), aclimatación fotosintética a la luz (DaMatta, 2004; Cavatte et al. 2012; Rodríguez-López et al., 2014), metabolismo del nitrógeno (Carelli et al., 2006), los impactos de temperaturas extremas y la sequía en la producción del café (DaMatta y Ramalho, 2006), efecto de elevadas concentraciones de CO<sub>2</sub> en la fisiología y producción del café (DaMatta et al., 2016, 2019; Martins et al., 2016; Rodrigues et al., 2016).

Tradicionalmente el café es considerado una especie de sombra, con bajo punto de saturación de luz (PSL) (Kumar y Tieszen, 1980; Fahl *et al.*, 1994), bajas tasas de fotosíntesis ( $A$ ) a densidad de flujo fotónico saturante ( $A_{DFFsat}$ ), y altas eficiencias cuánticas ( $\Phi_{CO_2}$ ). En café se han reportado valores de  $A$  de 7 - 8  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , y conductancias estomáticas ( $g_s$ ) entre 108-148  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  (DaMatta *et al.*, 2007). Los bajos valores de  $A$  *in situ* se han asociado con altas limitaciones estomática y mesofilar, más que a las limitaciones bioquímicas (DaMatta *et al.*, 2001; DaMatta, 2003; Cavatte *et al.*, 2008).

En la provincia de Esmeraldas, Ecuador, se ha reportado que la  $A$  varió entre 9,5 y 15,1  $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y  $g_s$  entre 198,3 y 411,8  $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , en diferentes cultivares de café arábigo (Loyaga, 2017; Tezara *et al.*, 2018). Además, se ha logrado una caracterización morfológica y productiva de accesiones de café robusta de diferentes orígenes (Ducela *et al.*, 2016), y existe una amplia información de producción y poscosecha (Ducela, 2017), sin mencionarse aspectos fisiológicos.

En Ecuador, los programas de mejoramiento, carecen de información ecofisiológica; estas evaluaciones son indispensables para entender las respuestas de aclimatación del café a las diferentes condiciones ambientales (Tezara, 2017). Existe desconocimiento de muchos procesos fisiológicos en café ecuatoriano y es escasa la información de la actividad fotosintética (Tezara *et al.*, 2018), por tanto conocer la respuesta de la capacidad fotosintética del café a variables ambientales tales como: luz,  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$ ; esto permitió seleccionar los clones más eficientes en el uso de recursos, lo cual será de gran utilidad frente al eminente cambio climático.

Los objetivos del estudio fueron: 1. Evaluar el intercambio gaseoso de 15 clones de café robusta, 2. Cuantificar la respuesta fotosintética de seis clones de café robusta en relación a la densidad de flujo fotónico (DFF) y 3. Cuantificar la respuesta fotosintética de seis clones café robusta en función de la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ). Esta investigación permitió conocer información fisiológica importante en relación a la eficiencia del uso de recursos y verificar si existe una alta variabilidad fisiológica en los clones de café robusta en Ecuador.

## MATERIALES Y MÉTODOS

### Área de estudio y material vegetal

El estudio se realizó en un vivero, con techo de sarán de 75% ubicado en el Jardín Botánico de la Estación Experimental Mutila, de la Universidad Técnica Luis Vargas Torres de Esmeraldas. Se cultivaron plántulas (90 plantas de 15 diferentes clones) de 10 meses de edad de

café robusta (Cuadro 1) en fundas de 20 libras, en tierra abonada; las plantas fueron irrigadas cada tres días y fertilizadas con un nutriente completo (20:20:20). Una vez que las plantas estuvieron adaptadas por un mes a las condiciones microclimáticas del vivero, se iniciaron las medidas fisiológicas.

**Cuadro 1.** Código de los 15 clones de café robusta evaluados y vivero de procedencia

Clones	Viverista	Ubicación
NP-3056 P10		
NP-2024 P1	Noteno Francisco	Estrella Yacu, Orellana
COF-01		
COF-06		
COF-02	Baker Nicolás	Cerecita, vía a la Costa
LG-S-02		
LG-S-01	Gavidia Luis	Sevilla de Oro, Sucumbios
SICA 1		
SICA 2		
SICA 3		
SICA 4		
SICA 5	UEB	Caluma, Bolívar
Conilón 2		
ECU ROBUSTA 01		
Conilón 1		

### Caracterización microclimática

Todas las determinaciones microclimáticas se realizaron a intervalos de una hora, de 8:00 -17:00, dentro y fuera del vivero; en siete diferentes días de muestreos. La densidad de flujo fotónico (DFF) se midió con un LICOR LI-250A (Light Meter, USA). Se midió la temperatura del aire ( $T_a$ ), humedad relativa (HR) y la concentración de  $\text{CO}_2$  ambiental ( $C_a$ ) mediante el uso de un  $\text{CO}_2$ METER.COM (China).

### Condiciones edafoclimáticas de la zona de muestreo

En la zona de estudio la precipitación promedio anual es de 1030 mm; la temperatura promedio de 24°C, humedad relativa promedio 85% y una heliofanía de 1200 horas/sol/año. Información obtenida del Instituto Oceanográfico de la Armada, Ecuador, ubicada en el puerto de Esmeraldas (INOCAR, 2012).

### Mediciones instantáneas de intercambio de gases

Las mediciones de tasas de fotosíntesis ( $A$ ), transpiración ( $E$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  ( $C_i$ ), y eficiencia de uso de agua instantáneas ( $EUA = A/E$ ) fueron realizadas usando un analizador infrarrojo de gases portátil (CIRAS 2, PP Systems Hitchin, UK) unido una cámara de asimilación (PLC). Todas las medidas se realizaron bajo las

siguientes condiciones: DFF ( $1200 \pm 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), temperatura foliar ( $T_f$ ) de  $30 \pm 0.5 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $400 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ , 21% de  $\text{O}_2$ , y un déficit de presión de vapor de agua entre la hoja-atmósfera (DPV) de 18 - 25 mbares.

Todas las mediciones se realizaron en hojas adultas completamente expandidas y sanas (tercera hoja a partir del ápice), de 5 diferentes plantas por clon ( $n = 5$ ). Las evaluaciones se realizaron durante 2 meses (18 junio, 25, 31 julio y 16 agosto).

### Curvas A vs DFF

Se realizaron curvas de A en función de DFF (A vs DFF) en hojas de 4 diferentes plantas ( $n = 4$ ) en 6 diferentes clones (SICA 1, 2, 3, 4, ECU ROBUSTA 01 Y Conilón 1), estos clones de robusta fueron seleccionados por presentar las mayores A y EUA.

