



**Estimación del uso del agua de plantas de café (*Coffea arabica*  
L.) cultivadas al sol y a la sombra**

**Federico Antonio Montero Marín**

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE INGENIERO  
AGRÓNOMO CON EL GRADO DE LICENCIADO EN AGRONOMÍA**

**UNIVERSIDAD DE COSTA RICA  
FACULTAD DE CIENCIAS AGROALIMENTARIAS  
ESCUELA DE AGRONOMÍA**

**2022**

**Estimación del uso del agua de plantas de café (*Coffea arabica* L.)  
cultivadas al sol y a la sombra**

Federico Antonio Montero Marín

**TESIS PARA OPTAR AL TÍTULO PROFESIONAL DE INGENIERO  
AGRÓNOMO CON EL GRADO DE LICENCIADO EN AGRONOMÍA**

Ph.D. Marco Vinicio Gutiérrez

  
DIRECTOR DE TESIS

Ph.D. Ana María Durán Quesada

  
MIEMBRO DEL TRIBUNAL

MBA. Mariano Vargas Chinchilla

  
MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Ph.D. Cristina Chinchilla Soto

  
MIEMBRO DEL TRIBUNAL

Ph.D. Luis Gómez Alpízar

  
DIRECTOR DE LA ESCUELA

B.Sc. Federico Antonio Montero Marín

  
SUSTENTANTE

# Dedicatoria

*Le dedico este trabajo, realizado con mucho empeño y amor, a Dios. Él sabe cuánto me he esforzado y fue quien me encaminó en la carrera de Agronomía, que me ha traído gran satisfacción durante los últimos años. También deseo dedicarle este trabajo a una serie de personas que tienen mucha importancia en mi vida:*

*A mi padre, José Federico, quien me ha apoyado incondicionalmente durante toda mi vida y me enseñó el valor del trabajo.*

*A la memoria de mi madre, Ileana, quien siempre me inculcó el amor por el estudio, me inspiró a ser un profesional y me apoyó durante toda su vida.*

*A mi hermano, Luis Alonso, que siempre me ha instado a ser mejor y me ayudó a encontrar la carrera indicada.*

*A mi novia Raquel, a quien amo. Espero que Dios le ayude a desarrollar su carrera profesional, como a mí me ayudó.*

*Al resto de mis familiares, de sangre y políticos, quienes me han dado su afecto y apoyo en buenos y malos momentos.*

# Agradecimientos

Le agradezco primero a Dios, quien me otorgó la inteligencia y fortaleza para desarrollar esta investigación.

Un agradecimiento especial para el Dr. Marco Vinicio Gutiérrez, quien me dio la oportunidad de participar en su proyecto y aprender en la práctica con tecnología de vanguardia. Se le agradece también por su profesionalismo, buena disposición y diligencia para salir adelante con este trabajo de graduación. Ha sido un ejemplo para mí, por su dedicación a la investigación y pasión por la docencia.

Se les agradece muchísimo a los demás miembros de la UCR que colaboraron en el proyecto desarrollado en La Hilda. Gracias a las destacadas investigadoras, la Dra. Cristina Chinchilla y la Dra. Ana María Durán, por su indispensable guía en esta tesis. Gracias a los compañeros del programa de ecofisiología, Cristian Porras, José Araya, Eddy Valle, Raquel Ramírez, Josué Gómez, Anthony Calderón y Alejandro Rodríguez; quienes me apoyaron en la toma y análisis de datos. Inmensamente agradecido con la profesora María Isabel González, por su apoyo en el área de la estadística y su paciencia para enseñar.

Muchísimas gracias a la Finca La Hilda, a toda la comunidad, por su calidez y buena disposición de colaborar con el proyecto. Un especial agradecimiento a Don Mariano Vargas, gerente general de la finca, por su apoyo, comprensión y enseñanzas durante este proceso de trabajo colaborativo. La Hilda me recibió como un hogar, les agradezco. Gracias a mis colegas, Bryan Orellana y Carlos Castro, por sumarse a mi equipo de trabajo.

Muchas gracias a mis familiares, amigos y mi novia; por el apoyo a lo largo de este proyecto de tesis. Muchos me han dado aliento a través de este proceso y no lo hubiera logrado sin su soporte. Se les agradece también a los docentes de la escuela de agronomía, mi formación profesional no hubiera sido lo mismo sin ustedes.

*“Si he logrado ver más lejos, ha sido porque he subido a hombros de gigantes”*

*Isaac Newton*

# Contenido

Resumen .....	10
Introducción .....	12
Objetivos .....	14
Marco Teórico .....	15
El cultivo del café.....	15
Morfología y anatomía del cafeto .....	15
Fisiología del cafeto .....	16
Asimilación neta de carbono ( $A$ ).....	16
Tasa transpiratoria ( $T$ ).....	17
Conductancia estomática ( $g_s$ ) y conductancia de la capa límite ( $g_{bl}$ ).....	18
Flujo de savia .....	19
Uso del agua.....	19
Uso del agua en café .....	20
Eficiencia en el uso del agua.....	23
Eficiencia en el uso del agua en el café.....	25
Metodología .....	26
Localización y material experimental .....	26
Condiciones ambientales.....	27
Nivel de sombra .....	27
Mediciones en las plantas.....	28
Uso del agua.....	28
Eficiencia en el uso del agua.....	29
Potencial hídrico.....	30

Fenología.....	31
Área foliar (AF).....	33
Índice de área foliar (IAF).....	33
Requerimientos de riego .....	33
Manejo Agronómico .....	34
Análisis de datos .....	34
Resultados .....	36
Condiciones ambientales.....	36
Fenología.....	38
Cierre del dosel .....	41
Potencial hídrico de las hojas.....	42
Uso del agua.....	43
Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ).....	49
Discusión.....	58
Condiciones ambientales.....	58
Estado de las plantaciones.....	58
Uso del agua.....	61
Modelaje del uso del agua.....	65
Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ).....	66
Conclusiones .....	72
Referencias.....	74
Anexos .....	84

# Índice de figuras

Figura 1. Bandola con crecimiento reproductivo.....	30
Figura 2. Savia extraída de una bandola de café al ser sometida a presión en una cámara de Scholander.....	31
Figura 3. Condiciones ambientales promedio diarias en lotes de café a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el periodo de enero-diciembre 2021.....	37
Figura 4. Desarrollo de las bandolas y frecuencia de plantas de café en diferentes estados fenológicos a través del tiempo, cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente.....	39
Figura 5. Mapa del lote Jiménez 1989, con café cultivado bajo sombra incipiente, ubicado en la finca de café La Hilda, Poás de Alajuela.....	41
Figura 6. Potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_L$ ) durante el 2021, medido previo al amanecer (AM - $\Psi_L^{AM}$ ) y a mediodía (MD - $\Psi_L^{MD}$ ), en plantas de café cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente.....	42
Figura 7. Radiación neta ( $R_N$ ), humedad volumétrica del suelo (HS), transpiración ( $T$ ), fracción de la transpiración en la evapotranspiración del cultivo ( $T ET_c^{-1}$ ) y coeficiente del cultivo ( $K_c$ ) en plantas de café cultivadas a pleno sol.....	43
Figura 8. Radiación neta ( $R_N$ ), humedad volumétrica del suelo (HS), transpiración ( $T$ ), fracción de transpiración sobre evapotranspiración del cultivo ( $T ET_c^{-1}$ ) y coeficiente del cultivo ( $K_c$ ) en plantas de café cultivadas bajo sombra incipiente.....	45
Figura 9. Superficie de respuesta de la transpiración por unidad de área foliar ( $T_{AF}$ ) de plantas de café cultivadas a pleno sol, con relación a la humedad del suelo a 5 cm de profundidad (HS) y la radiación neta ( $R_N$ ).....	47
Figura 10. Superficie de respuesta de la transpiración por unidad de área foliar ( $T_{AF}$ ) de plantas de café cultivadas a bajo sombra incipiente, con relación a la humedad del suelo (HS) y la radiación neta ( $R_N$ ).....	48

Figura 11. Conductancia estomática ( $g_s$ ) en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR), a partir de 2455 observaciones en cafetales a pleno sol y bajo sombra incipiente, a lo largo del 2021.....	49
Figura 12. Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) en respuesta a la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la asimilación neta de carbono ( $A$ ), a partir de 2455 observaciones en cafetales a pleno sol y bajo sombra incipiente, a lo largo del 2021.....	50
Figura 13. Radiación neta ( $R_N$ ), déficit de presión de vapor (DPV), eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) y transpiración con base en el área foliar ( $T$ ) diarias en plantas de café a pleno sol durante el periodo marzo-diciembre 2021.....	51
Figura 14. Radiación neta ( $R_N$ ), déficit de presión de vapor (DPV), eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) y transpiración con base en el área foliar ( $T$ ) diarias en plantas de café cultivado bajo sombra incipiente durante el periodo marzo-diciembre 2021.....	52
Figura 15. Cursos diurnos de déficit de presión de vapor (DPV), asimilación neta de carbono ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), a través del 2021, en plantas de café a pleno sol.....	53
Figura 16. Cursos diurnos de déficit de presión de vapor (DPV), asimilación neta de carbono ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), a través del 2021, en plantas de café bajo sombra incipiente.....	54
Figura 17. Dispersión de la conductancia estomática ( $g_s$ ) en función del déficit de presión de vapor (DPV).....	57



# Índice de cuadros

Cuadro 1. Escala BBCH ampliada para la descripción de la fenología del café.....	32
Cuadro 2. Índices de área foliar promedio de plantas de café cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el 2021.....	40
Cuadro 3. Significancia de los efectos para las fuentes del análisis de superficie de respuesta de la transpiración de las plantas de café cultivadas a pleno sol, en función de la radiación neta (RN), la humedad del suelo a 5 cm (HS), la interacción de ambas variables y dichas variables elevadas al cuadrado.....	46
Cuadro 4. Significancia de los efectos para las fuentes del análisis de superficie de respuesta de la transpiración de las plantas de café cultivadas bajo sombra incipiente, en función de la radiación neta (RN), la humedad del suelo a 5 cm (HS), la interacción de ambas variables y dichas variables elevadas al cuadrado.....	48
Cuadro 5. Estimaciones de los parámetros del modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g <sub>s</sub> ), en plantas de café a pleno sol, en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV), determinado a nivel de hoja. n=241.....	55
Cuadro 6. Estimación de los componentes de varianza para el modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g <sub>s</sub> ), en condiciones de café cultivado a pleno sol, determinado por máxima verosimilitud restringida (REML).....	56
Cuadro 7. Estimaciones de los parámetros del modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g <sub>s</sub> ), en plantas de café bajo sombra incipiente, en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV), determinado a nivel de hoja. n=244.....	56
Cuadro 8. Estimación de los componentes de varianza para el modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua (A/g <sub>s</sub> ), en condiciones de café cultivado bajo sombra incipiente, determinado por máxima verosimilitud restringida (REML).....	57

## Resumen

Actualmente es necesario un enfoque de agricultura sostenible, que emplee los recursos como el agua de manera adecuada, aplicando la cantidad que realmente es necesaria. Para ello es necesario conocer las necesidades hídricas del cultivo. Mediante métodos de flujo de savia e intercambio gaseoso a nivel de hoja se estimó el uso consuntivo y la eficiencia en el uso del agua para plantas de café, en condiciones de pleno sol y bajo sombra incipiente. El uso del agua presentó un  $K_c \approx 0,6$  para ambos cultivos, y estuvo modulado por la radiación neta y la humedad, principalmente. La eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) presentó valores medios de 60-70  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  para ambos cafetales y mostró estar asociada con el déficit de presión de vapor (DPV). A una escala temporal superior, la  $A/g_s$  mostró variar en respuesta al DPV y la humedad del suelo, presentando valores elevados cuando en periodos de escasez hídrica y aridez atmosférica. La  $A/g_s$  disminuyó en periodos donde el agua no resultó limitante, para favorecer el desarrollo del cultivo.

## **Ficha Bibliográfica**

Montero Marín, Federico Antonio. “Estimación del uso del agua de plantas de café (*Coffea arabica* L.) cultivadas al sol y a la sombra.” Tesis para optar al título profesional de Ingeniero Agrónomo con el grado de Licenciado en Agronomía, Facultad de Agronomía, Universidad de Costa Rica, San José, Costa Rica.

Director: Marco Vinicio Gutiérrez Soto.

Palabras clave: eficiencia en el uso del agua, balance de calor en el tallo, intercambio gaseoso, cultivo del café, potencial hídrico, coeficiente del cultivo, evapotranspiración, flujo de savia.

# Introducción

Actualmente la sostenibilidad de la agricultura se ve amenazada por el uso desmedido de los recursos naturales (Organización de las Naciones Unidas de la Alimentación y la Agricultura [FAO], 2018). La agricultura sostenible debe mantener los rendimientos con un uso adecuado de dichos recursos, entre ellos, el agua (FAO, 2018; Vico y Brunsell, 2018). El sector agropecuario representa el 70% del consumo de agua del mundo (FAO, 2018), por lo cual, estimar el uso del agua en los cultivos es esencial para alcanzar una agricultura sustentable (Vico y Brunsell, 2018). El país debe sumarse a estos esfuerzos, empezando por estimar el uso del agua para riego en los cultivos de mayor área ocupada, como lo es el café.

En Costa Rica, existen más de 22.000 fincas cafetaleras y comprenden más de 93.000 ha, siendo este es el cultivo de mayor área para el país ( Instituto del Café de Costa Rica [ICAFFE], 2019; Instituto Nacional de Estadística y Censos [INEC], 2015). Las exportaciones del café aportaron un 7,66 % del producto interno bruto (PIB) agrícola y un 0,27 % del PIB Nacional para el 2018 (ICAFFE, 2019). A pesar de la importancia del cultivo, en el país solo se ha realizado una investigación para estimar el uso del agua en café, bajo condiciones subóptimas para el cultivo (Van Kanten y Vaast, 2006).

La estimación del uso del agua del café costarricense en condiciones óptimas no se debe postergar más, en vista del bajo rendimiento de los últimos años. La cosecha de 2018-2019, con 1,718 millones de fanegas, ha sido la más baja desde 1976; el promedio nacional de los seis años anteriores fue de 2,030 millones de fanegas. Se consideran al clima y la bienalidad los factores responsables (ICAFFE, 2019). Las yemas florales necesitan de un periodo de estrés hídrico para romper su dormancia, por lo cual la ocurrencia de lluvias esporádicas de baja intensidad durante la época seca, afecta el desarrollo de los frutos, complicando el manejo (Carr, 2001; Crisosto et al., 1992; DaMatta et al., 2007). Los modelos de cambio climático estiman que, para el 2050 en Costa Rica, la precipitación será más errática y se escaza, impactando el rendimiento del cultivo (Läderach et al., 2013). Para enfrentar los cambios en los patrones de lluvia, la incidencia frecuente de temperaturas altas y obtener rendimientos estables, muchos cafetaleros recurren al riego (Byrareddy et al., 2020), tecnología común en otros países.

En Brasil, el mayor exportador de café global, alrededor de 200.000 ha se cultivan con riego (International Coffee Organization [ICO], 2019; Marin et al., 2005). El riego se puede emplear para sincronizar el desarrollo de los frutos, facilitando el manejo (Crisosto et al., 1992; Gutiérrez et al., 2021). Vietnam, el segundo exportador a nivel mundial de café, emplea el riego en la época seca y para sincronizar la antesis, elevando rendimientos (Byrareddy et al., 2020; ICO, 2019). Aún en regiones donde no es esencial para producir, favorece el rendimiento de las plantaciones (Perdoná y Soratto, 2015). En Brasil y Vietnam, el agua aplicada excede las necesidades del cultivo y se gasta hasta el doble de la cantidad recomendada (Marin et al., 2005; Byrareddy et al., 2020).

En Costa Rica, el 99,3 % de los cafetales no emplean riego (INEC, 2020). Sin embargo, los ensayos para evaluar su impacto en el rendimiento han iniciado (ICAFE, 2016). En la finca cafetalera “La Hilda”, la información disponible sobre los requerimientos de estrés (Crisosto et al., 1992) y de irrigación del cultivo (Gutiérrez y Meinzer, 1994b) se empleó con éxito para controlar el momento de la antesis y sincronizar el desarrollo de los frutos (Gutiérrez et al., 2021). Cuantificar los requerimientos del cultivo es esencial para obtener rendimientos óptimos, en vista de la relación directa entre la transpiración y la producción de biomasa (Venturin et al., 2020). También para el uso sostenible del recurso hídrico (Eriyagama et al., 2014).