Las curvas A vs DFF, se realizaron con un CIRAS-2, variando la DFF desde 0 hasta  $2000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  en ocho pasos sucesivos. Las medidas se realizaron en hojas adultas bien expandidas, bajo las siguientes condiciones:  $T_f$  de  $30 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ ,  $400 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$ , 21% de  $\text{O}_2$ , y un DPV de 20 mbares.

Las curvas se ajustaron con una ecuación empírica:

$$A = b + d * \exp^{k*DFF} \quad (1)$$

(Tezara et al., 1998)

Donde, b representa la máxima tasa de fotosíntesis a DFF saturante ( $A_{DFF\text{sat}}$ ); (b+d), es el punto de corte con el eje de las ordenadas es la respiración mitocondrial en oscuridad ( $R_d$ ) y el producto ( $K*DFF$ ) representa la eficiencia cuántica aparente ( $\Phi_{CO_2}$ ), es decir, la porción lineal de las curvas; el punto de corte con el eje de las abscisas representa el punto de compensación de luz (PCL), es decir la DFF a la cual la A y la respiración se igualan y por tanto el flujo neto de intercambio gaseoso total es cero.

$$PCL = \ln(-b/d)/K \quad (2)$$

### Curvas A vs $C_i$

Se realizaron curvas de respuesta de la A a la  $C_i$  en 4 diferentes individuos de cada clon ( $n = 4$ ) en 6 diferentes clones de robusta (SICA 1, 2, 3, 4, ECU ROBUSTA 01 Y Conilón 1). Se utilizó un CIRAS 2, para hacer las curvas de respuesta A vs  $C_i$ . Las medidas se realizaron a diferentes concentraciones de  $\text{CO}_2$  ambiental ( $C_a$ ), incrementando progresivamente la  $C_a$  desde 0 hasta  $2000 \mu\text{mol mol}^{-1}$ . Todas las curvas se realizaron a 21% de  $\text{O}_2$ ,

$T_f$  de  $30 \pm 1 \text{ }^\circ\text{C}$ , DFF de  $1200 \pm 20 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un DPV de 20 mbares.

En las curvas A vs  $C_i$  la porción lineal determina la eficiencia de carboxilación (EC); el punto de corte con el eje de las ordenadas la tasa de respiración mitocondrial diurna ( $R_D$ ); la fotosíntesis máxima a una concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  saturante ( $A_{CO_2\text{sat}}$ ) y el punto de corte con el eje de las abscisas representa el punto de compensación de  $\text{CO}_2$  ( $\Gamma$ ), es decir la  $C_i$  a la cual la A y la respiración se igualan y por tanto el flujo neto de intercambio gaseoso total es cero.

Se usó el modelo de estado estacionario de la fotosíntesis (Von Caemmerer, 2013), para determinar *in vivo* la velocidad máxima de carboxilación de RuBisCO ( $V_{\text{cmax}}$ ), tasa máxima del transporte de electrones ( $J_{\text{max}}$ ), tasa de utilización de las triosa fosfatos (TPU), usando el modelo propuesto por Sharkey et al., (2007; Sharkey, 2015).

El análisis de sensibilidad de las curvas A/ $C_i$ , a través de las funciones demanda suministro de las diferentes limitaciones de la fotosíntesis, permitió calcular la magnitud de la limitación estomática relativa;  $L_s$  (Farquhar y Sharkey, 1982) y evaluar así la contribución de  $g_s$  en la regulación de A en café robusta.

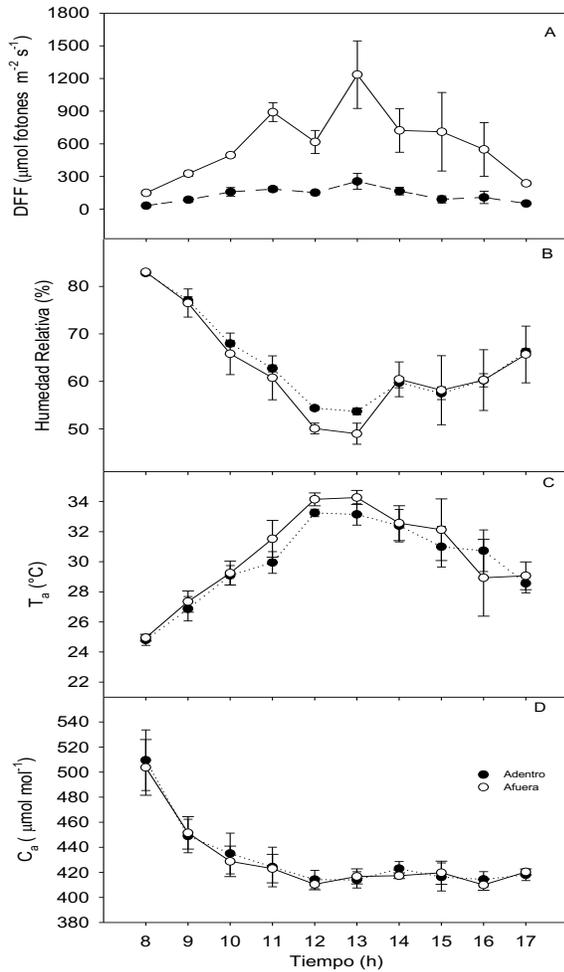
### Análisis estadístico

Se utilizó un diseño estadístico completamente aleatorizado. Se realizó un muestreo al azar de 5 plantas de cada clon ( $n = 5$ ), en 15 genotipos de café robusta. Se realizó un ANAVA de una vía de los diferentes parámetros estudiados y la separación de medias se hizo con la prueba de Tukey a un nivel de significancia de  $p < 0,05$ , usando INFOSTAF 2016. Se utilizó el programa SigmaPlot 11,0 para el ajuste de las curvas A vs DFF y A vs  $C_i$ .

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

### Microclima

Los máximos valores de DFF ( $1200 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) fueron observados al medio día, al igual que la mayor  $T_a$  y los menores % HR (Figura 1). El Sarán redujo efectivamente el 75 % de la DFF incidente en las plantas de café robusta (Figura 1A). No se observaron diferencias entre las variables % HR,  $T_a$  y  $C_a$ , dentro y fuera del vivero. A lo largo del día la  $C_a$  fue de aproximadamente  $410 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ; los altos valores de  $C_a$  en tempranas horas de las mañanas se debe posiblemente a la respiración edáfica y nocturna en las plantas (Figura 1B, C, D).

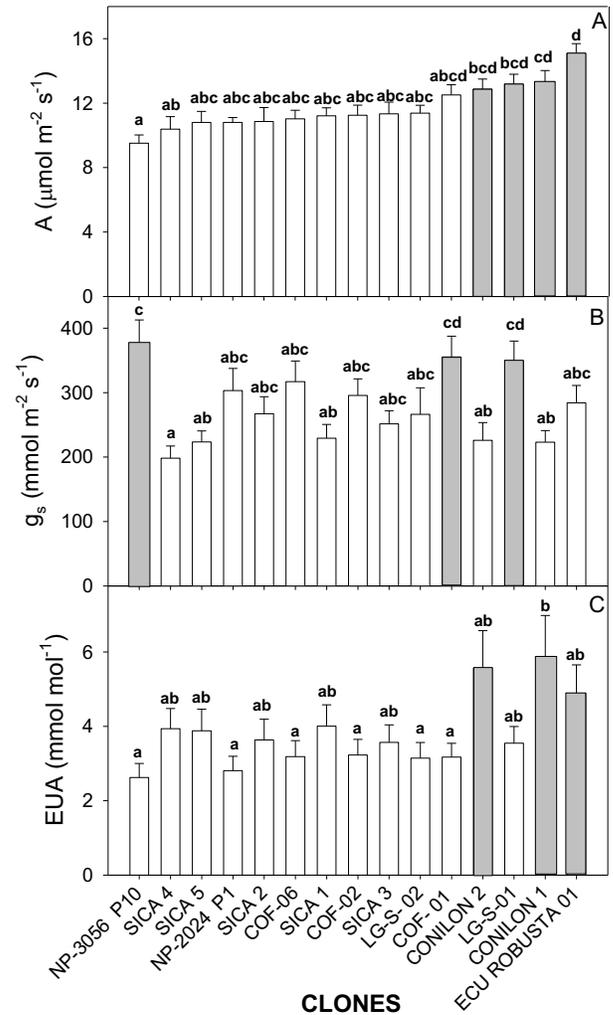


**Figura 1.** Curso diario de las variables microclimáticas: A. Densidad de flujo fotónico; B. Humedad relativa; C. Temperatura del aire; D. Concentración ambiental de  $\text{CO}_2$ . Las medidas fueron tomadas dentro (círculos cerrados) y fuera del vivero (círculos abiertos) en 7 diferentes días ( $n = 7$ ).

### Intercambio gaseoso

Se observó diferencias significativas en A entre los diferentes clones de café robusta evaluados ( $p < 0,05$ ), encontrándose las menores A en NP 3056 P10 y las mayores en ECU ROBUSTA 01 (Figura 2A).

Se observó diferencias significativas entre clones en la  $g_s$ , las menores se encontraron en SICA 4 mientras que las mayores se observaron NP 3056 P10 (Figura 2B). Las mayores EUA se observaron en los clones Conilón 1, Conilón 2 y ECU ROBUSTA 01 en comparación con las menores encontradas en los clones NP 3056 P10 y NP 2024 P1 (Figura 2C), indicando que los primeros tienen posibilidades de un mejor uso del recurso hídrico.



**Figura 2.** Intercambio gaseoso de 15 diferentes clones de café robusta, A. tasa de Fotosíntesis, B. Conductancia estomática, C. Eficiencia de uso de agua, en plantas creciendo en el invernadero del Jardín Botánico de Mutile, con buen suministro hídrico y nutricional. Cada barra muestra el promedio de 4 diferentes muestreos. Las barras grises muestran los clones con mayores valores en cada parámetro evaluado. Letras diferentes indican diferencias significativas entre clones ( $p < 0,05$ ).

Los resultados del intercambio gaseoso fueron similares a los reportados en cultivares de café arábigo (Loyaga, 2017; Tezara *et al.*, 2018) y mayores a los reportados previamente en café (DaMatta *et al.*, 2007). En general, la A observada en diversas especies leñosas perennes, incluyendo al café, ha sido obtenida en plantas jóvenes que crecen en potes bajo condiciones de invernadero,

registrándose valores muy bajos con relación a los obtenidos en campo para un determinado valor de  $g_s$ , en donde la A escasamente sobrepasa valores de  $12 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (DaMatta y Rodríguez, 2007).

La E mostró diferencias significativas entre los 15 clones de café robusta evaluados. La menor E fue observada en los clones SICA 4 y Conilón 1 ( $3,2 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ) en comparación con las mayores E, observadas en los clones NP 3056 P10 y NP 2024 P1 ( $4,8 \text{ mmol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), lo que explica la menor EUA de estos clones. Similares valores de E han sido reportados previamente en café en Esmeraldas (Loyaga, 2017; Tezara et al., 2018).

La  $C_i$ , tuvo diferencias significativas entre clones, los valores se encontraron entre  $260 \pm 10 \mu\text{mol mol}^{-1}$  (SICA 1) y  $307 \pm 5 \mu\text{mol mol}^{-1}$  en los clones NP 3056 P10, NP 2024 P1, y COF-01, respectivamente.

En los 15 clones de café robusta evaluados, no se encontró una relación entre la A y  $g_s$  ( $p>0,45$ ), sugiriendo que en los clones de café robusta la A fue independiente de la  $g_s$ . Resultados similares han sido reportados para clones de robusta y Conilon (DaMatta et al., 2007) y contrario a los reportados en café arábigo, donde se encontró una relación lineal significativa entre A y  $g_s$  (DaMatta et al., 2007; Loyaga, 2017; Tezara et al., 2018). Los resultados señalan que en los clones de café robusta estudiados, la apertura de los estomas, aparentemente, no regula la A.

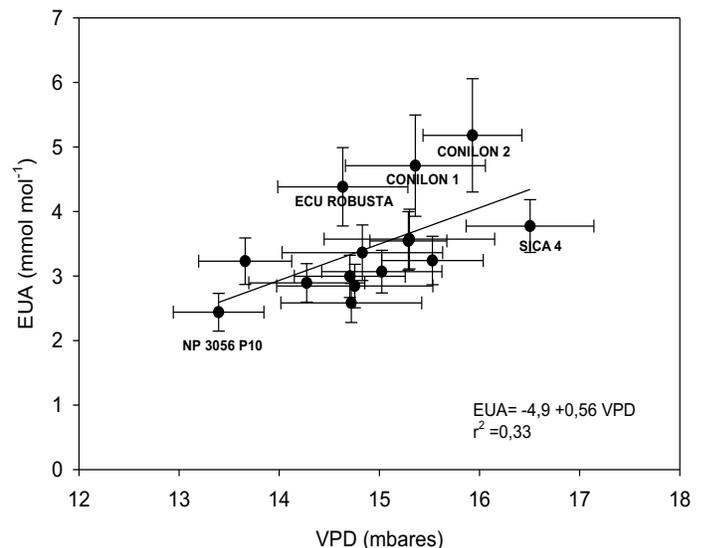
En los diferentes clones de café robusta, la A fue independiente del VPD ( $p=0,16$ ), sugiriendo que los clones evaluados, en buena condición hídrica y nutricionales las respuestas de la  $g_s$  al VPD fue pequeña o ausente, es decir, no existe un control estomático fuerte.