La estimación del uso del agua en café, para las condiciones de Costa Rica, permitirá implementar riego en los cafetales costarricenses responsablemente. Este estudio proveerá el uso consuntivo de cafetos cultivados al sol y a la sombra (*i.e.* L de agua transpirada planta<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>). Con la implementación de un riego eficiente será posible mantener los rendimientos pese al cambio climático, al tener un mayor control sobre la antesis.

Además, la agricultura sustentable requiere maximizar la eficiencia en el uso del agua (EUA) (Condon et al., 2004). La EUA es una propiedad empleada para caracterizar el intercambio de agua y carbono entre las plantas y la atmósfera, que se usa desde la escala de hoja hasta la global (Knauer et al., 2018). Respecto a la EUA del café, no se han realizado investigaciones en el país, por lo que resulta pertinente, evaluar también la EUA en los cafetales bajo condiciones ambientales y sistemas de producción locales, estableciendo así una referencia para comparaciones futuras, paralela al uso del agua.

Convenientemente, la Universidad de Costa Rica (UCR) desarrolla el proyecto “Flujos de carbono y eficiencia en el uso del agua en agroecosistemas cafetaleros innovadores”, mediante el cual será posible estimar el uso del agua y la EUA de forma paralela a escala del agroecosistema. La UCR y el Grupo Santa Eduvigis, del sector privado, han destinado fondos a este proyecto, y se desea transferir el conocimiento generado al sector cafetalero (Blanco Picado, 2020). Para la Escuela de Agronomía de la UCR, esta investigación representa la oportunidad de realizar un aporte destacado al sector cafetalero, que para Costa Rica tiene gran importancia socioeconómica, por considerarse al café un cultivo de carácter social.

## **Objetivos**

### **Objetivo general**

Estimar el uso del agua y requerimientos de riego de plantas de café cultivadas en Costa Rica, en condiciones de pleno sol y con sombra.

### **Objetivos específicos**

1. Reconocer los factores ambientales y vegetales que influyen en el uso del agua de las plantas.
2. Determinar la eficiencia en el uso del agua de plantas de café, cultivadas al sol y a la sombra, mediante la caracterización del intercambio gaseoso de las hojas.
3. Conocer el estado hídrico de las plantas durante el ciclo fenológico, mediante mediciones de potencial hídrico de las hojas, para cerciorarse de una estimación válida del uso consuntivo.

# Marco Teórico

## El cultivo del café

La bebida del café, consumida por aproximadamente una tercera parte de la población mundial, representa el sustento de miles de personas que viven en países en vías de desarrollo. La cadena de valor posee ingresos estimados en 173 000 millones de dólares estadounidenses (Damatta et al., 2018). En la actualidad, la producción mundial de café depende mayoritariamente de dos especies, la especie *Coffea arabica* L. y la especie *C. canephora* Pierre ex A. Froehner, comercialmente se les conoce como café arábica y café robusta, respectivamente. Forman parte de la familia Rubiaceae, compuesta por alrededor de 500 géneros dentro de los cuales *Coffea* posee aproximadamente 124 especies (Ayalew, 2018; DaMatta et al., 2007). Los bosques lluviosos de montaña en el suroeste etíope, con altitudes de 1600-2800 msnm, son el centro de origen del *C. arabica*, donde la especie evolucionó como un arbusto de sotobosque (Ayalew, 2018; Damatta et al., 2018).

## Morfología y anatomía del cafeto

La raíz del café es pivotante, la raíz primaria alcanza un máximo de 0,5 m de profundidad, mientras que las raíces secundarias pueden alcanzar hasta 3 m de profundidad (Dedecca, 1957). Sin embargo, la mayor densidad de raíces se encuentra en los primeros 30 cm de profundidad, en un diámetro de 1,5 m alrededor del tronco (DaMatta et al., 2007). El crecimiento secundario inicia en una región cercana al ápice radical, a los 5 cm inicia la diferenciación del xilema secundario (Dedecca, 1957).

Las plantas poseen un eje ortotrópico con ejes plagiotrópicas en filotaxia decusada (Carr, 2001), conocidos popularmente como bandolas. El crecimiento secundario comienza a poca distancia de los meristemas primarios (Dedecca, 1957). Las ramas poseen hojas opuestas y tienen un crecimiento siléptico (*i.e.* crecimiento continuo en el tiempo)(DaMatta et al., 2007). Las hojas son elípticas, de simetría dorsiventral, glabras (Dedecca, 1957). Las yemas axilares de las hojas pueden presentar un desarrollo proléptico (*i.e.* retardado) de carácter vegetativo o reproductivo (Bote, 2007; DaMatta et al., 2007).

La planta de café presenta una floración tanto fotoperiódica como hidropériódica, por lo cual una distribución errática de las lluvias afecta el desarrollo de los frutos. El desarrollo floral solo ocurre una vez por nudo, con una etapa de desarrollo de las yemas inducida por días cortos, específicamente en el equinoccio otoñal (última semana de setiembre para el hemisferio norte), momento en el cual el fotoperiodo se reduce considerablemente (Peña Quiñones et al., 2011; Rivera & Borchert, 2001). Al finalizar el desarrollo de las yemas, estas entran en un periodo de dormancia que finaliza tras la exposición al estrés hídrico, después del cual el riego o la lluvia pueden estimular la antesis (Carr, 2001; Crisosto et al., 1992). Este periodo de estrés hídrico, para Costa Rica, coincide con la época seca, por lo cual la antesis ocurre con las primeras lluvias.

El fruto del café tiene cinco etapas de desarrollo: 1) división celular, con los frutos del tamaño de una “cabeza de alfiler”, 2) fase de elongación celular, reflejada en un rápido crecimiento, 3) crecimiento suspendido, donde se alcanza el máximo tamaño del fruto y la tasa de crecimiento decrece, 4) la fase de llenado del endospermo, caracterizada por un aumento de masa seca y 5) la maduración, donde ocurre un cambio de color, aumenta la producción de etileno y la clorofila desaparece (Carr, 2001; DaMatta et al., 2007). La producción de café busca cosechar los granos, constituidos de embrión, endospermo y espermodermo (Dedecca, 1957). Los componentes organolépticos más importantes del grano son la cafeína, ácidos grasos, trigonelina, ácido clorogénico y sacarosa, siendo los dos primeros característicos de la maduración óptima del grano (Vaast et al., 2006).

## **Fisiología del cafeto**

### **Asimilación neta de carbono (*A*)**

Las plantas, como organismos autótrofos, emplean la luz para producir compuestos orgánicos a partir de la fijación de dióxido de carbono ( $\text{CO}_2$ ) presente en la atmósfera, mediante el proceso denominado fotosíntesis (Azcón-Bieto & Talón, 2013; Lambers et al., 2008). Durante la fijación de carbono, las plantas a nivel celular oxidan los compuestos orgánicos para extraer energía de los mismos produciendo  $\text{CO}_2$  y agua en el proceso de la respiración (Buchanan et al., 2015). La tasa de asimilación neta de carbono (*A*) hace referencia a la relación entre el  $\text{CO}_2$  fijado en el proceso de la fotosíntesis, y el  $\text{CO}_2$  consumido en la respiración de toda la planta (Lambers et al., 2008). Esta relación entre fijación de



carbono y respiración es afectada por la difusión del CO<sub>2</sub> desde la atmósfera hasta el sitio de fijación y por la tasa de fijación de por la enzima Rubisco, la cual a su vez, es afectada por el nivel de radiación fotosintéticamente activa (PAR, por sus siglas en inglés) y la bioquímica del cloroplasto (Lambers et al., 2008).

El cultivo de café (*C. arabica* L.) es una planta de fotosíntesis C<sub>3</sub>, es decir, el primer producto estable en la asimilación de CO<sub>2</sub> es el 3-fosfoglicerato (Buchanan et al., 2015). Para el cafeto, la *A* es baja en comparación con otras especies vegetales de fotosíntesis C<sub>3</sub> en condiciones de elevada PAR y concentraciones de CO<sub>2</sub> atmosféricas (*C<sub>a</sub>*) actuales (Martins et al., 2014). El café, en lugar de mejorar su capacidad fotosintética para aprovechar la luz adicional en condiciones de elevada PAR, ajusta su metabolismo para lidiar con el estrés oxidativo (Martins et al., 2014). Cuando la intensidad lumínica se eleva por encima de la capacidad fotosintética de la planta, el metabolismo fotosintético debe de disipar el exceso de energía, con mecanismos de fotoprotección (Azcón-Bieto & Talón, 2013). En el caso del café, la *A* es limitada principalmente por la difusión del CO<sub>2</sub> desde la atmósfera hasta el cloroplasto (Batista et al., 2012), por lo cual las tasas fotosintéticas de la especie son bajas en comparación con otras plantas de fotosíntesis C<sub>3</sub>.

El CO<sub>2</sub> necesario para la fotosíntesis ingresa a las hojas a través de los estomas mediante difusión. Para describir las limitaciones en la difusión del CO<sub>2</sub>, se emplea el término de resistencia a la difusión, sin embargo, al estudiarse flujos es más común el uso de su recíproco, la conductancia (*g*) (Lambers et al., 2008). La *A* en condiciones estables es igual a la difusión del CO<sub>2</sub> dentro de la hoja, esta puede ser descrita en términos de la primera ley de Fick (ecuación 1), donde *C<sub>c</sub>* es la concentración de CO<sub>2</sub> en el sitio de carboxilación y *g<sub>c</sub>* es la conductancia de la hoja para la difusión de CO<sub>2</sub> (Lambers et al., 2008).

$$A = g_c(C_a - C_c) \quad [1]$$

### **Tasa transpiratoria (*T*)**

La transpiración (*T*) es la evaporación del agua en los tejidos vegetales, la cual pasa a la atmósfera, y es un proceso inevitable, producto de la fotosíntesis (Lambers et al., 2008). La *T* es regulada tanto por los estomas como por la transferencia de vapor de agua del estoma al ambiente (Defraeye et al., 2014). Dependiendo de las escalas a las que se estudie el

fenómeno, se observa más influencia de los estomas de las plantas o de las condiciones micro meteorológicas (Jarvis & Mcnaughton, 1986).

Se ha estudiado la transpiración del café en campo, la cual se ve afectada por factores ambientales como la PAR, la velocidad del viento y la humedad del ambiente, así como el factor biológico representado por la arquitectura del dosel y la conductancia estomática, dependiente a su vez de factores ambientales como el viento y la humedad (Gutiérrez et al., 1994; Tausend et al., 2000). Se debe tomar en cuenta que la transpiración, aparte de ser necesaria para el proceso de fotosíntesis, es un componente importante en el balance energético de las hojas, al ser el mecanismo por el cual la planta puede enfriar sus tejidos mediante la evaporación, disminuyendo el calor latente (Lambers et al., 2008).

La transpiración a través de los estomas se considera como un proceso de difusión, en el cual la fuerza motriz es el gradiente de concentración de vapor de agua entre el mesófilo y la atmósfera (c). Así, la transpiración puede ser descrita por la ley de Fick en términos de conductancia (ecuación 2), el inverso de resistencia, para el transporte de vapor de agua ( $g_w$ ), donde  $w_i$  y  $w_a$  son las fracciones de vapor de agua, volumétricas o molares, para el interior de la hoja o la atmósfera, respectivamente (Lambers et al., 2008).

$$T = g_w(w_i - w_a) \quad [2]$$

### **Conductancia estomática ( $g_s$ ) y conductancia de la capa límite ( $g_{bl}$ )**

Por largo tiempo, a pesar de que se consideraba que los estomas regulaban la transpiración, los primeros experimentos de laboratorio indicaban que este control únicamente se ejercía cuando los estomas estaban casi cerrados (Jarvis y Mcnaughton, 1986). Lo anterior se debe a que la conductancia total de la hoja al vapor de agua posee dos componentes: la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la conductancia de la capa límite ( $g_{bl}$ ) (Lambers et al., 2008). La sensibilidad de la  $T$  a la  $g_s$  es dependiente de la  $g_{bl}$  (Tausend et al., 2000). La  $g_s$  es dependiente de la cantidad de estomas por unidad de área, la geometría de estos y la apertura estomática, controlada por múltiples factores fisiológicos y ambientales (Azcón-Bieto y Talón, 2013).

La capa límite es la capa de aire que rodea la hoja y que está influenciada por la misma (Lambers et al., 2008). En el campo, la  $g_{bl}$  suele ser considerablemente mayor que la  $g_s$  y

conforme la primera aumenta, la  $T$  aumenta su respuesta a la  $g_s$  (Jarvis y Mcnaughton, 1986). El grosor de la capa límite depende del tamaño de las hojas y de la velocidad del viento (Azcón-Bieto y Talón, 2013), por lo cual en ensayos de laboratorio inicialmente se subestimó la capacidad del control estomático en la transpiración, al limitar los experimentos en ambientes controlados, sin viento y con una  $g_{bl}$  pequeña que limitaba la difusión del agua (Jarvis y Mcnaughton, 1986).

## **Flujo de savia**

Durante el proceso de transpiración de la planta, la evaporación de agua en el interior de las hojas genera un gradiente de presión negativo en los tejidos del xilema (Brodersen et al., 2019). El agua dentro de la planta se mueve en función de esta tensión (gradiente de presión hidrostática negativa), desde las raíces donde es más elevada, hacia las hojas donde se evapora por la baja concentración de vapor de agua en el aire (Lambers et al., 2008). La presión negativa del xilema puede medirse con una cámara de presión de Scholander, mediante la aplicación de presión externa a una muestra con el propósito de igualar la presión interna de los tejidos vasculares (Scholander et al., 1965), mientras que el flujo de savia se puede medir con métodos termodinámicos (Brodersen et al., 2019), los cuales se basan en la aplicación de calor a una sección del tallo o toda la circunferencia y el balance de energía con termopares en puntos estratégicos del tallo.

## **Uso del agua**

El uso del agua por los cultivos aumentará a medida que crezca la población mundial, lo cual, aunado al cambio climático, obliga a la humanidad a reducir el consumo hídrico en la agricultura y aumentar los rendimientos (FAO, 2018; Pereira et al., 2021), ello requiere un mejoramiento en la eficiencia del uso del agua. El enfoque principal para lograr el uso sostenible del agua, implica disminuir la brecha entre el agua aplicada y el uso del agua por los cultivos, por lo que es indispensable estimar correctamente este último valor. Esa tarea se complica al resultar el uso del agua influenciado por las prácticas de manejo, el suelo y el clima, provocando que las estimaciones resulten solo de interés local y no transferibles a otras condiciones (Allen et al., 2006; Pereira et al., 2021). Para asegurar la transferibilidad, es se estableció una referencia de consumo en condiciones modelo.

El uso consuntivo del agua de un cultivo puede ser representado por la evapotranspiración del cultivo bajo condiciones estándar ( $ET_c$ ) y se satisface a partir de la precipitación y el riego (Eriyagama et al., 2014). La  $ET_c$ , es de difícil medición y requiere equipo especializado, porque corresponde a la suma de la evaporación del agua del suelo ( $E$ ) y la transpiración de las plantas ( $T$ ) en condiciones de sanidad, suelo fértil y disponibilidad de agua (Allen et al., 2006). Para estimar la  $ET_c$  los métodos más confiables son los lisímetros, la técnica de medición de flujo de covarianza de torbellinos (Hirschi et al., 2017) y el modelo FAO56 Penman-Monteith para calcular la evapotranspiración potencial ( $ET_o$ ), cuyo valor se multiplica por un coeficiente específico del cultivo ( $K_c$ ) para obtener la  $ET_c$  (Allen et al., 2006; Muniandy et al., 2016; Pereira et al., 2021). Se han realizado cientos de publicaciones reportando valores de  $K_c$  para diversos cultivos, determinados mediante lisímetros, balances de energía (técnica del “cociente de Bowen”), covarianza de torbellinos (“Eddy Covariance”) e incluso sensores remotos (Pereira et al., 2021). Los componentes de la  $ET_c$  también se pueden estimar de forma independiente.

En sentido estricto,  $T$  es el verdadero uso del agua del cultivo y puede ser medida directamente empleando técnicas lisimétricas, potómetros y la medición termoelectrica del flujo de savia en troncos y tallos de las plantas (Gutiérrez y Santiago, 2005; Venturin et al., 2020). Según Čermák et al. (2004), los principales métodos para mediciones de flujo de savia son: 1) velocidad del pulso de calor (Huber, 1932), 2) balance de calor de un segmento del tronco (Čermák y Deml, 1974), 3) balance de calor del tallo (SHB, por sus siglas en inglés; Sakuratani, 1981), 4) disipación de calor (Granier, 1985) y 5) deformación del campo de calor (Nadezhdina et al., 1998).