La ausencia de correlación A y el VPD, indica que los estomas no responden al gradiente de humedad del aire en café robusta, a diferencia de lo reportado en café arábigo, el cual mostró una fuerte sensibilidad estomática al aumento VPD (DaMatta y Ramalho, 2006; Loyaga, 2017; Tezara et al., 2018). Existe evidencia en *C. canephora* de que el control de la apertura estomática está determinado, por señales químicas procedentes de raíces y es menos sensible a la disminución de la disponibilidad hídrica el suelo que en el café arábigo (Fahl et al., 2001) y por lo tanto, el requisito de un control estomático eficaz de la E, no sería tan imperativo para el café robusta como para el arábigo.

Los estomas del cafeto responden fuertemente a la demanda evaporativa de la atmósfera, lo cual se traduce en una reducción significativa de la  $g_s$  en la medida en que el aire se torne más seco (Barros et al., 1997; DaMatta y Ramalho, 2006; Pinheiro et al., 2005). En las

horas del día en donde se registran altas  $T_a$  y la HR es mayor, como ocurre en las plantaciones arborizadas, puede observarse mayor apertura estomática, especialmente cuando el suministro o la disponibilidad de agua no es limitante (Tesda y Kumar, 1978). De ese modo, los estomas del cafeto pueden responder a las variaciones en la demanda evaporativa de forma independiente del status hídrico foliar.

En los 15 clones de café robusta evaluados, en buena condición hídrica y nutricional, se encontró una relación lineal entre la EUA y el VPD (Figura 3). Se observó las mayores EUA en los clones (Conilón 1, 2 y ECU ROBUSTA 01) a mayores valores de VPD, mientras que el clon (NP 3056 P10) tuvo las más bajas EUA. Es necesario conocer en detalle la respuesta de la  $g_s$  y EUA al VPD, no está claro por qué estas respuestas en café robusta, más estudios en esta dirección son aún necesarios.

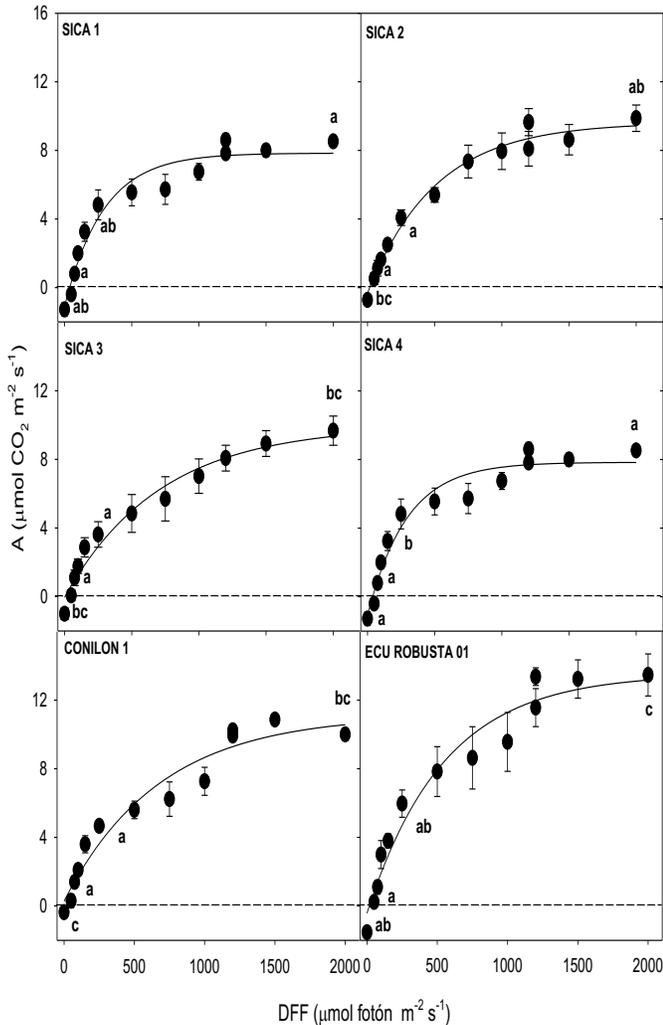


**Figura 3.** Relación entre la eficiencia de uso de agua y el gradiente de vapor de agua hoja- aire en 15 diferentes clones de café robusta evaluados. Se muestra la ecuación de regresión y el coeficiente de determinación, significativo a  $p<0,05$ .

El café muestra tasas relativamente bajas de A y probablemente requiere grandes cantidades de carbohidratos para mantener altos rendimientos, pero las complejas interacciones entre A, asignación y almacenamiento de carbono y los sumideros no han sido adecuadamente examinados. No se ha dedicado ningún esfuerzo a determinar las razones fisiológicas del por qué *C. canephora* es generalmente más productivo que los cultivares de arábica y cómo estas diferencias podrían ser manipuladas a través de la ingeniería genética (DaMatta et al., 2007).

**A vs DFF**

Las curvas A vs DFF de 6 diferentes clones de café robusta se muestran Figura 4. Todos los ajustes mostrados corresponden a una hipérbola rectangular con excelentes ajustes y altos coeficientes de determinación ( $r^2$ ) superior a los 0,95 ( $p < 0,05$ ; Figura 4).



**Figura 4.** Curva de respuesta de la fotosíntesis a la densidad de flujo fotónico (A vs DFF) en 6 diferentes clones de café robustas (n=4). Letras diferentes en las diferentes regiones de la curva indican diferencias significativas entre clones ( $p < 0,05$ ).

Se encontraron diferencias significativas en las curvas A vs DFF entre los 6 clones estudiados; encontrándose diferencias significativas en los 4 parámetros evaluados ( $\Phi_{CO_2}$ ,  $R_d$ ,  $A_{DFFsat}$ , PCL). La mayor  $A_{DFFsat}$  se encontró en ECU ROBUSTA 01 ( $14,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), y la menor en SICA 1 y 4 ( $12,5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Cuadro 2).