## Uso del agua en café

El uso de métodos termoelectricos, ha sido exitoso en café para el manejo del riego. Venturin et al. (2020) emplearon el método de pulso de calor (Huber, 1932) para desarrollar un índice de estrés hídrico en plantas de *C. canephora* L., y obtuvieron resultados satisfactorios, determinaron un valor de estrés para iniciar el riego, además de que el equipo empleado fue de bajo costo. Se han realizado investigaciones en café con métodos termoelectricos, dirigidas a estimar la  $T$  como componente de la  $ET_c$ . Sin embargo, los

estudios que estimen directamente el uso consuntivo del agua no son numerosos en el cultivo (Carr, 2001; Flumignan et al., 2011).

Por ello, se tomaron en cuenta investigaciones realizadas en otras latitudes, que sentaron un precedente respecto al cultivo. Gutiérrez y Meinzer (1994b), estimaron el uso del agua en café con riego por goteo en Hawái. Para ello se valieron del SHB modificado por Baker y Van Bavel (1987) y validado para *C. arabica* L. por Gutiérrez et al. (1994), para medir  $T$  y la técnica de balance de energía a partir del cociente de Bowen para estimar  $ET_c$ . También determinaron  $K_c$  y la relación entre  $ET_c$ ,  $T$  y el índice de área foliar (IAF). En general, se obtuvieron  $K_c$  en el rango de 0,7 y 0,8 con IAF de 5 y 8, mientras que el  $K_c$  resultó menor con valores inferiores de IAF; además, se observó el aumento de la  $ET_c$  conforme el dosel se desarrolló.

En Brasil a 22° Sur, Marin et al. (2005), con el método SHB (Baker y Van Bavel, 1987) y considerando el IAF, midieron la  $T$ ; mientras que estimaron la  $ET_c$  con el balance de energía de la relación de Bowen. Se obtuvieron valores de  $K_c$  comparables a los reportados por Allen et al. (1998), que no habían sido validados aún (Carr, 2001; Marin et al., 2005). Sin embargo, los valores de  $K_c$  resultaron hasta un 44 % mayores que los reportados por Gutiérrez y Meinzer (1994b), lo cual se explica por mayor IAF, con valores máximos de 14. Las diferencias entre las investigaciones pueden darse por el uso de distintas variedades, el manejo agronómico y principalmente, condiciones micro meteorológicas (Marin et al., 2005). También se notaron diferencias en la fracción de la  $ET_c$  correspondiente a la  $T$  dependiendo de la vegetación en las entrecalles y se observó un acople considerable del cultivo con la atmósfera, lo que afectó la relación de la  $T$  y la  $ET_o$ .

Otras investigaciones en café se han realizado con lisímetros. Flumignan et al. (2011) en Brasil a 23° Sur, emplearon esta metodología para determinar la  $ET_c$  y la  $E$ . Los resultados mostraron una relación positiva entre la  $T$  con respecto al IAF, puesto que la  $T$  mostró valores menores en comparación con la  $ET_o$  cuando el IAF fue inferior al de otras fechas. Los valores de  $K_c$  para riego por goteo fueron menores a los reportados por Gutiérrez y Meinzer (1994b) y Marin et al. (2005). Además, se atribuyó parte de la variación de la  $T$  a la fenología, aunque la primera, por lo general, representó un 65 % de la  $ET_c$  (Flumignan et al., 2011).

Más recientemente, Cisneros Zayas et al. (2015) estimaron la  $ET_c$  y los coeficientes del cultivo ( $K_c$ ) para café en el trópico, en Cuba a  $22^\circ$  N. Para ello, se valió de lisímetros y el cálculo de la  $ET_o$  mediante la ecuación de Penman-Monteith. Se observó que el  $K_c$  varió con la fenología, la antesis y la maduración de los frutos fueron las etapas de mayor consumo. El  $K_c$  promedio del ciclo fenológico fue 0,86; no obstante, los autores no emplearon el IAF en su investigación, lo cual dificulta la comparación con otras fuentes.

Se debe resaltar, que todas las fuentes anteriores fueron estudios realizados en cultivos a pleno sol. En café también se da el cultivo a la sombra, que ha cobrado mayor relevancia ante la calidad superior del grano, mejores precios y sostenibilidad de los agroecosistemas (Ayalew, 2018; Vaast et al., 2006). Las investigaciones realizadas a pleno sol resultan difícilmente transferibles a condiciones de sombra, donde estimar la  $ET_c$  resulta complicado, por no tratarse de un monocultivo. Sin embargo, Padovan et al. (2018) estudiaron el consumo de agua por parte de cafetales con sombra y a pleno sol, con el fin de compararlos. Particionaron la  $ET_c$  en la  $E$ , la  $T$  del cultivo y la  $T$  de los árboles de sombra. Para ello se valieron del método SHB, para estimar  $T$ , y del uso de micro lisímetros para estimar  $E$ . La  $ET_c$  de ambos sistemas resultó similar, pero los componentes de  $E$  y  $T$  tenían una diferente proporción en cada uno, con respecto a la  $ET_c$  (Padovan et al., 2018). Bajo sombra, los cafetos consumían más agua al poseer mayor área foliar y la  $E$  era menor, por lo cual este agroecosistema empleaba el agua de forma más eficiente.

En Costa Rica, la única investigación realizada para estimar el uso del agua en café, fue la de Van Kanten y Vaast (2006), en condiciones subóptimas en Turrialba, a 600 msnm. Se midió la  $T$  en el cultivar “Costa Rica 95” en condiciones de pleno sol y bajo la sombra de diversas especies de árboles en agroecosistemas costarricenses. Para ello, utilizaron métodos termoeléctricos y normalizaron las mediciones de las plantas de café por el área foliar. En términos de unidad de área foliar ( $m^2$ ) el café a pleno sol presentó mayor  $T$ ; sin embargo, el café a la sombra presentó mayor  $T$  por planta a causa del mayor desarrollo vegetativo (Van Kanten y Vaast, 2006). Los resultados fueron congruentes con los de Padovan et al. (2018).

## Eficiencia en el uso del agua

Las plantas, al fijar carbono mediante el proceso de fotosíntesis, deben de abrir sus estomas, con lo cual se da la inevitable pérdida de agua por medio de la transpiración (Cowan y Farquhar 1977, citado por Medlyn et al. 2017). Para caracterizar este intercambio de carbono y agua, se emplea la EUA, que hace referencia a la cantidad de carbono fijado en relación con el uso de agua (Leakey et al., 2019). La EUA se emplea para realizar comparaciones entre ecosistemas, cultivos, variedades y, en general, el desempeño de la vegetación en el uso del recurso hídrico (Leakey et al., 2019; Medlyn et al., 2017).

La EUA se puede definir según la escala a nivel de: la hoja, la planta, nivel del cultivo, o del ecosistema. A nivel de hoja se define como EUA instantánea la relación entre la  $A$  y la  $T$  (ecuación 3):

$$\frac{A_n}{T} = \frac{g_c(C_a - C_i)}{g_w(w_i - w_a)} = \frac{C_a(1 - \frac{C_i}{C_a})}{1,6(w_i - w_a)} \quad [3]$$

Donde  $g_c$  es la conductancia de la hoja para la difusión de  $\text{CO}_2$ ,  $C_a$  es la concentración de  $\text{CO}_2$  atmosférico,  $C_i$  es la concentración de  $\text{CO}_2$  en el mesófilo,  $w_i$  y  $w_a$  son las fracciones de vapor de agua, volumétricas o molares, para el interior de la hoja o la atmósfera, respectivamente y  $g_w$  es la conductancia de la hoja para el vapor de agua. Por otro lado, se define la EUA intrínseca como la relación entre la  $A$  y  $g_s$  (ecuación 4):

$$\frac{A_n}{g_s} = \frac{\frac{g_m}{g_s}}{\left(1 + \frac{g_m}{g_s}\right) \times (C_a - C_c)} \quad [4]$$

Donde  $g_m$  es la conductancia del mesófilo y  $C_c$  es la concentración de  $\text{CO}_2$  en el cloroplasto (Leakey et al., 2019).

La  $A/T$  es afectada por factores fisiológicos y ambientales, por lo cual algunos autores emplean la  $A/g_s$  para darle más relevancia al componente biológico, no obstante, la  $A/g_s$  sigue siendo dependiente de los factores ambientales (Knauer et al., 2018). El déficit de presión de vapor atmosférico (DPV) es uno de los factores ambientales que más afectan la  $A/T$ , puesto que a un DPV específico, solo depende de la proporción entre la concentración del  $\text{CO}_2$  en el

mesófilo ( $C_i$ ) y el  $\text{CO}_2$  en la atmósfera ( $C_a$ ) (Leakey et al., 2019). El DPV también afecta la  $A/g_s$  al ser la  $g_s$  dependiente del mismo y de la  $C_a$  (Knauer et al., 2018). Se considera que solo se pueden comparar los valores de  $A/T$  obtenidos al mismo valor de DPV (Lambers et al., 2008). Debido a esto, es común normalizar la  $A/T$  al dividirla entre los valores de DPV, o emplear en su lugar la  $A/g_s$  (Leakey et al., 2019). La  $A/g_s$  puede ser comparada entre sitios con diferentes condiciones atmosféricas (Knauer et al., 2018; Leakey et al., 2019).

A nivel fisiológico, la  $A/T$  es proporcional a la eficiencia de carboxilación de la enzima Rubisco o la disminución de pérdidas por fotorrespiración de parte de la misma, caso en el cual la relación  $C_i/C_a$  disminuye (Leakey et al., 2019). Con la disminución del  $C_i$  aumenta el gradiente de concentración entre el mesófilo y la atmósfera, lo cual permite que la  $A$  decline en menor medida con relación a la  $g_s$  (Lambers et al., 2008). Este mismo efecto se consigue si aumenta la  $g_m$  (Leakey et al., 2019).

Existen diferentes metodologías para determinar la EUA, tal y como se definió anteriormente (ecuaciones 3 y 4). El intercambio gaseoso de las hojas se puede medir con analizadores de gas infrarrojos, lo que permite obtener mediciones instantáneas de  $A$  y  $g_s$  (Knauer et al., 2018; Leakey et al., 2019). También se pueden emplear los métodos isotópicos, basados en la discriminación del isótopo estable  $\text{C}^{13}$  en la composición del tejido foliar ( $\Delta$ ), el cual es inversamente proporcional a la  $A/g_s$  (Farquhar et al., 1989). También existe la posibilidad de escalar la  $A/g_s$  a nivel de ecosistema empleando la técnica de covarianza de torbellinos y sustituyendo la  $A$  y la  $g_s$  por los análogos a nivel de ecosistema, la productividad primaria neta y la conductancia del dosel, respectivamente (Knauer et al., 2018; Medlyn et al., 2017).

Al realizar una comparación de tres distintas metodologías que operan a diferentes escalas espacio temporales, Medlyn et al. (2017) indicaron que las estimaciones en EUA no fueron consistentes entre las metodologías. Los autores señalaron las limitaciones y las fuentes de error que propiciaron la variación entre las mismas: 1) el intercambio gaseoso, de gran precisión, está limitado en cobertura de muestreo espacio-temporal, al requerir mediciones puntuales de cada hoja con equipo especializado; 2) los métodos isotópicos pueden recolectar información por periodos amplios, pero pueden terminar siendo influenciados por factores ambientales y 3) el método de covarianza de torbellinos, a pesar



de caracterizar plantaciones completas, se sustenta en un modelo de balance de energía que no cierra (Medlyn et al., 2017).

## **Eficiencia en el uso del agua en el café**

En café, Gutiérrez y Meinzer, (1994a) emplearon  $\Delta$  para determinar la  $A/g_s$  y relacionarla con la eficiencia fotosintética en el uso del nitrógeno; hallaron que la  $A/g_s$  se relaciona de forma positiva con el IAF, al desarrollarse el dosel. Por otro lado, mediante la regresión linear simple se observaron una relación negativa entre la eficiencia en el uso del nitrógeno y la  $A/g_s$ , con  $r^2 = 0,88$  en bandolas de dos años, metodología que resultó adecuada para café; sin embargo, en el cultivo hay más investigaciones basadas en intercambio gaseoso.

La metodología del intercambio gaseoso para estimar la EUA está difundida ampliamente y se usa para múltiples propósitos, esta emplea sistemas portátiles de fotosíntesis equipados con analizadores de gas infrarrojos (IRGAs). Paolinelli de Carvalho et al. (2014) investigaron el efecto del herbicida glifosato sobre la  $A/T$  en diferentes cultivares. Sus resultados indicaron que todos los cultivares ven reducida la  $A/T$  frente al herbicida, siendo unos más tolerantes que otros. La  $A/T$  en este caso sirvió de indicador fisiológico.

La dosis de Mg en la solución nutritiva y la intensidad lumínica en almácigos de café, en términos de diversos indicadores fisiológicos, como la  $A/T$  fue evaluada por De Lima Dias et al. (2017), quienes determinaron una dosis óptima de Mg para los almácigos, mientras que las intensidades de luz evaluadas se mostraron bajas para el cultivo. Este trabajo demuestra la importancia de la  $A/T$  como indicador fisiológico en café.

En un estudio se investigó sobre la EUA en árboles de caucho, para ello se compararon sistemas de monocultivo contra sistemas agroforestales con té, café y cacao; con el propósito de averiguar las ventajas que puede traer el policultivo (Wu et al. 2016). Para estimar la  $A/g_s$ , se emplearon técnicas isotópicas. El policultivo de caucho-café obtuvo los valores más elevados de  $A/g_s$  para los árboles de caucho, con valores significativamente mayores que el monocultivo de caucho (Wu et al., 2016). Esta investigación es una comparación entre dos

agroecosistemas de producción de caucho, en relación con la  $A/g_s$ , similar a la investigación propuesta, que pretende estimar la  $A/g_s$  del café en condiciones de sol y sombra.

En café se ha empleado la EUA para comparar el manejo agronómico. En ese sentido, Liu et al. (2018), investigaron los efectos de los riegos deficitarios y el nivel de sombra en cafetales ubicados en la región de Yunnan, China; en relación con la fotosíntesis, el rendimiento, la calidad de grano y la  $A/T$ . Para evaluar la  $A/T$  a nivel de las hojas realizaron mediciones puntuales de intercambio gaseoso en fechas específicas. Los autores determinaron que un 30 % de sombra y un riego deficitario del 75 % son la mejor combinación en términos de rendimiento, calidad nutricional del grano y EUA (Liu et al. 2018). No se tiene conocimiento de investigaciones similares en Costa Rica para el cultivo del café. La determinación de la  $A/g_s$  establecerá un precedente importante.

## Metodología

### Localización y material experimental

El estudio de campo se realizó en la finca La Hilda, ubicada en Poás, Alajuela y perteneciente al Grupo Santa Eduvigis; durante el periodo de marzo a diciembre de 2021. La finca se encuentra a una altitud de 1170 msnm, latitud 10°05' N y longitud 84°14' O. El propósito fue estimar parámetros con su respectivo error, por medio del muestreo aleatorio, en dos condiciones distintas.

La investigación se desarrolló en dos cafetales, uno cultivado bajo sombra incipiente y el otro cultivado a pleno sol, de los cultivares “Catuaí” y “Sarchimor T-5296”, respectivamente. Las plantas procedían de un vivero ubicado en la misma finca. La plantación bajo sombra incipiente se trasplantó en 1991 y presentaba una densidad de 6 172 plantas  $ha^{-1}$ , en contraste con la plantación a pleno sol renovada en 2016, con 4 830 plantas  $ha^{-1}$ . Ambas plantaciones poseían un sistema de siembra a dos ejes. Para realizar las estimaciones de parámetros, se realizó un muestreo aleatorio, en el que se tomaron en cuenta todas las plantas con las características adecuadas para la evaluación (*i.e.* diámetro de tallo adecuado para los sensores de flujo de savia, sanidad vegetal y posición central en la hilera de siembra).