Los parámetros de las curvas A vs DFF en café robusta, fueron similares a los reportados previamente en café (Cavatte et al., 2011; Martins et al., 2014; Rodríguez-Lopez et al., 2012, 2014; Araujo et al., 2008; DaMatta et al., 2007).

La intensidad de luz a la cual se saturaron los clones fue relativamente alta (PSL  $> 1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Figura 4). La menor tasa de respiración mitocondrial en oscuridad ( $R_d$ ) se midió en Conilón 1, mientras que la mayor se obtuvo en SICA 4 (Cuadro 2).

El PSL de los clones de robusta estudiados fue superior a lo reportado en diferentes cultivares y/o clones de café ( $\sim 600 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Cavatte et al., 2011; Martins et al., 2014; Rodríguez-Lopez et al., 2012; 2014; Araujo et al., 2008; DaMatta et al., 2007).

**Cuadro 2.** La tasa de fotosíntesis a DFF saturante, tasa de respiración en oscuridad, eficiencia cuántica aparente y punto de compensación de luz de hojas de 6 clones de café robusta (n=4). Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas entre clones ( $p < 0,05$ ).

Clon	$A_{DFFsat}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$R_d$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\Phi_{CO_2}$ ( $\text{mol CO}_2 \text{ mol fotones}^{-1}$ )	PCL ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
SICA 1	$8,5 \pm 0,7 \text{ a}$	$-1,08 \pm 0,3 \text{ b}$	$0,0319 \pm 0,008 \text{ ab}$	$34,4 \pm 9,4 \text{ a}$
SICA 2	$9,8 \pm 0,6 \text{ ab}$	$-0,34 \pm 0,2 \text{ bc}$	$0,0201 \pm 0,003 \text{ a}$	$19,0 \pm 8,7 \text{ a}$
SICA 3	$12,5 \pm 1,6 \text{ bc}$	$-0,22 \pm 0,4 \text{ bc}$	$0,0177 \pm 0,007 \text{ a}$	$32,0 \pm 11,4 \text{ a}$
SICA 4	$8,6 \pm 0,7 \text{ a}$	$-1,40 \pm 0,3 \text{ a}$	$0,0395 \pm 0,003 \text{ b}$	$37,2 \pm 6,3 \text{ a}$
CONILON 1	$12,3 \pm 1,5 \text{ bc}$	$-0,06 \pm 0,4 \text{ c}$	$0,018 \pm 0,005 \text{ a}$	$18,6 \pm 3,6 \text{ a}$
ECU ROBUSTA 01	$14,2 \pm 1,7 \text{ c}$	$-1,0 \pm 0,3 \text{ ab}$	$0,035 \pm 0,009 \text{ ab}$	$30,5 \pm 5,6 \text{ a}$

Las  $R_d$  varió entre  $-0,06$  y  $-1,4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , similar a lo reportado en otros cultivares de café (Tezara, 2017). La mayor  $\Phi_{CO_2}$ , fue en SICA 4 y ECU Robusta 01 ( $0,035$ - $0,039 \text{ mol CO}_2 \text{ mol fotones}^{-1}$ ), superiores a los reportados en café arábica (Cavatte et al., 2011; Araujo et al., 2008); indicando que estos clones tienen un mejor uso de la luz.

No se encontraron diferencias significativas en PCL, observándose que para todos los clones evaluados, que el PCL fue menor de  $50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , indicando que el café robusta es una especie umbrófila.

**A vs C<sub>i</sub>**

En las curvas A vs  $C_i$  de los clones de café robusta estudiados; hubo diferencias significativas entre los clones (Figura 5). El clon ECU ROBUSTA 01 mostró la mayor  $A_{CO_2sat}$ . Se pudo observar diferencias significativas entre clones en los parámetros  $A_{CO_2sat}$ ,  $R_D$ , EC,  $\Gamma$  y  $L_s$  (Cuadro 3).

Las mayores  $A_{CO_2sat}$  se encontraron en los clones SICA 4, Conilón 1 y ECU ROBUSTA 01 ( $28$ - $30 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ),

y las menores en SICA 1, SICA 2 y SICA 3 ( $25,2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ; Cuadro 3); indicando una mayor capacidad fotosintética a elevadas concentraciones de  $\text{CO}_2$  en ECU ROBUSTA 01. Los valores de  $A_{\text{CO}_2\text{sat}}$  en este estudio fueron mayores a las reportadas en café arábigo (Cavatte et al., 2011; Araujo et al., 2008).

La menor  $R_D$  se midió en Conilón 1, mientras que la mayor se obtuvo en SICA 4 (Cuadro 3). La mayor  $R_D$  SICA 4, sugirió una mayor tasa de fotorrespiración en el Conilón 1.

La mayor relación entre la cantidad de  $\text{CO}_2$  fijado en fotosíntesis por cantidad de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares del mesófilo de la hoja (EC), fue en el clon SICA 1 ( $0,19 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), mientras que el clon menos eficiente utilizando el  $\text{CO}_2$  fue SICA 4 ( $0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ) (Cuadro 3). En café han sido reportados valores de EC inferiores (Tezara, 2017).

Se encontraron diferencias significativas en  $\Gamma$ , el mayor se observó en el clon SICA 4 y el menor en SICA 1 (Cuadro 3), sugiriendo que SICA 1 a bajas  $C_i$  ( $85 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ) se alcanzó el un equilibrio entre la fotosíntesis y la respiración y por tanto el flujo neto de  $\text{CO}_2$  es cero.

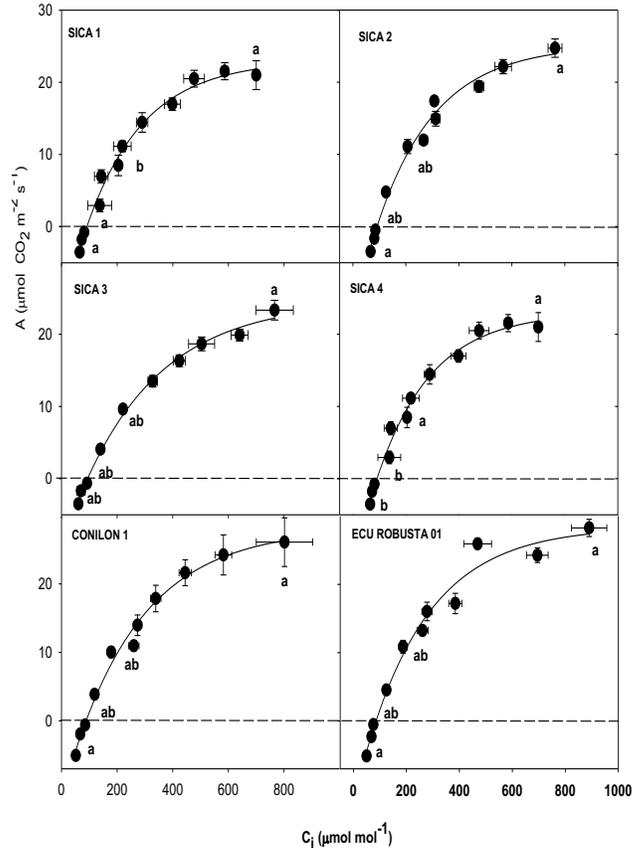
**Cuadro 3.** La tasa de fotosíntesis a  $C_i$  saturante, tasa de respiración diurna, eficiencia de carboxilación, punto de compensación de  $\text{CO}_2$  y limitación estomática relativa de hojas de 6 clones de café robustas ( $n=4$ ). Letras diferentes en cada columna, indican diferencias significativas entre clones ( $p<0,05$ ).