## Condiciones ambientales

Se dispuso de dos sistemas de medición de flujos de CO<sub>2</sub> y vapor de agua, operando mediante la técnica de covarianza de torbellinos, en la Finca La Hilda, una en el cafetal al sol (SmartFlux 2 System, LI-COR Biosciences, Nebraska, USA) y otra en el cafetal a bajo sombra incipiente (SmartFlux System, LI-COR Biosciences, Nebraska, USA) como parte del diseño experimental del proyecto C0454. Ambos sistemas poseían sensores meteorológicos básicos y un analizador de gases infrarrojo para CO<sub>2</sub> y H<sub>2</sub>O (LI-7200RS, LI-COR Biosciences, Nebraska, USA). Dichos sistemas permitieron mantener un registro continuo de las condiciones ambientales en el sitio: flujos de carbono y agua ( $\mu\text{mol s}^{-1} \text{ m}^{-2}$ ), velocidad del viento ( $\text{m s}^{-1}$ ), temperatura del aire ( $^{\circ}\text{C}$ ), presión atmosférica (hPa), déficit de presión de vapor (kPa), humedad relativa (%), punto de rocío ( $^{\circ}\text{C}$ ), radiación neta ( $\text{W m}^{-2}$ ) y radiación fotosintéticamente activa ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), así como sensores de humedad volumétrica a 5 cm de profundidad (%), temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ) y flujo de calor del suelo ( $\text{MJ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ). Al registrar flujos de agua mediante la metodología de covarianza de torbellinos, es posible medir la evapotranspiración del cultivo ( $\text{ET}_c$ ), al convertir los valores de calor latente de vaporización ( $\lambda E$ ) a lámina de agua, considerando que se requieren 2,45 MJ  $\text{m}^{-2}$  para evaporar 1 mm de agua (Burba, 2013; López et al., 2015). Se empleó el modelo FAO56 Penman-Monteith (Allen et al. 2006) para calcular la  $\text{ET}_o$ . Para mediciones en el suelo, se contó con 20 puntos de muestreo de 100 cm de profundidad en cada lote para la medición puntual de humedad cada 15 días, para lo cual se empleó la técnica TDR (Time-domain reflectometry, 6085 HandiTrase, Soilmoisture Equipment Corp, California, USA).

### Nivel de sombra

El lote de sombra incipiente presentaba diversas especies que le hacen sombra al café: *Musa* sp. y *Cecropia* sp. Con el fin de caracterizar las condiciones del sitio de forma objetiva, el 27 de agosto de 2021 se tomaron 12 fotografías hemisféricas con la cámara alineada al cielo a una altura de 1,8 m, seis al lado de las plantas con sensores de flujo de savia y seis en puntos específicos del lote. Para ello se empleó una cámara digital (EOS Rebel SL1, Canon, Tokio, Japón) equipada con un lente ojo de pez (4,5 mm f/2.8 EX DC HSM Circular Fisheye, Sigma, Kanagawa, Japón) y el sistema para análisis de imágenes del dosel HemiView (Delta-T Devices, Cambridge, UK) el cual incluye un soporte autonivelado y el software para el

análisis de las fotografías. De forma complementaria se realizaron vuelos con vehículos aéreos no tripulados para fotografiar la condición del lote, el 15 de setiembre de 2021.

## **Mediciones en las plantas**

### **Uso del agua**

Para la estimación del uso del agua por planta, entendido como la transpiración ( $T$ ), se empleó el método de balance de calor del tallo (SHM, por sus siglas en inglés), ideado por Sakuratani (1981) y modificado por Baker y Van Bavel (1987), en el cual se basa el algoritmo sugerido por los fabricantes de los sensores empleados (Dynagage/Dynamax, Inc.). En este método se utiliza una resistencia para calentar el tallo y los flujos de calor que salen del sistema se calculan a partir de gradientes de temperatura medidos (Baker y Van Bavel, 1987). Para ello, se emplea un sensor que es capaz de aplicar calor en una magnitud conocida al tallo y estimar las pérdidas del mismo hacia el ambiente, para calcular el flujo de savia por balance energético (Baker y Van Bavel, 1987). Con la cantidad de calor transportado por el flujo, se midió la  $T$  de la planta, expresado como uso de agua total diario (*i.e.* g día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup>).

Se usaron sensores de flujo de savia (SFS), modelos SGB 25 y SGB 35 (Dynamax Inc., Houston, USA), conectados a un sistema de monitoreo de flujo de savia (Flow32-1K, Dynamax Inc., Houston, USA), equipado con un registrador de datos (datalogger; CR1000, Campbell Scientific, Logan, Utah, USA). Se seleccionaron seis plantas en cada campo, al sol y a la sombra, puesto que se poseía un número limitado de SFS. Estas se localizaron cerca de la estación donde se instaló el equipo de registro de datos, el cual limitó el área de los SFS a un radio de 30 m desde el punto de instalación. Estos sensores pueden trabajar por periodos prolongados en campo, pero requieren de un mantenimiento semanal. Se colocaron en marzo y se retiraron después de 1-2 meses de mediciones, con el propósito de determinar el área foliar del eje medido con el dispositivo y calcular la  $T$ . Aunque el fabricante recomienda tensiones de 4,5 V y 6,0 V para los sensores SGB 25 y SGB 35, respectivamente; la tensión de operación se redujo a 3,9 V y a 4,5 V para no provocar daños en las plantas, como lo realizaron anteriormente Van Kanten y Vaast (2006) para café y como se corroboró en pruebas preliminares.

## **Eficiencia en el uso del agua**

Para determinar la EUA se trabajó con intercambio gaseoso a nivel de hoja, lo cual limitó el muestreo a mediciones puntuales (Medlyn et al., 2017). En las plantas monitoreadas con los SFS, se midió la tasa de asimilación neta de carbono ( $A$ ) y la conductancia estomática ( $g_s$ ); variables empleadas para determinar la  $A/g_s$ . La recolección de los datos de  $A$  y  $g_s$  se realizó con un equipo de fotosíntesis portátil (LI-COR 6400 XT, LI-COR Biosciences, Nebraska, USA), equipado con dos analizadores de gases infrarrojos (IRGAs, por sus siglas en inglés) y un sensor cuántico que permitió tomar mediciones de PAR simultáneamente. Este equipo permite medir la concentración de  $\text{CO}_2$  y  $\text{H}_2\text{O}$  en función del tiempo en una cámara de  $6 \text{ cm}^2$ , para así obtener los datos requeridos. Una vez que se recolectaron los datos de  $A$  y  $g_s$ , se calculó la  $A/g_s$  (Marco teórico, ecuación 4).

Se realizaron mediciones de la  $A/g_s$  durante varios cursos diurnos, a través de los meses de evaluación. Se muestreó de forma sistemática en tejido que hubiera madurado recientemente, midiendo cuatro hojas en cada una de las 12 plantas seleccionadas a lo largo del día: 1) hoja de bandola superior expuesta al sol, 2) hoja de bandola superior en el interior del dosel, 3) hoja de bandola inferior expuesta al sol y 4) hoja de bandola inferior en el interior del dosel. Solo se tomaron en cuenta bandolas de al menos dos años, que presentasen crecimiento reproductivo (Figura 1). Para cada curso diurno se marcaron las hojas a emplear en cada planta. Se realizaron los muestreos aproximadamente cada cuatro semanas, entre marzo y diciembre de 2021. Las mediciones en el cultivo a pleno sol y el cultivo bajo sombra incipiente no se realizaron los mismos días siempre, puesto que comparar entre lotes no es uno de los objetivos.

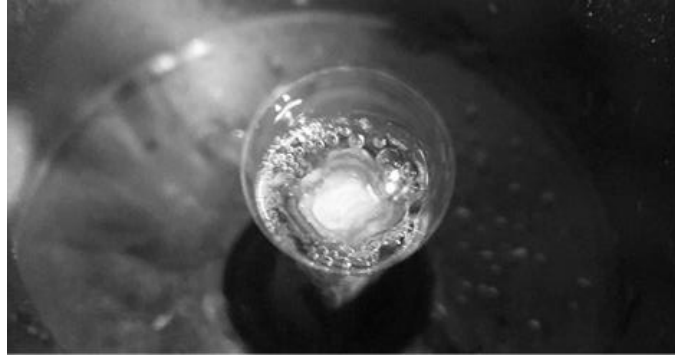


**Figura 1.** Bandola con crecimiento reproductivo. La presencia de yemas con frutos o flores indica que la bandola tiene al menos dos años de crecimiento. Las yemas no florecen hasta el segundo año, mientras que durante el tercero no fructifican. Figura de elaboración propia.

### **Potencial hídrico**

Para la determinación del potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_L$ ), se realizó un corte en una bandola del tercio superior de la planta, previo al tercer o cuarto par de hojas desde el meristema. El segmento de bandola, momentos antes de ser removido de la planta, se colocó en una bolsa plástica sellada con cinta adhesiva, para evitar la deshidratación. Una vez sellada la bolsa se procedió a realizar un corte limpio. El  $\Psi_L$  se determinó durante las semanas de medición de intercambio gaseoso antes del amanecer y a las 12:00 m.d. Para tal fin, se tomaron seis bandolas bajo sol y seis en sombra, una correspondiente a cada planta con SFS.

Una vez recolectadas las muestras, se realizó la medición del  $\Psi_L$ . Se empleó la cámara de presión de Scholander (PMS-100, PMS, Logan, Utah, USA) y la metodología de Scholander et al. (1965) para plantas vasculares. Dentro de la cámara de presión se colocó cada muestra, con un papel húmedo para evitar la transpiración de las hojas. Se ajustó el sello de la cámara, con cuidado de no estrangular los haces vasculares y se dejó la base del peciolo fuera de la misma. En ese momento se aumentó la presión de forma progresiva hasta observar el menisco de la savia (Figura 2) en el corte realizado, indicador de que se alcanzó el valor del  $\Psi_L$  para la muestra al momento de realizar el corte (Scholander et al., 1965). La presión aplicada que se mostró en el manómetro de la cámara, se registró como valor de  $\Psi_L$ .



**Figura 2.** Savia extraída de una bandola de café al ser sometida a presión en una cámara de Scholander (PMS-100, PMS, Logan, Utah, USA). Por lo general la savia no forma una burbuja inmediatamente, sino que solo humedece el borde del corte. Elaboración propia.

## **Fenología**

Se llevó un seguimiento mensual de la fenología del cultivo que se inició en febrero y finalizó en agosto 2021. Para ello, se usó la escala BBCH ampliada propuesta por Arcila-Pulgarín et al. (2001) para el café (Cuadro 1), la cual emplea números enteros para definir las etapas fenológicas, para las cuales el primer dígito representa la etapa fenológica y el segundo dígito indica el estado secundario del crecimiento, más detallado. Sin embargo, en los resultados las etapas se presentaron con un nombre descriptivo.

**Cuadro 1.** Escala BBCH ampliada para la descripción de la fenología del café.

Código	Estado principal	Estado secundario
0X	Germinación o propagación vegetativa	
1X	Desarrollo foliar en almácigo	
2X	Formación de ramas	Cada estado secundario equivale a 10 pares de ramas primarias visibles. 21= 10 pares de ramas visibles.
3X	Elongación de ramas	Cada estado secundario equivale a 10 nudos por rama. 31= 10 nudos presentes en la rama.
51	Desarrollo floral	Yemas florales se ven hinchadas en las axilas foliares.
53		Yemas de las inflorescencias cubren las estípulas y poseen un mucílago castaño.
57		Flores visibles con corolas pegadas entre sí.
58		Flores visibles, separadas entre sí, en estado latente, de color verde.
59		Flores de pétalos alargados, cerrados y blancos.
6X	Antesis	Cada estado secundario equivale a 10% de las flores en antesis. 61= 10% de flores abiertas.
70	Desarrollo del fruto	Frutos visibles, pequeños y amarillentos.
71		Cuaje del fruto. Tamaño de la cabeza de un alfiler.
73		Frutos verde claro. Contenido líquido cristalino 30% del tamaño final.
75		Frutos verde claro. Contenido líquido cristalino 50% del tamaño final.
77		Frutos color verde oscuro. Contenido sólido y blanco. 70% del tamaño final.
79		Frutos verde oliva. Contenido sólido y blanco. 90% del tamaño final.
81		Inicia el cambio de color de verde a amarillo.
85	Maduración del fruto	Incremento en la intensidad del color amarillo o rojo. No apto para cosecha.
88		Fruto maduro apto para cosecha.
89		Fruto maduro en exceso. Se empieza a secar y ennegrecer, inicia la abscisión.
9X	Senescencia	

Fuente: Elaboración propia, con base en Arcila-Pulgarín et al. (2001). El código consta de dos dígitos, que van ambos de 0-9. El primero define el estado principal de la fenología, mientras que el segundo especifica el estado secundario. En algunos casos el segundo dígito se sustituyó por “X” lo cual quiere decir que puede ser cualquier número de 0 a 9, según la descripción del estado secundario. Los estados secundarios de los estados 0, 1 y 9 no se detallan puesto que no se hallarán en el material vegetal evaluado. El estado 4 de la escala BBCH original no se incluye, porque corresponde al desarrollo de órganos vegetativos cosechables, no presentes en café.



## **Área foliar (AF)**

El área foliar (AF) se determinó para las plantas con SFS mediante la defoliación manual y la correlación con el de peso fresco. Por ello los sensores se reubicaron en otras plantas una vez que se defoliaron aquellas en las que se encontraban. Este procedimiento de reubicación y defoliación se realizó en periodos de uno a dos meses, de tal manera que no coincidieran los lotes para maximizar la eficiencia de la mano de obra y lograr una reinstalación veloz.

## **Índice de área foliar (IAF)**

El IAF se determinó mediante la defoliación de secciones de 4 m dentro de las hileras, seleccionadas al azar en el lote y correlacionadas con el peso fresco. Para ello se asumió que 1 kg de hojas de café frescas equivalen a 3,2294 m<sup>2</sup> de AF. Esta equivalencia es fruto de investigaciones realizadas en la Finca La Hilda, en conjunto con la UCR (Castro Pacheco et al., 2021).

## **Requerimientos de riego**

El flujo de savia calculado mediante el balance de calor en el tallo permite conocer el consumo diario de una planta en g día<sup>-1</sup>. Las plantas de café no son homogéneas en términos de AF. Aquellas con más superficie transpiratoria emplearon más agua. De ahí que fuera necesario normalizar los datos de uso del agua obtenidos con los SFS mediante el AF de las plantas evaluadas para obtener datos de  $T$  por m<sup>2</sup> de hojas. Se estimó el consumo hídrico del cafetal en función del IAF, al multiplicar dicho valor con el promedio de  $T$  día<sup>-1</sup> m<sup>-2</sup> en unidades de AF para condiciones de sombra incipiente y pleno sol por aparte. Usualmente se considera al IAF adimensional, pero realmente considera el AF por área de terreno. Por ello, los valores de  $T$  finalmente se presentan en mm día<sup>-1</sup>, unidades empleadas para expresar la ET<sub>c</sub> usualmente.

El K<sub>c</sub> se calculó como el cociente de la ET<sub>c</sub>, medida mediante la técnica de covarianza de torbellinos, sobre la ET<sub>o</sub>, calculada con el modelo FAO56 Penman-Monteith (Allen et al., 2006). Para conocer cuál fracción de la ET<sub>c</sub> correspondió a la  $T$  de las plantas de café, obtenida mediante el método de balance de calor en el tallo, se empleó el cociente de la segunda variable sobre la primera.

## Manejo Agronómico

Las prácticas de manejo fitosanitario, fertilización y aplicación de enmiendas, se realizaron de acuerdo con el manejo agronómico regular de la finca. Puesto que la  $ET_c$  se debe determinar sin restricciones hídricas (Allen et al., 2006), se buscó aplicar riego de verse las plantas sometidas a un estrés hídrico inadecuado. La finca dispuso de un sistema de riego de aspersión con cañón móvil. No se empleó el riego durante la época de inducción floral anterior (*i.e.* diciembre 2020 – marzo 2021) de las plantaciones, para asegurar una antesis consistente y no alterar el ciclo fenológico. El riego solamente se aplicó para estimular la antesis en el cultivo bajo sombra incipiente, complementando la entrada de las lluvias.

## Análisis de datos

La investigación fue de carácter cuantitativo, puesto que se estimó la  $T$  y la  $A/g_s$  para cada plantación, para lo cual se seleccionó una muestra y se realizó la estimación de parámetros. Por los factores que difieren entre condiciones de pleno sol y de sombra incipiente, los resultados deben de interpretarse de forma independiente, puesto que no son comparables.

Los datos de tiempo atmosférico se sometieron a un análisis de factores. Este tuvo por objetivo describir el conjunto de datos y extraer la información clave (Abdi & Williams, 2010). Se agruparon las variables en dos factores principales, para reconocer aquellas que influyeran en el uso del agua de las plantas. Después de identificar dos como principales, se empleó regresión múltiple con el flujo de savia de las plantas como variable respuesta. Usando el análisis de superficie de respuesta, se produjo un modelo para las condiciones de café a pleno sol y otro para las condiciones de café cultivado bajo sombra incipiente. La técnica permitió analizar el comportamiento de una variable respuesta en función de dos variables independientes, incluyendo efectos curvilíneos (Rodrigues, 2021).

Se empleó regresión lineal, con un modelo mixto, para modelar la respuesta de la  $A/g_s$ , como promedios horarios por categoría de hoja. La fecha, hora y categoría de hoja se incluyeron en el modelo como efectos aleatorios. En un proceso de regresión paso a paso se seleccionaron las variables que contribuyeran en mayor medida al modelo, es decir, aquellas que aumentarían el coeficiente de determinación ( $R^2$ ) de manera significativa. Para ello se

emplearon únicamente las variables ambientales de la cámara del equipo portátil de fotosíntesis. Los datos se procesaron de manera separada para el cafetal a pleno sol y el cafetal bajo sombra incipiente.

Las fotografías hemisféricas se analizaron con el software HemiView v 2.1 (Delta-T Devices, Cambridge, UK). Se determinó la fracción de brecha (“Gap fraction” en inglés), a partir de la cual fue posible calcular el cierre del dosel (“Canopy closure” en inglés) tal y como lo definieron Gonsamo et al. (2013). Según los mismos autores el cierre del dosel es una medición relacionada con el régimen de luz en el sitio, el cual afecta el microclima y el crecimiento vegetal en el sitio de las mediciones.

Para el ordenamiento de los datos, se empleó Microsoft Excel (v2022) en conjunto con el paquete “Pandas” (The pandas development team, 2020) para Python (v3.9). “Pandas” también se empleó para ejecutar el algoritmo de cálculo de flujo de savia, según la metodología de Sakuratani (1981), modificada por (Baker & Van Bavel, 1987). Se empleó el software JMP<sup>®</sup> v15.1.0 en el análisis estadístico y el software SigmaPlot v14.5 para la graficación. Para gráficos de dispersión 3D, se empleó el paquete de Python “Plotly” (Plotly Technologies Inc., 2015).

# Resultados

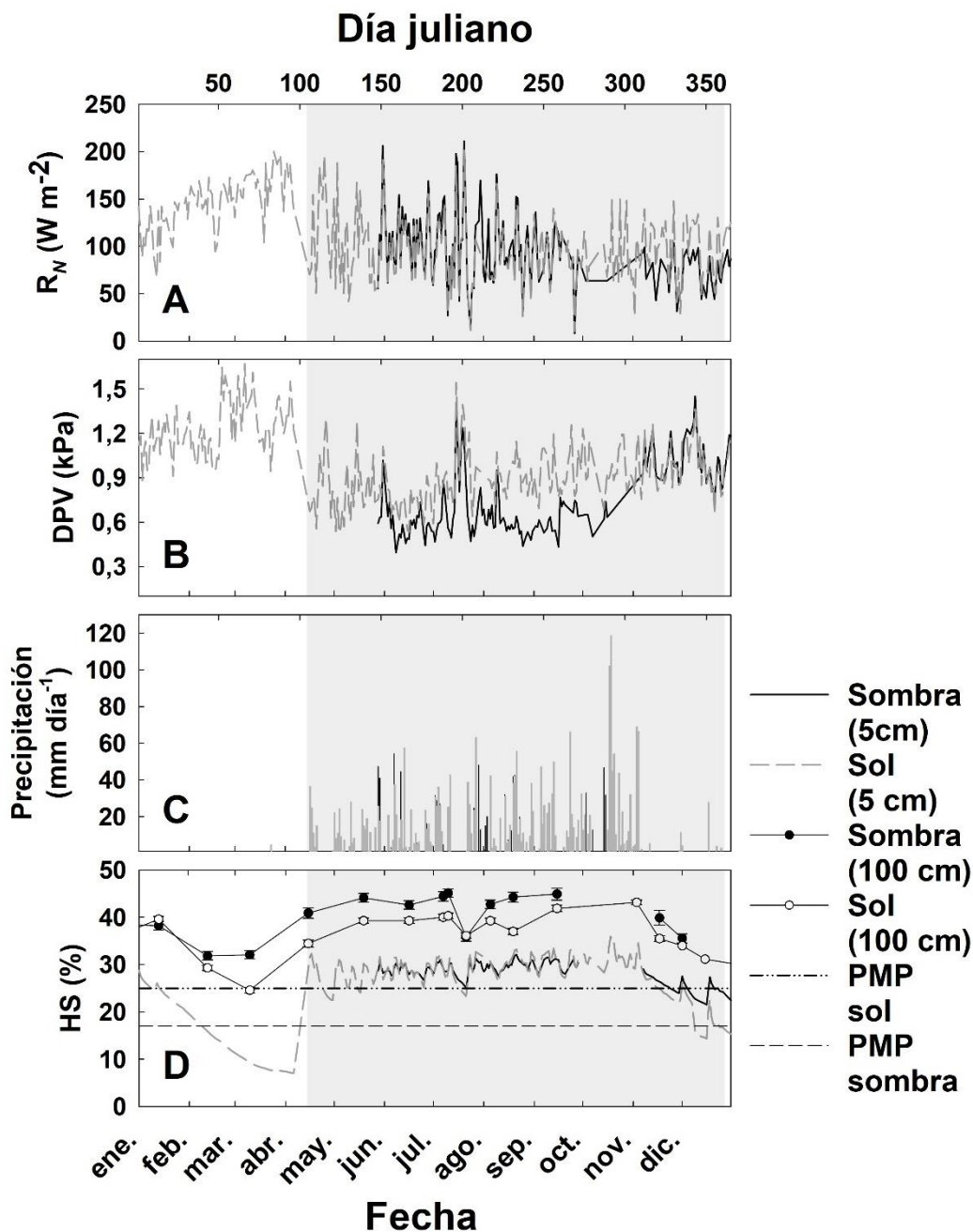
## Condiciones ambientales

Para efectos de este estudio, se considera la época seca 2021 como el periodo abarcado desde el 1° de enero, hasta el 13 de abril (días 1-103) y la época lluviosa 2021 corresponde al periodo del 14 de abril hasta el 26 de diciembre (días 104-360). La canícula se presentó entre el 12 y el 20 de julio (días 193-201). Por una falla del equipo meteorológico solo se tienen datos para condiciones de sombra incipiente a partir del 27 de mayo del 2021, por lo cual no se reportan datos para la época seca. Se emplearon datos de la torre micrometeorológica ubicada en el lote cultivado a pleno sol, a menos de un kilómetro de distancia, para completar el periodo para el cual no se tienen datos de la torre ubicada en el lote de sombra incipiente.

La radiación neta ( $R_N$ ) en condiciones de pleno sol se mantuvo con una media de  $147 \pm 28 \text{ W m}^{-2}$  durante la época seca (Figura 3, A) y disminuyó durante la época lluviosa a un promedio de  $95 \pm 35 \text{ W m}^{-2}$ . Para condiciones de sombra incipiente, la RN presentó una media de  $92 \pm 38 \text{ W m}^{-2}$ . Los valores máximos rondaron los  $200 \text{ W m}^{-2}$ , tanto en época como en la época lluviosa, aunque con la llegada de agosto, los días de alta radiación fueron menos frecuentes.

Las temperaturas diarias para condiciones de pleno sol oscilaron entre  $29,8^\circ\text{C}$  y  $14,9^\circ\text{C}$  para la época seca y entre  $31,0^\circ\text{C}$  y  $16,7^\circ\text{C}$  durante la época lluviosa. Los promedios fueron de  $22,4 \pm 3,0^\circ\text{C}$  y de  $22,8 \pm 2,3^\circ\text{C}$ , correspondientemente. Para la época lluviosa en condiciones de sombra incipiente, el promedio de temperatura fue de  $22,0 \pm 1,8^\circ\text{C}$ . El valor máximo fue de  $27,4^\circ\text{C}$  y el mínimo de  $13,4^\circ\text{C}$ .

El déficit de presión de vapor (DPV) promedio en época seca fue de  $1,23 \pm 0,17 \text{ kPa}$  y en época lluviosa fue de  $0,90 \pm 0,18 \text{ kPa}$ , para condiciones de pleno sol. En condiciones de sombra incipiente la media fue de  $0,72 \pm 0,23 \text{ kPa}$ , para época lluviosa. Se observa una disminución del DPV para finales de abril, al darse la transición a época lluviosa, el cual se limitó desde entonces a valores de alrededor de  $1,0 \text{ kPa}$  (Figura 3, B). Para la época lluviosa, el DPV para el lote de sol presentó valores superiores al lote de sombra.



**Figura 3.** Condiciones ambientales promedio diarias en lotes de café a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el periodo de enero-diciembre 2021. Se muestran A) radiación neta ( $R_N$ ), B) déficit de presión de vapor (DPV), C) precipitación y D) humedad volumétrica del suelo (HS) a 5cm y 100 cm de profundidad, con  $n=3$  y  $n=20$  respectivamente y umbrales de humedad a los cuales se alcanza el potencial mátrico de -1500 kPa, el denominado punto de marchitez permanente (PMP). El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

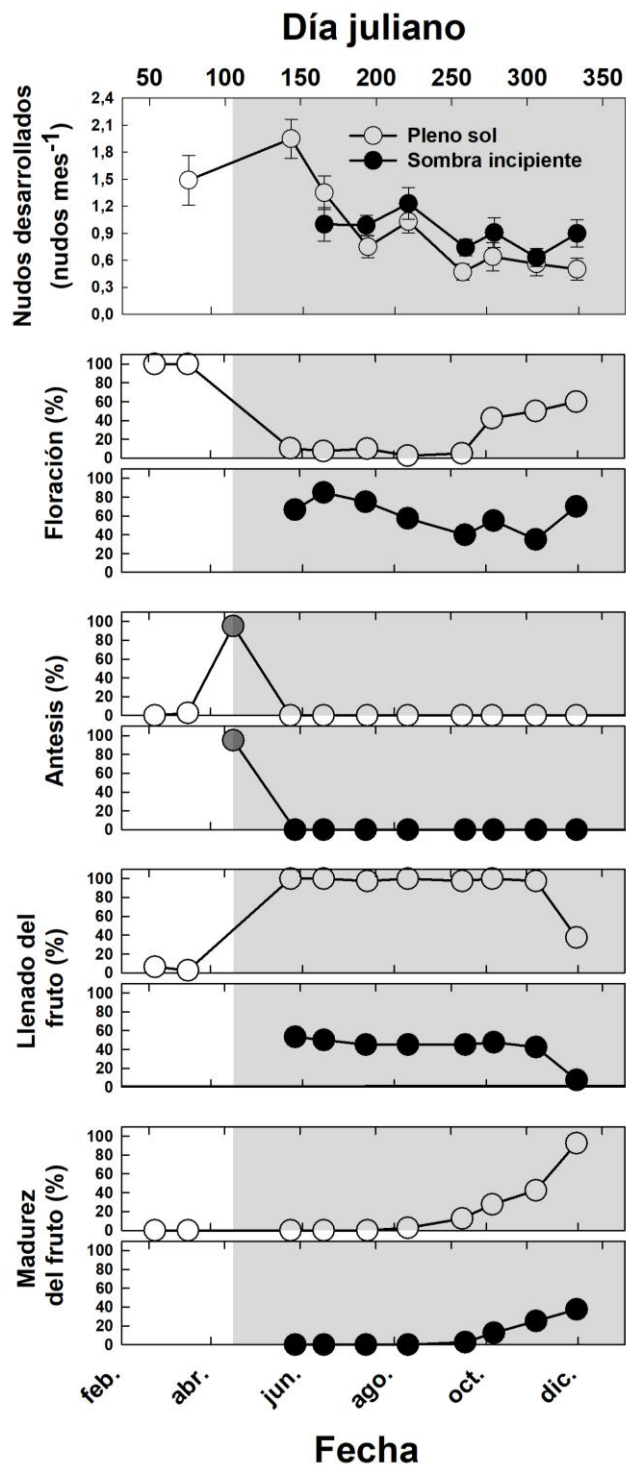
Con respecto a la precipitación (Figura 3, C), en la época seca del 2021, no superó los 5 mm diarios. El 14 de abril se inició la época lluviosa con una precipitación de 32 mm

diarios. No obstante, desde el 20 de abril hubo un periodo de aproximadamente una semana en la cual la precipitación se detuvo. Desde entonces resultó frecuente hasta el periodo de la canícula que ocurrió en la segunda mitad de julio. Durante el periodo de la canícula también es importante señalar que se presentó un aumento en la  $R_N$  y el DPV. La precipitación máxima del 2021 fue de 119 mm. La precipitación anual en el sitio para el 2021 fue de 2583 mm, siendo octubre el mes más lluvioso, con 537 mm.

La humedad volumétrica del suelo a 5 cm de profundidad (HS) y en condiciones de pleno sol, durante la época seca, se mantuvo entre 7-29%, con una media de  $15,5 \pm 6,7\%$ . Presentó un cambio de importancia con la llegada de la época lluviosa, alcanzando valores de 36% y manteniéndose sobre el 14%, con una media de  $27,6 \pm 4,4\%$  para condiciones de pleno sol. En condiciones de sombra incipiente, la HS se mantuvo con un promedio de  $28,3 \pm 2,3$ , máximo de 32% y mínimo de 22% para la época lluviosa. Para el veranillo de mediados de Julio, la HS disminuyó en un 5% hasta la llegada de la precipitación. La humedad volumétrica del suelo a 100 cm de profundidad ( $HS_{100}$ ) se mantuvo con una media de  $31,2 \pm 7,7\%$  y de  $37,8 \pm 3,4\%$  para época seca y lluviosa respectivamente, en condiciones de pleno sol; mientras que en condiciones de sombra incipiente los promedios fueron de  $34,0 \pm 3,6\%$  para época seca y  $41,8 \pm 3,5\%$  para época lluviosa. La  $HS_{100}$  siempre se mantuvo a valores mayores que la HS.

## **Fenología**

En el lote a pleno sol, durante febrero y marzo, predominó el desarrollo de las yemas florales (Figura 4). La antesis tuvo lugar a mediados de abril, sin embargo, no coincidió con las evaluaciones realizadas, de modo que no se observó el pico en el registro fenológico. La fecha registrada por el personal de la finca como pico de antesis, corresponde al 18 de abril, para el 2021. Durante abril, se dio la transición de floración a la etapa de llenado de fruto. El llenado alcanzó su frecuencia máxima para junio. La maduración inició en agosto, con una frecuencia de 2,5 % dentro de la muestra y valores superiores al 40 % para inicio de noviembre.



**Figura 4.** Promedio de nudos desarrollados y porcentaje de plantas de café en floración, antesis, llenado del fruto y madurez del fruto a lo largo del tiempo, cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el periodo de febrero-diciembre 2021. Los estados fenológicos no son mutuamente excluyentes. Las barras de error representan el error estándar, con  $n=40$ . Esferas grises indican valores facilitados por la gerencia de la finca La Hilda. El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

La floración y el llenado del fruto en el café cultivado bajo sombra incipiente coexistieron en muchas bandolas, siendo mayor la proporción de las yemas florales, a excepción de setiembre, cuando hubo más frutos en desarrollo (Figura 4). Aproximadamente, el 50% de las plantas no fructificaron. La mayoría de la plantación presentó yemas florales hinchadas, dormantes desde el inicio de la época lluviosa. Se observó una leve disminución de la cantidad de plantas con llenado de fruto entre mayo y julio. La floración comenzó a disminuir en julio, pero para diciembre aumentó. Durante el periodo evaluado, la maduración observada en el sitio se mantuvo por debajo del 20 % hasta inicios de noviembre y nunca superó el 40%.

El desarrollo vegetativo de la plantación fue variable con el paso del tiempo, con valores desde 0,5 nudos  $\text{mes}^{-1}$  hasta valores de 2,0 nudos  $\text{mes}^{-1}$  (Figura 4). Las plantas cultivadas a pleno sol muestran mayores valores antes de junio 2021, momento en el cual la tasa de crecimiento disminuyó, con solo un ligero aumento en agosto, siendo el periodo setiembre-diciembre el de menor cantidad de nudos desarrollados. En las condiciones de sombra incipiente el cultivo presentó una mayor tasa de crecimiento para agosto, con el resto de las fechas limitándose a valores de 1,0 nudos  $\text{mes}^{-1}$ .