Clones	$A_{\text{CO}_2\text{sat}}$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$R_D$ ( $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	EC ( $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$\Gamma$ ( $\text{mmol mol}^{-1}$ )	$L_s$ (%)
SICA 1	$25,2 \pm 3 \text{ a}$	$-3,5 \pm 0,1 \text{ a}$	$0,192 \pm 0,04 \text{ b}$	$85 \pm 6 \text{ a}$	$22 \pm 4 \text{ a}$
SICA 2	$25,7 \pm 2 \text{ a}$	$-3,4 \pm 0,04 \text{ a}$	$0,184 \pm 0,03 \text{ ab}$	$91 \pm 4 \text{ ab}$	$24 \pm 2 \text{ ab}$
SICA 3	$25,8 \pm 1 \text{ a}$	$-3,5 \pm 0,4 \text{ ab}$	$0,107 \pm 0,01 \text{ ab}$	$89 \pm 7 \text{ ab}$	$28 \pm 2 \text{ ab}$
SICA 4	$30,1 \pm 3 \text{ ab}$	$-3,6 \pm 0,03 \text{ b}$	$0,100 \pm 0,02 \text{ a}$	$105 \pm 6 \text{ b}$	$32 \pm 2 \text{ b}$
CONILON 1	$28,3 \pm 3 \text{ ab}$	$-5,1 \pm 0,1 \text{ a}$	$0,169 \pm 0,03 \text{ ab}$	$88 \pm 2 \text{ ab}$	$24 \pm 2 \text{ ab}$
ECU ROBUSTA 01	$30,1 \pm 2 \text{ b}$	$-5,1 \pm 0,2 \text{ a}$	$0,174 \pm 0,03 \text{ ab}$	$86 \pm 4 \text{ ab}$	$24 \pm 3 \text{ ab}$

La mayor limitación estomática relativa ( $L_s$ ) se encontró en el clon SICA 4 (32 %) y la menor en el SICA 1 (22 %; Cuadro 4). Los valores encontrados de  $L_s$ , indican que la A está limitada entre un 22 y 32%, esto fue apoyado por los valores de  $C_i$  operacional obtenidos en las medidas de intercambio gaseoso ( $260\text{-}300 \mu\text{mol mol}^{-1}$ ), los cuales fueron aproximadamente un 20-30% menores que la concentración ambiental de  $\text{CO}_2$ .

La  $L_s$  de los 6 clones de café robusta estudiados fue entre 22-32 %, siendo estos valores inferiores a los reportados en café arábigo (38 %; Cavatte et al., 2011; Araujo et al., 2008; Tezara, 2017).

Los parámetros ( $A_{\text{CO}_2\text{sat}}$ ,  $R_D$ , EC,  $\Gamma$  y  $L_s$ ) estimados de las curvas A vs  $C_i$  de los clones de café robusta estudiados, fue similar a la reportadas previamente en diferentes cultivares de café (Cavatte et al., 2011; Martins et al., 2014; Rodríguez-Lopez et al., 2012, 2014; Araujo et al., 2008; DaMatta et al., 2007).



**Figura 5.** Curva de respuesta de la fotosíntesis a la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  (A vs  $C_i$ ) en 6 diferentes clones de café robustas ( $n=4$ ). Letras diferentes en las diferentes regiones de la curva, indican diferencias significativas entre clones ( $p<0,05$ ).

Las mayores  $V_{\text{Cmax}}$ ,  $J_{\text{max}}$  y TPU fueron observadas en los clones ECU ROBUSTA 1 y SICA 1, indicando una mayor capacidad fotosintética en estos clones, por el contrario los clones SICA 3 y 4 mostraron la menor capacidad fotosintética (Cuadro 4). La tasa de utilización TPU, vario en  $7,9$  y  $10,1 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . Todos los parámetros estimados en los clones robusta fueron superiores a los mostrados en café arábigo (Cavatte et al., 2011; Martins et al., 2014; Araujo et al., 2008; DaMatta et al., 2007).

**Cuadro 4.** Parámetros bioquímicos estimados del modelo de Sharkey (2015): velocidad máxima de carboxilación, tasa máxima de transporte de electrones y tasa de utilización de las triosas fosfatos de 6 cultivares de café robusta en plantas en buena condición hídrica. Letras diferentes en cada columna indican diferencias significativas entre clones ( $p < 0,05$ ).

Clon	$V_{cmax}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	$J_{max}$ ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )	TPU ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ )
SICA 4	88,1 ± 8 a	96,7 ± 5 a	8,3 ± 0,4 a
SICA 3	101 ± 11 a	109,2 ± 5 b	8,0 ± 0,3 a
SICA2	128,6 ± 6 b	118,1 ± 4 bc	8,9 ± 0,4 b
SICA 1	112,6 ± 15 a	116,9 ± 6 bc	7,9 ± 0,4 a
CONILON 1	111 ± 10 a	118,1 ± 9 bc	8,7 ± 1,1 b
ECU ROBUSTA 1	125,4 ± 13 b	136,3 ± 5 c	10,1 ± 0,3 c

## CONCLUSIONES

Se encontraron diferencias significativas en el intercambio gaseoso entre los 15 clones de café robusta estudiados; contribuyendo con el conocimiento de aspectos fisiológicos relacionados con la capacidad fotosintética del café robusta en el Ecuador.

Los clones: ECU ROBUSTA 01, Conilón 1 y Conilón 2 mostraron las mayores A. Mientras que la mayor  $g_s$  se observó en NP 3056 P10; siendo estos valores máximos de A y  $g_s$ . Las mayores EUA se observaron en Conilón 1, Conilón 2, y ECU ROBUSTA 01, sugiriendo que estos clones podrían tener un mejor uso del recurso hídrico; mientras que NP 3056 P10 y NP 2024 P1, son los clones menos eficientes en el uso de agua.