**Cuadro 2.** Índices de área foliar promedio de plantas de café cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el 2021. Las fechas sin datos son consecutivas, puesto que la evaluación no se pudo realizar en un solo día. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Fecha	Día Juliano	IAF	
		Pleno sol	Sombra incipiente
06/04/2021	96	4,66 ± 0,35	0,88 ± 0,02
03/07/2021	184	4,40 ± 0,23	3,66 ± 0,34
30/09/2021	273	6,39 ± 0,57	5,09 ± 1,03

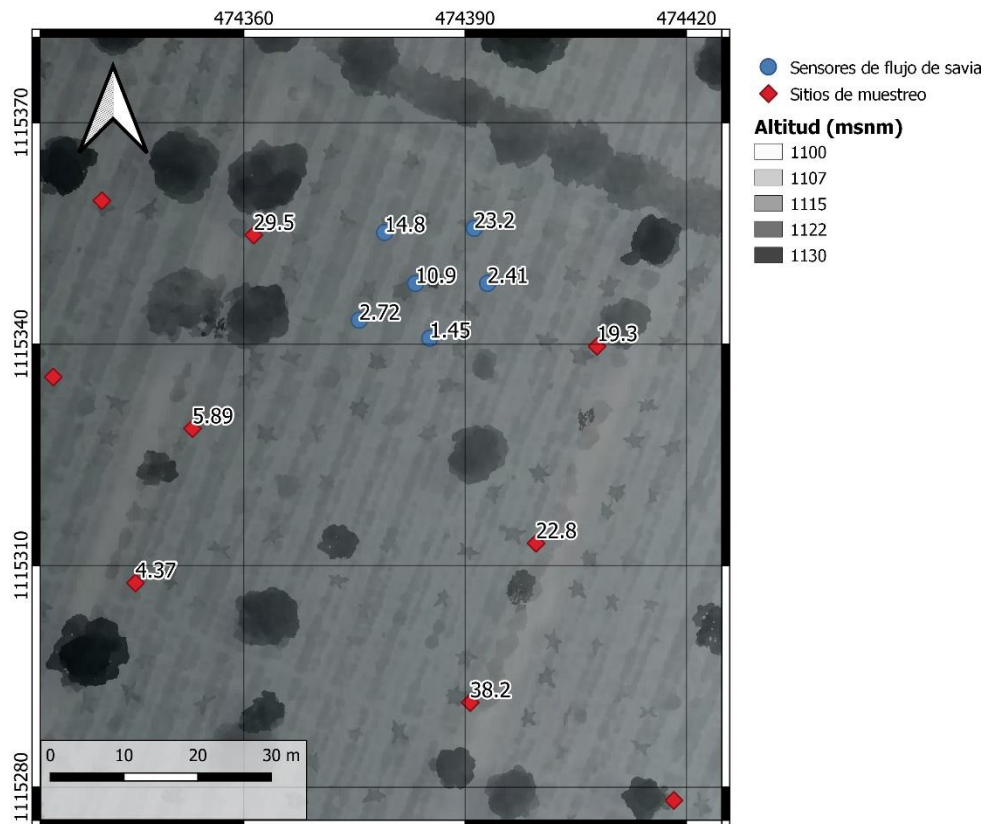
Se muestran los promedios con el error estándar, n=4.

El índice de área foliar (IAF) para condiciones de cultivo a pleno sol (cuadro 2) se mantuvo con valores promedio de 4-5 unidades hasta julio de 2021, para la evaluación realizada al día 273, final de setiembre, los valores aumentaron por encima de las 6 unidades. En el lote cultivado bajo sombra incipiente se presentó un aumento mayor de IAF entre abril y junio del 2021, coincidiendo con la entrada de las lluvias. El desarrollo foliar del cultivo bajo sombra incipiente fue pronunciado, con aumentos de al menos 1,4 unidades cada 90 días.



## Cierre del dosel

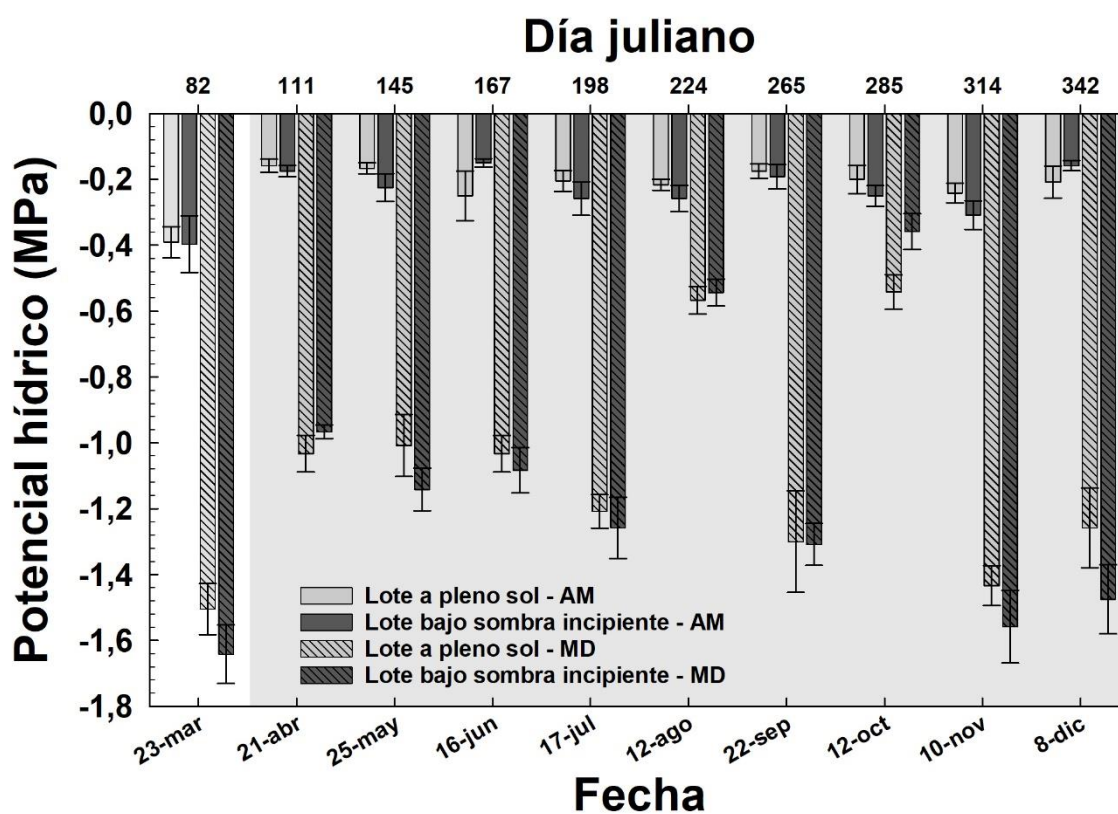
A inicios de marzo 2021, el lote de café cultivado bajo sombra, tenía un dosel con un cierre estimado de cero. El desarrollo de este durante los meses siguientes se evaluó el 27 de agosto de 2021, con un cierre del dosel de  $14,65 \pm 01,41$  %, al 95 % de confianza. También se realizaron vuelos de vehículos aéreos no tripulados, el 15 de setiembre de 2021, para caracterizar el área (Figura 5). En promedio, el cierre del dosel en el sitio de instalación de los sensores de flujo de savia fue de 9,27%; mientras que en los sitios de muestreo fenológico fue de 20,04%. La altura de los árboles mayores era de 20 m aproximadamente, mientras que la altura de las musáceas rondó los 4 m.



**Figura 5.** Mapa del lote Jiménez 1989, con café cultivado bajo sombra incipiente, ubicado en la finca de café La Hilda, Poás de Alajuela. El mapa muestra en escala de grises el modelo de elevación digital y se presentan los puntos geográficos donde se tomaron fotografías hemisféricas el 27 de agosto de 2021. Se dividen los puntos geográficos según sean sitios de muestreo para fenología y humedad de suelo, o según sean las ubicaciones de los sensores de flujo de savia en la fecha. Sistema de coordenadas CRTM05.

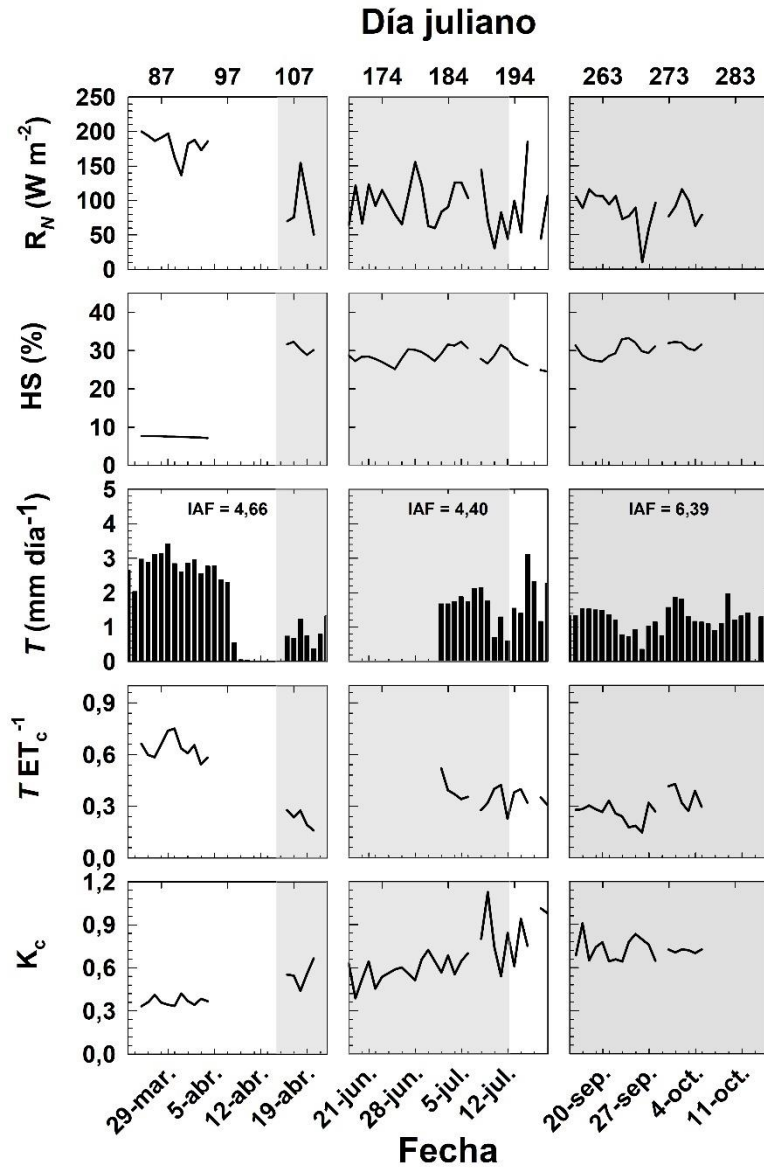
## Potencial hídrico de las hojas

El potencial hídrico de las hojas ( $\psi_L$ ) presentó valores en el rango de -0,10 MPa y -1,90 MPa, para el periodo de marzo-diciembre 2021. El  $\psi_L$  fue más negativo en las mediciones de mediodía ( $\psi_L^{MD}$ ) en comparación con aquellas realizadas antes del amanecer ( $\psi_L^{AM}$ ) (Figura 6). Durante la época lluviosa, el  $\psi_L^{AM}$  presentó una media de  $-0,20 \pm 0,09$  MPa para pleno sol y de  $-0,22 \pm 0,09$  MPa para condiciones de sombra incipiente, mientras que el  $\psi_L^{MD}$  tuvo promedios de  $-1,04 \pm 0,35$  MPa y  $-1,08 \pm 0,42$  MPa, respectivamente. El  $\psi_L$  resultó ser más negativo época sea, tanto a mediodía como antes del amanecer. Para los días 224 y 285 el  $\psi_L^{MD}$  fue más positivo que para otras fechas. La evaluación realizada en el periodo de canícula, al día 198, no mostró diferencias con los días de época lluviosa.



**Figura 6.** Potencial hídrico de las hojas ( $\psi_L$ ) durante el 2021, medido previo al amanecer (AM -  $\psi_L^{AM}$ ) y a mediodía (MD -  $\psi_L^{MD}$ ), en plantas de café cultivadas a pleno sol y bajo sombra incipiente durante el periodo de marzo a diciembre del 2021. Se presenta el error estándar con  $n=6$ . El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

## Uso del agua



**Figura 7.** Radiación neta ( $R_N$ ), humedad volumétrica del suelo (HS), transpiración ( $T$ ), fracción de la transpiración en la evapotranspiración del cultivo ( $T ET_c^{-1}$ ) y coeficiente del cultivo ( $K_c$ ) en plantas de café cultivadas a pleno sol. Se muestran tres periodos de 31 días correspondientes al 2021, considerando 15 días antes y 15 días después de la determinación del índice de área foliar (IAF), en abril, julio y septiembre. El área sombreada corresponde a la época lluviosa, siendo áreas claras la época seca y la canícula. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

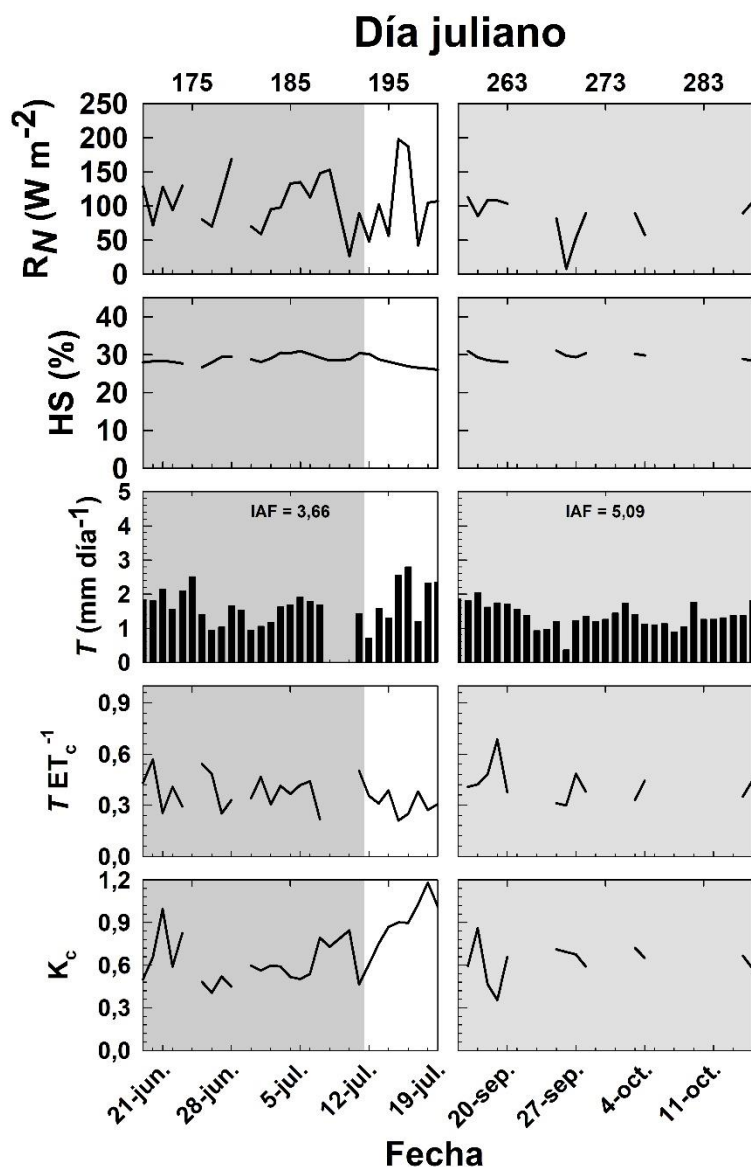
La transpiración ( $T$ ) de las plantas se evaluó para los periodos comprendidos entre los 15 días anteriores y los 15 días posteriores a las mediciones de índice de área foliar (IAF) (cuadro 2). Para condiciones de pleno sol y el  $IAF=4,66$  al día 97, se obtuvieron valores medios de  $T=1,95\pm 1,11$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=10,66\pm 3,24$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,52\pm 0,22$  y

$K_c=0,42\pm0,10$ . Durante el periodo de  $IAF=4,40$  al día 184, que incluyó época lluviosa y canícula, los obtuvieron promedios de  $T=1,71\pm0,61$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=6,41\pm2,45$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,36\pm0,07$  y  $K_c=0,68\pm0,17$ . Para cuando subió el IAF a 6,39 al día 273, se obtuvieron medias de  $T=1,27\pm0,38$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=5,96\pm1,55$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,29\pm0,07$  y  $K_c=0,79\pm0,34$ . La  $T$  y  $T ET_c^{-1}$  la disminuyeron con el incremento del IAF, mientras que el  $K_c$  aumentó (Figura 7). Durante los dos periodos finales, la  $R_N$  disminuyó y la HS aumentó, en comparación con el primero.