Se observaron diferencias en las curvas A vs DFF entre los clones ECU ROBUSTA 01, Conilón 1 y los SICA. Se encontraron  $PCL < 50 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ , que son valores típicos de especies umbrófilas; aun cuando mostraron altos PSL ( $>1000 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ), característicos de especies heliófilas.

Las diferencias significativas en respuesta a corto plazo de la fotosíntesis a la concentración intercelular de  $\text{CO}_2$  probablemente indican que hay clones con una mejor respuesta al incremento en la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférica.

Los valores estimados de los parámetros bioquímicos ( $V_{cmax}$ ,  $J_{max}$ , y TPU) fueron mayores en ECU ROBUSTA 1 y SICA 1, indicando una mayor capacidad fotosintética en estos clones, los que podrían tener una mayor productividad en la zona de Esmeraldas y, por tanto, tendría una mejor respuesta fisiológica al cambio climático.

Es necesario realizar más investigaciones fisiológicas en plantas adultas de café en Esmeraldas y otras provincias del Ecuador y relacionarlas con la producción para llegar a conclusiones definitivas; y así poder determinar los clones más eficientes para cada zona agroecológica del país.

## LITERATURA CITADA

- Araujo, W. L.; Dias P.C.; Moraes, G A.B.K; Celin E.F.; Cunha R.L.; Barros R.S.; DaMatta F.M. 2008. Limitations to photosynthesis in coffee leaves from different canopy positions. *Plant Physiology and Biochemistry* 46: 884–890.
- Barros, R.S.; Mota, J.W.S.; DaMatta F.M.; Maestri M. 1997. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crops Res.* 54:65–72.
- Carelli, M.L.C., Fahl, J.I.; and Ramalho, J.D.C. 2006. Aspects of nitrogen metabolism in coffee plants. *Braz. J. Plant Physiol.* 18:9-21.
- Cavatte, P.C.; Martins, S.C.V.; Wolfgramm, R., DaMatta, F.M. 2008. Physiological responses of two coffee (*Coffea canephora*) genotypes to soil water deficit. In: Sanchez JM (ed), *Droughts: Causes, Effects and Predictions*. Nova Science Publishers, New York.
- Cavatte, P.C.; Rodríguez-López, N.F.; Martins, S.C.V.; Mattos, M.S.; Sanglard, L.M.; DaMatta, F.M. 2012. Functional analysis of the relative growth rate, chemical composition, construction and maintenance costs, and the payback time of *Coffea arabica* L. leaves in response to light and water availability. *J. Exp. Bot.* 63(8): 3071–3082.
- Cavatte, P.C.; Oliveira, A.A.G.; Morais, L.E.; Martins S.C.V.; Sanglard, L.M.V.P.; DaMatta, FM. 2011. Could shading reduce the negative impacts of drought on coffee? A morpho physiological analysis. *Physiol. Plant.* 144(2):111–22.
- COFENAC (Consejo Cafetalero Nacional). 2013. Situación del Sector Cafetalero Ecuatoriano. Consultado el 07 de diciembre de 2014, de <http://www.cofenac.org/wp-content/uploads/2010/09/situacion-sector-cafe-ecu-2013.pdf>
- DaMatta, F.M. y Rena, A.B. 2001. Tolerância do café à seca. In: Zambolin L (ed), *Tecnologias de Produção de Café com Qualidade*, pp. 65-100. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.

- DaMatta, F.M., Loos, R.A., Rodrigues, R., Barros, R.S. 2001. Actual and potential photosynthetic rates of tropical crop species. *Braz. J. Plant Physiol.* 13:24–32.
- DaMatta, F.M. y Rena, A.B. 2002. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno Sol. In: Zambolim L (ed), *O Estado da Arte de Tecnologias na Produção de Café*, pp. 93-135. Universidade Federal de Viçosa, Viçosa.
- DaMatta, F.M. 2003. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. In: Hemantaranjan A (ed), *Advances in Plant Physiology*. 5:227-265. Scientific Publishers, Jodhpur.
- DaMatta, F.M. 2004. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Res.* 86:99–114.
- DaMatta, F.M. and Rodríguez, N. 2007. Producción sostenible de cafetales en sistemas agroforestales del Neotrópico: una visión: agronómica y ecofisiológica. *Agronomía Colombiana* 25(1):113–123.
- DaMatta, F.M. and Ramalho, J.D.C. 2006. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 18:55–81.
- DaMatta, F.M.; Ronchi, C.P.; Maestri, M.; Barros, R. S. 2007. Ecophysiology of coffee growth and production. *Braz. J. Plant Physiol.*, 19(4):485–510.
- DaMatta, F.M.; Godoy, A.G.; Menezes-Silva, P.E.; Martins, S.C.V.; Sanglard, L.M.V.; Morais, L.E.; Torre-Neto, A.; Ghini, R. 2016. Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO<sub>2</sub> enrichment conditions: disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations *J. Exp. Bot.* 167:341–352.
- DaMatta, F.M.; Rahn E.; Läderach P.; Ghini R; Ramalho J.C. 2019. Why could the coffee crop endure climate change and global warming to a greater extent than previously estimated? *Climatic Change* 152:167–178.
- Duicela, L. 1993. Manual del cultivo de café. Quevedo - Ecuador: Estación Experimental Tropical Pichilingue.
- Duicela, L., Corral, G., and Chilán, W. 2016. Selección de “Cabezas de clon” en Café robusta (*Coffea canephora*) en el trópico seco, Ecuador. *ESPAMCIENCIA* 7 (1): 23–35.
- Duicela, L. 2017a. Café robusta: Producción y poscosecha. *Humus ESPAM MFL* (Ed.). Calceta-Manabí-Ecuador. p. 292. ISBN: 9789942859587.
- Duicela, L. 2017b. Comunicación personal, con el Profesor Duicela en una discusión que dio en la REDUCAFE en la ciudad de Guayaquil, el vieres 10 de marzo del 2017.
- Eskes, A.B. 1989a. Disponibilidad de variabilidad genética en café. In VIII Reunión Regional de Mejoramiento Genético del Café. San Pedro Sula, HN, IICA. pp. 1-10.
- Eskes, A.B. 1989b. Resistance. In: Kushalappa AC, Eskes AB (Eds.) *Coffee Rust: Epidemiology, Resistance and Management*. Boca Raton FL, USA. CRC Press. pp. 171–277.
- Fahl, J.I.; Carelli, M.L.C.; Vega, J., Magalhães, A.C. 1994. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *J. Hort. Sci.* 69:161–169.
- Fahl, J.I.; Carelli, M.L.C.; Menezes, H.C.; Gallo, P.B.; Trivelin, P.C.O. 2001. Gas exchange, growth, yield and beverage quality of *Coffea arabica* cultivars grafted on to *C. canephora* and *C. congensis*. *Exp. Agric.* 37:241–252.
- Farquhar, G.D. and Sharkey, T.D. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review Plant Physiology* 33:317–345.
- Fassio, L.H. and Silva, A.E.S. 2007. Importância econômica e social do café conilon. In: Ferrão RG, Fonseca AFA, Bragança SM, Ferrão MAG, De Muner LH (eds), *Café Conilon*, pp.37-49. Seag/Incapar, Vitória.
- INOCAR (Instituto Oceanográfico de la Armada). 2012. Climatología Ecuador. <https://www.inocar.mil.ec/web/index.php>.
- ICO (International Coffee Organization). 2016. Consultado el 19 de marzo de 2017, de [http://www.ico.org/new\\_historical.asp](http://www.ico.org/new_historical.asp).
- ICO (International Coffee Organization). 2020a. Consultado el 03 de mayo de 2020, de [http://www.ico.org/new\\_historical.asp](http://www.ico.org/new_historical.asp).
- ICO (International Coffee Organization). 2020b. Consultado el 02 de septiembre de 2020, de [http://www.ico.org/es/botanical\\_c.asp](http://www.ico.org/es/botanical_c.asp).

- Kumar, D. and Tieszen, L.L. 1980. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. *Exp. Agric.* 16:13-19.
- Loyaga, D.W. 2017. Caracterización agronómica y fisiológica de 10 cultivares de café arábica (*Coffea arabica*) y su respuesta al déficit hídrico. Tesis de grado bajo modalidad de trabajo experimental como requisito previo para obtener el título de ingeniero agrónomo, en UTELVT. 68 pp.
- Martins, L. D.; Tomaz, M. A.; Lidon, F. C.; DaMatta, F. M.; Ramalho, J.C. 2014. Combined effects of elevated [CO<sub>2</sub>] and high temperature on leaf mineral balance in *Coffea* spp. plants. *Global Climate Change* 126:365–379.
- Martins, M.Q.; Rodrigues, W.P.; Fortunato, A.S.; Leitão, A.E.; Rodrigues A.P.; Pais I.P.; Martins, L.D.; Silva, M.J.; Rebodero, F.M.; Partelli, F.L.; Campostrini, E.; Tomaz, M.A.; Campos, P.S.; Barros, A.I.; Lidon, F.C.; DaMatta, F.M.; Ramalho, J.C. 2016. Protective Response Mechanisms to Heat Stress in Interaction with High [CO<sub>2</sub>] Conditions in *Coffea* spp. *Frontiers in Plant Science*. 7: 1–18.
- Pinheiro, H.A.; DaMatta, F.M.; Chaves, A.R.M.; Loureiro, M.E.; Ducatti, C. 2005. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Ann. Bot.* 96:101–108.
- PROECUADOR. 2013. Análisis sectorial de café. Consultado el 07 de 12 de 2014, de [http://www.proecuador.gob.ec/wpcontent/uploads/2013/05/PROEC\\_AS2013\\_CAFE.pdf](http://www.proecuador.gob.ec/wpcontent/uploads/2013/05/PROEC_AS2013_CAFE.pdf).
- Rodrigues, W.P.; Martins, M.Q.; Fortunato, A.S.; Rodrigues, A.P.; Semedo, J.N.; Siomoes-Costa, M.; Pais, I.; Leitao, A.E.; Colwell, F.; Goulao, L.; Mâguas, C.; Maia, R.; Parteli, F.L.; Campostrini, E.; Scottri-Campos, P.; Ribeiro-Barros, A.I.; Lidon, F.C.; Damatta, F.M.; Ramalho, J.C. 2016. Long-term elevated air [CO<sub>2</sub>] strengthens photosynthetic functioning and mitigates the impact of supra-optimal temperatures in tropical *Coffea arabica* and *C. canephora* species. *Global change biology* 22 (1): 415–431.
- Rodríguez-López, N.F.; Cavatte, P.C.; Silva, P.E.M.; Martins, S.C.V.; Morais, L.E.; DaMatta F.M. 2012. Physiological and biochemical abilities of robusta coffee leaves for acclimation to cope with temporal changes in light availability. *Physiol. Plant.* 149(1):45–55.
- Rodríguez-López, N.F.; Martins, S.C.V.; Cavatte, P.C.; Silva, P.E.M.; Morais, L.E. 2014. Morphological and physiological acclimations of coffee seedlings to growth over a range of fixed or changing light supplies. *Environmental and Experimental Botany* 102:1–10.
- Rojo, J.E. 2014. Café I (*G. Coffea*). *Reduca (Biología). Serie Botánica.* 7 (2): 113-132.
- Sharkey, T.D. 2015. What gas exchange data can tell us about photosynthesis? *Plant, Cell & Environment.* 39(6):1161–1163. doi: 10.1111/pce.12641.
- Sharkey, T.D.; Bernacchi, C.J.; Farquhar, G.D.; Singsaas, E.L. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C3 leaves. *Plant, Cell & Environment* 30:1035–1040.
- Tesha, A.J. and Kumar, D. 1978. Effect of fertilizer nitrogen on drought resistance in *Coffea arabica* L. (coffee, water saturation deficit values, plant injuries. *J. Agric. Sci.* 90:625–631.
- Tezara, W.; Loyaga, D.; Mendoza, P.; Bolaños, M.; Reynel, V. 2018. Intercambio gaseoso en café y su respuesta al déficit hídrico. *Memorias del Instituto de Biología Experimental* vol. 9: 89-92.
- Tezara, W. 2017. Características ecofisiológicas y productivas del café y cacao En: *Bases agronómicas, fisiológicas y tecnológicas del café y cacao*. Eds: W Tezara y E Escalante. Pp 12-27 ISBN: 978-9942-8657-6-2. Editorial CIDE, Ecuador.
- Tezara, W.; Fernández, M. D.; Donoso, C.; Herrera, A. 1998. Seasonal changes in photosynthesis and stomatal conductance in five plant species from a semiarid ecosystem. *Photosynthetica* 35:399–410
- Von Caemmerer, S. 2013. Steady-state models of photosynthesis. *Plant, Cell and Environment* 36: 1617–1630.