Los datos también se pueden agrupar por épocas. Para la época seca, en cafetal a pleno sol, las plantas mostraron promedios de  $T=2,36\pm1,01$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=12,26\pm1,44$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,66\pm0,08$  y  $K_c=0,36\pm0,03$ . Para la época lluviosa se obtuvieron promedios de  $T=1,29\pm0,45$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=6,35\pm2,07$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,30\pm0,08$  y  $K_c=0,69\pm0,26$ . Finalmente, la canícula presentó  $T=1,77\pm0,85$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=6,21\pm3,79$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,33\pm0,06$  y  $K_c=0,86\pm0,15$ ; en promedio. En época seca y canícula la  $R_N$  mostró valores superiores a los de la época lluviosa (Figura 7). La HS mostró un aumento con la entrada de las lluvias, aunque empezó a descender con la canícula, no bajo a los niveles de época seca. La  $T$  fue mayor en época seca, seguida por el periodo de canícula y aún menor en época lluviosa. La  $ET_o$  y la  $K_c$  presentaron mayores valores en época seca y en la canícula no se diferenciaron de la época lluviosa. El  $K_c$ , mostró valores menores en época seca, aumentando en época lluviosa y mostrando sus valores máximos en la canícula.

En condiciones de sombra incipiente, se determinó el uso del agua para tres periodos con distinto IAF. El primero, con  $IAF=0,88$  al día 96 en la transición época seca-lluviosa, presentó promedios de  $T=0,28\pm0,12$  mm día<sup>-1</sup>, no se presentan datos de evapotranspiración por un fallo en la torre micrometeorológica. El segundo, con  $IAF=3,33$  al día 185, incluyendo días de época lluviosa y canícula, presentó valores de  $T=1,67\pm0,54$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=7,14\pm2,82$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,37 \pm 0,10$  y  $K_c=0,69\pm0,21$ . Finalmente, el periodo con  $IAF=5,09$  al día 273 mostró valores de  $T=1,36\pm0,35$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=5,52\pm1,82$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,42\pm0,10$  y  $K_c=0,66\pm0,21$ . La  $T$  aumentó con la entrada de las lluvias, fue mayor en el periodo de junio-julio (Figura 8). La  $ET_o$  mayor se presentó en la primera parte de la época lluviosa, previo a la canícula. La  $T ET_c^{-1}$  aumentó conforme aumentó el IAF del cultivo mostrando una tendencia al aumento en la segunda parte de la época lluviosa. El  $K_c$  se mantuvo muy estable

durante ambos periodos evaluados, resultando levemente mayor en el primero, con los valores máximos para la canícula.



**Figura 8.** Radiación neta ( $R_N$ ), humedad volumétrica del suelo (HS), transpiración ( $T$ ), fracción de transpiración sobre evapotranspiración del cultivo ( $T ET_c^{-1}$ ) y coeficiente del cultivo ( $K_c$ ) en plantas de café cultivadas bajo sombra incipiente. Se muestran dos periodos de 31 días correspondientes al 2021, considerando 15 días antes y 15 días después de la determinación del índice de área foliar (IAF), en julio y septiembre. El área sombreada corresponde a la época lluviosa, siendo áreas claras la canícula. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Los datos se agruparon por época para el cafetal cultivado bajo sombra incipiente, con promedios de época seca de  $T=0,31\pm 0,12$  mm día<sup>-1</sup>. La época lluviosa mostró valores de  $T=1,30\pm 0,56$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_0=6,41\pm 2,26$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,36\pm 0,15$  y  $K_c=0,62\pm 0,17$ ; en

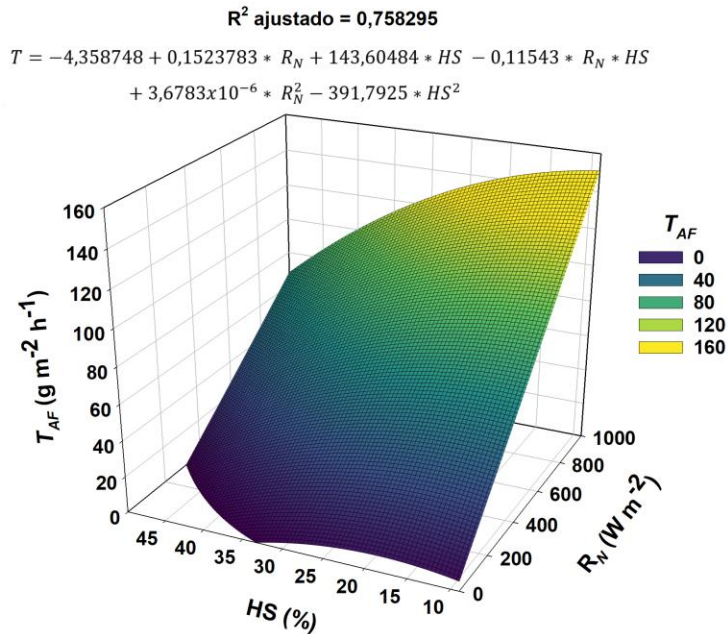
promedio. La canícula tuvo medias de  $T=1,86\pm 0,75$  mm día<sup>-1</sup>;  $ET_o=7,24\pm 3,99$  mm día<sup>-1</sup>;  $T ET_c^{-1}=0,31\pm 0,06$  y  $K_c=0,91\pm 0,18$ . La época seca presentó una menor  $T$ . Los valores de máxima  $T$  diaria coincidieron con el periodo de la canícula (Figura 8), para el cual se presentó un pico de  $R_N$  y una disminución sostenida de la HS, aunque no disminuyó tanto como en época seca. (Figura 3D). La canícula mostró valores mayores de  $ET_o$ ,  $T$  y  $K_c$  (Figura 8). Por el contrario, la  $T ET_c^{-1}$  disminuyó ligeramente durante dicho periodo.

Las variables ambientales, por medio del análisis de factores, fueron agrupadas. Considerando que la  $R_N$  y la HS mostraron mayor carga, para los factores 1 y 2 respectivamente (Anexo 2), se realizó un análisis de superficie de respuesta con únicamente dichas variables buscando un modelo sencillo para reconocer el efecto de los factores ambientales sobre la transpiración por unidad de área foliar ( $T_{AF}$ ). En el caso del café cultivado a pleno sol, a excepción de la  $R_N^2$ , todos los predictores mostraron un efecto significativo en el modelo (Cuadro 3).

**Cuadro 3.** Estimación, error estándar y significancia de los predictores en el análisis de superficie de respuesta de la transpiración de las plantas de café cultivadas a pleno sol, en función de la radiación neta ( $R_N$ ) y la humedad del suelo a 5 cm de profundidad (HS).

Variable	Estimación	Error estándar	Prob >  t
Constante del modelo	-4,358748	1,020076	<,0001
$R_N$	0,1523783	0,002821	<,0001
HS	143,60484	9,384829	<,0001
$R_N \times HS$	-0,11543	0,008293	<,0001
$R_N^2$	$3,6783 \times 10^{-6}$	$3,264 \times 10^{-6}$	0,2598
$HS^2$	-391,7925	20,89176	<,0001

El factor 1 comprendió la  $R_N$  y el DPV, mientras que el factor 2 agrupó a la HS y la presión atmosférica. La precipitación y la temperatura del suelo no mostraron cargas importantes para el factor 1 o el factor 2. El factor 1 fue nombrado como “demanda transpiratoria” (FDT) y el factor 2 se nombró como “limitaciones transpiratorias” (FLT).



**Figura 9.** Superficie de respuesta de la transpiración por unidad de área foliar ( $T_{AF}$ ) de plantas de café cultivadas a pleno sol, en relación con la humedad del suelo a 5 cm de profundidad (HS) y la radiación neta ( $R_N$ ). Se emplearon datos del 1 de marzo (60) al 14 de diciembre del 2021 (348). La transpiración se presenta como una tasa normalizada por el área foliar de las plantas en observación. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

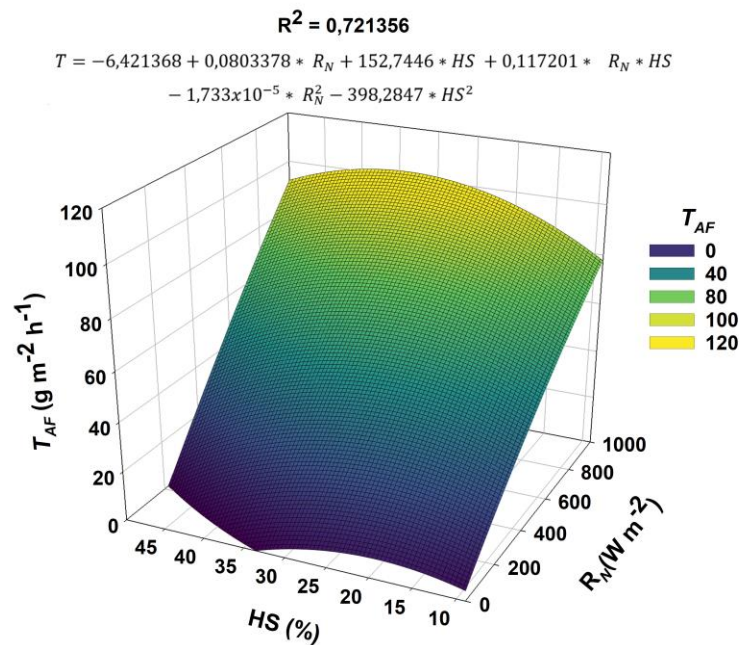
La  $T_{AF}$  para plantas a pleno sol mostró una relación positiva lineal con la  $R_N$  (Figura 9), mientras que se relacionó de forma negativa con la HS. El efecto de la HS no es completamente lineal, sino curvilíneo. Con HS superior a 35%, no hay  $T_{AF}$  en condiciones de  $R_N$  inferior a  $400 \text{ W m}^{-2}$ . La  $T_{AF}$  máxima rondó los  $150 \text{ g m}^{-2} \text{ h}^{-1}$ , y se presenta en condiciones de máxima  $R_N$  y baja HS.

Respecto al café cultivado bajo sombra incipiente, todos los predictores del análisis de superficie de respuesta tuvieron un efecto significativo (Cuadro 4). La  $T_{AF}$  mostró una respuesta curvilínea a la HS y una respuesta prácticamente lineal a la  $R_N$ , no obstante, sí existe un efecto polinomial de esta última variable.

**Cuadro 4.** Estimación, error estándar y significancia de los predictores en el análisis de superficie de respuesta de la transpiración de las plantas de café cultivadas bajo sombra incipiente, en función de la radiación neta ( $R_N$ ) y la humedad del suelo a 5 cm de profundidad (HS).

Variable	Estimación	Error estándar	Prob >  t
Constante del modelo	-6,421368	1,02733	<,0001
$R_N$	0,0803378	0,002663	<,0001
HS	152,7446	11,42993	<,0001
$R_N \times HS$	0,117201	0,007487	<,0001
$R_N^2$	$-1,733 \times 10^{-5}$	$2,958 \times 10^{-6}$	<,0001
$HS^2$	-398,2847	28,52409	<,0001

La  $T_{AF}$  máxima se presenta a la máxima  $R_N$  y alrededor del 35% de HS (Figura 10). Los valores de  $R_N$  por debajo de  $200 \text{ W m}^{-2}$  y HS superior a 35% limitan la  $T_{AF}$ . La relación de la HS y la  $T_{AF}$  es polinomial, presentándose una mayor tasa transpiratoria en los valores intermedios de humedad edáfica, disminuyendo en los extremos.

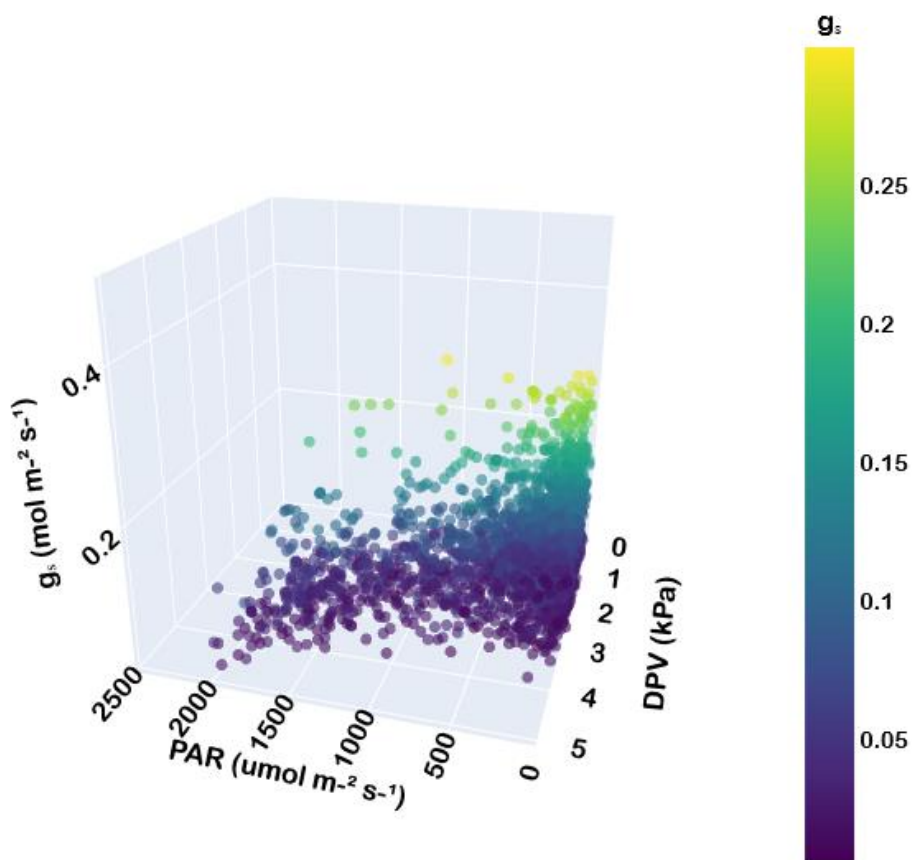


**Figura 10.** Superficie de respuesta de la transpiración por unidad de área foliar ( $T_{AF}$ ) de plantas de café cultivadas a bajo sombra incipiente, en relación con la humedad del suelo (HS) y la radiación neta ( $R_N$ ). Se emplearon datos del 1 de marzo (60) al 14 de diciembre del 2021 (348). La transpiración se presenta como una tasa normalizada por el área foliar de las plantas en observación. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.



## Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ )

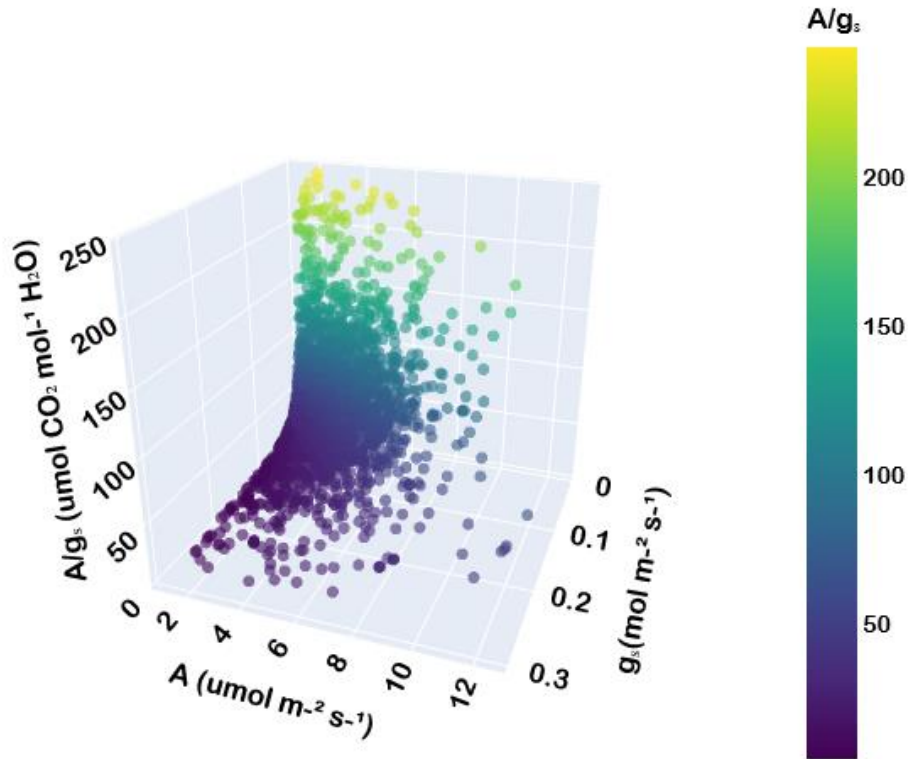
La  $g_s$  no muestra una relación clara con las variables ambientales a nivel de hoja, como lo son la PAR y el DPV (Figura 11). No obstante, en la muestra, se visualiza una tendencia de la  $g_s$  a disminuir conforme aumenta la luz par y el DPV. La respuesta de la  $g_s$  a la PAR varía su según el ámbito del DPV, a elevado DPV disminuye ligeramente con el aumento de PAR, mientras que la relación es positiva a bajo DPV. La PAR y el DPV muestran una relación positiva.



**Figura 11.** Conductancia estomática ( $g_s$ ) en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV) y la radiación fotosintéticamente activa (PAR), a partir de 2455 observaciones en cafetales a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el periodo de marzo-diciembre del 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

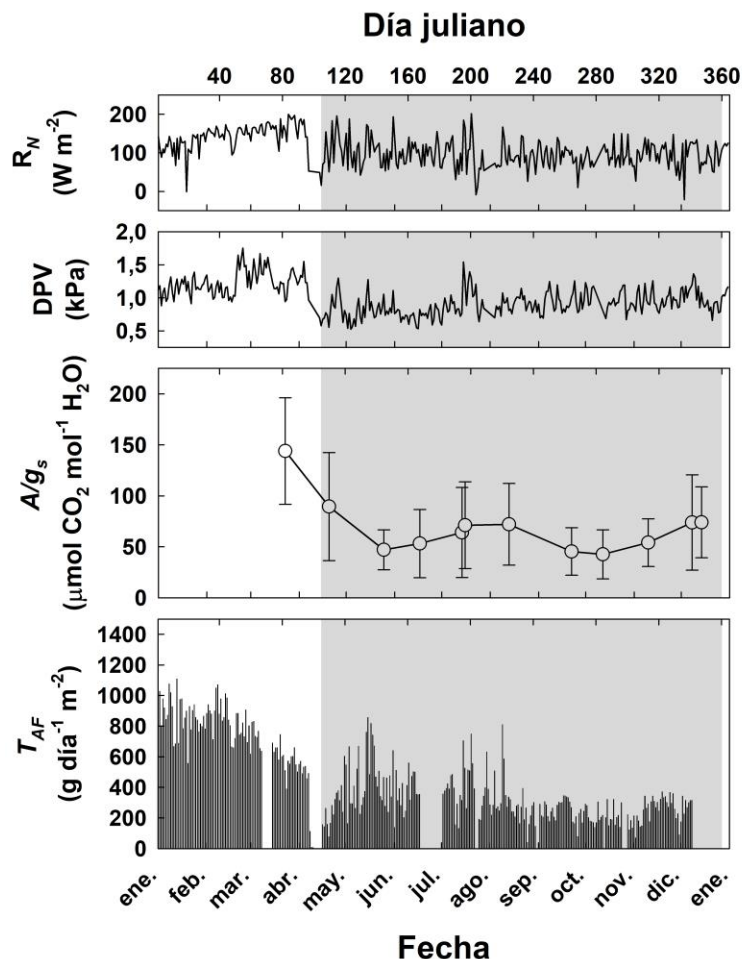
La  $A/g_s$  responde de manera dispersa a la  $A$ , pero muestra una tendencia a valores medios de  $A/g_s$  conforme aumenta (Figura 12). A valores de baja  $A$ , la  $A/g_s$  se muestra dispersa y no parece tener relación con dicha variable. La respuesta a la  $g_s$ , muestra una tendencia más definida, la  $A/g_s$  alcanza los valores más elevados cuando la  $g_s$  se mantiene por

debajo de  $0,100 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ . Por encima de dicho umbral de  $g_s$ , los valores de  $A/g_s$  no superan las 50 unidades (Figura 12). La respuesta de la  $A/g_s$  a la  $g_s$  no es lineal, sino que presenta una curva pronunciada, asintótica con ambos ejes.



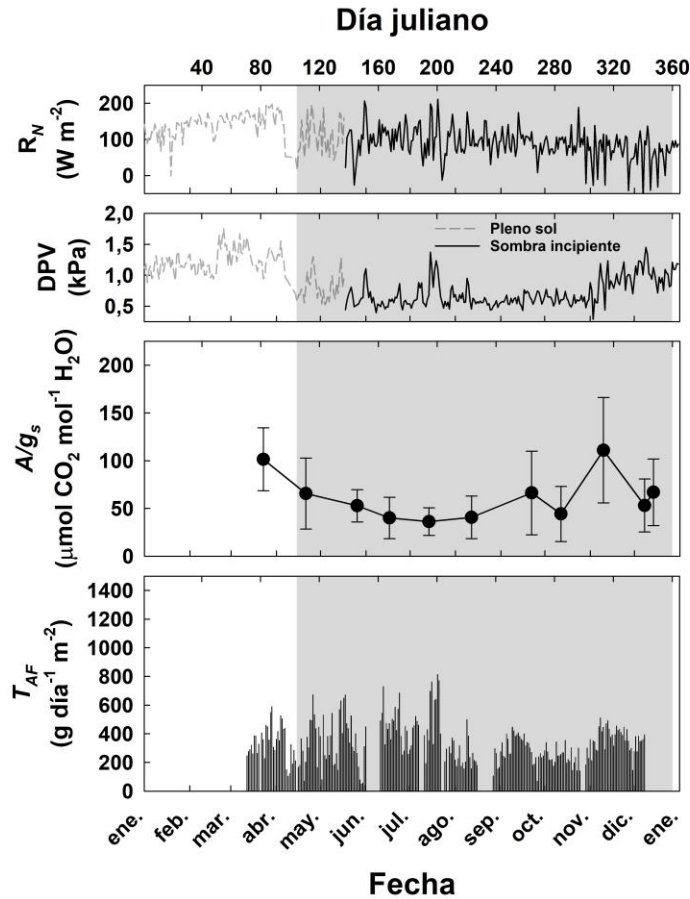
**Figura 12.** Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) en respuesta a la conductancia estomática ( $g_s$ ) y la asimilación neta de carbono ( $A$ ), a partir de 2455 observaciones en cafetales en a pleno sol y bajo sombra incipiente, durante el periodo de marzo-diciembre del 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

La  $A/g_s$  fue variable para todos los días de medición. Presentaron una media de  $66,16 \pm 42,82 \text{ } \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  para las condiciones de pleno sol. En dichas condiciones, se observó que la  $A/g_s$  fue mayor para la época seca y el inicio de la época lluviosa (Figura 13, días 82 y 110), en contraste con el resto de las fechas evaluadas. Se presentaron valores en un amplio rango para cada día de evaluación, con los máximos  $A/g_s$  presentados simultáneamente a picos de DPV y PAR (datos no mostrados). La  $A/g_s$  aparenta seguir el patrón de la  $R_N$ , el DPV y la  $T$ . Estas variables presentan valores más elevados en época seca, y un ligero aumento para la canícula, entre los días 193 y 201, coincidiendo con una mayor  $A/g_s$  en época seca y un ligero aumento para la canícula. También se presentó una menor HS durante época seca, aunque no durante la canícula.



**Figura 13.** Radiación neta ( $R_N$ ), déficit de presión de vapor (DPV), eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) y transpiración con base en el área foliar ( $T$ ) diarias de plantas de café a pleno sol durante el periodo enero-diciembre 2021. Para la  $A/g_s$  se tiene un  $n$  variable para las fechas, según la cantidad de rondas horarias que las condiciones del día permitieran, considerando la precipitación frecuente en época lluviosa, con un mínimo de 36 y un máximo de 178 mediciones por día. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar. El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

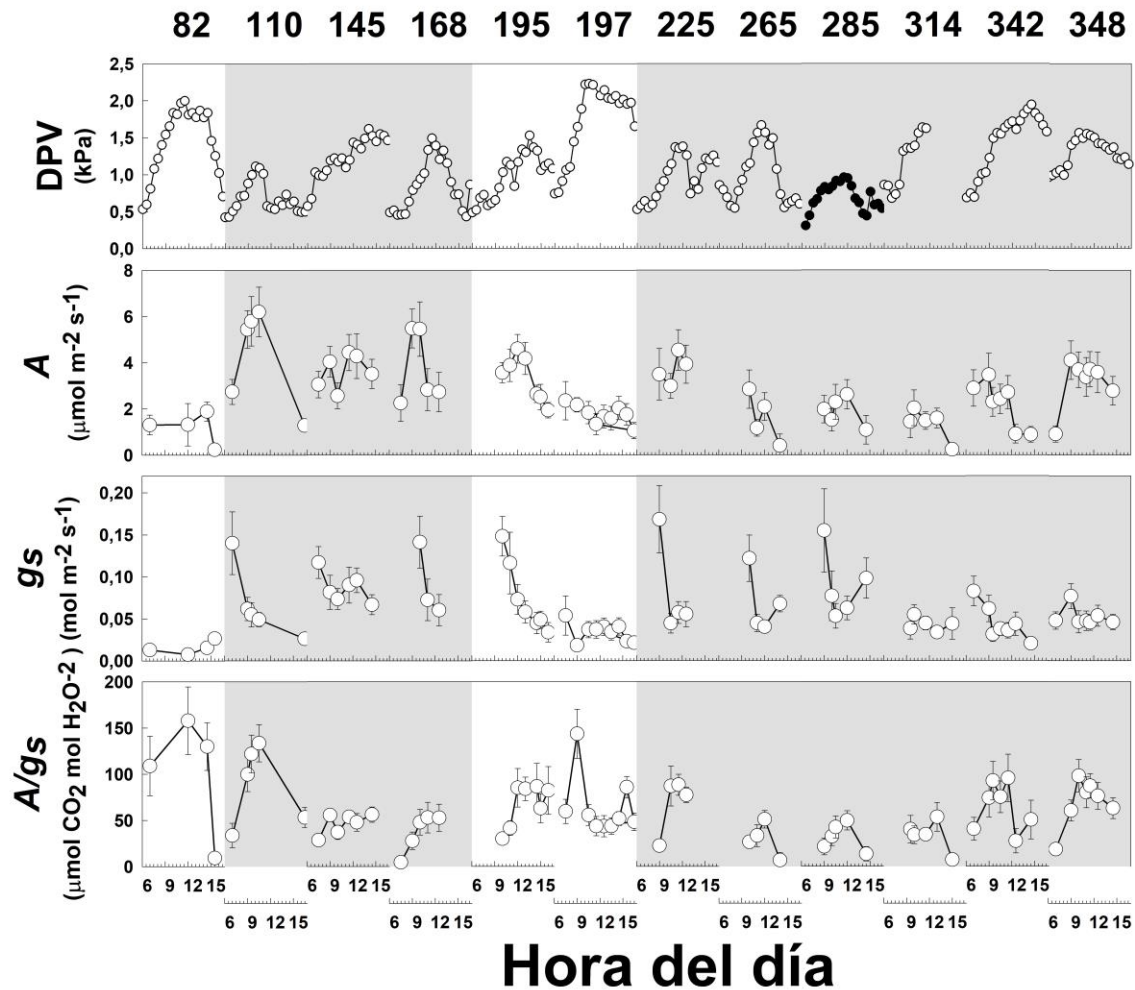
Con respecto al cultivo de café bajo sombra incipiente, la  $A/g_s$  mostró valores distintos para cada día evaluado, con una media de  $60,84 \pm 39,70 \mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$ . Se observaron valores superiores para época seca (Figura 14, día 82) y para el día 314, durante la época lluviosa a mediados de octubre. Este día de época lluviosa la variabilidad de los datos fue inusualmente elevada. Exceptuando esa fecha y el día 195, durante la canícula, la  $A/g_s$  aparenta seguir el patrón de la  $R_N$  y el DPV. La  $A/g_s$  no muestra una relación clara con la  $T$  del cultivo en condiciones de sombra incipiente.



**Figura 14.** Radiación neta ( $R_N$ ), déficit de presión de vapor (DPV), eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ) y transpiración con base en el área foliar ( $T$ ) diarias en plantas de café cultivado bajo sombra incipiente durante el periodo enero-diciembre 2021. Se tiene un  $n$  variable para las fechas, según la cantidad de rondas horarias que las condiciones del día permitieran, considerando la precipitación frecuente en época lluviosa, con un mínimo de 80 y un máximo de 168 mediciones por día. Las líneas sobre las barras muestran la desviación estándar. El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Se muestran datos de la torre en pleno sol, en los periodos en los que no hay datos para el sitio de sombra incipiente. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Los cursos diurnos de intercambio gaseoso mostraron diferentes valores promedio para cada fecha y hora. La  $A$  aparenta seguir el DPV de vapor en algunos días, mientras que los días con mayor DPV, se mantuvo con valores relativamente bajos (Figura 15, días 82 y 197), pese a el elevado DPV.

# Día Juliano

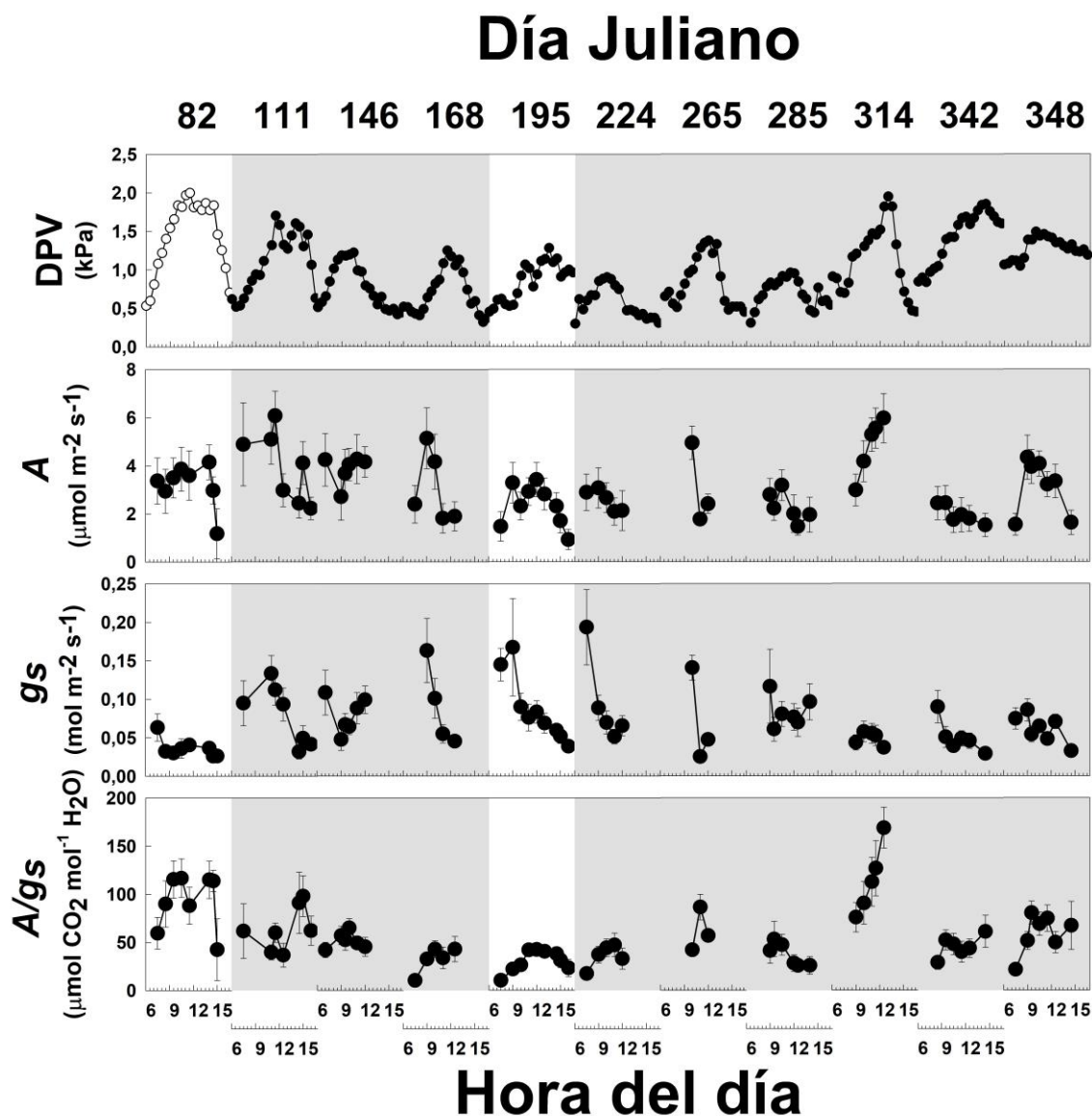


**Figura 15.** Cursos diarios de déficit de presión de vapor (DPV), asimilación neta de carbono ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), durante el periodo de marzo-diciembre 2021, en plantas de café a pleno sol. Las barras verticales muestran la desviación estándar. El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Se muestran datos de la torre en sombra incipiente (esferas con relleno negro), en los periodos en los que no hay datos para el sitio de pleno sol. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

La  $g_s$  muestra una relación negativa con el DPV, presentando los valores más elevados en las primeras horas de la mañana, cuando es usual que se presente un bajo DPV. En época seca la  $A$  y la  $g_s$  presentaron los valores más bajos dentro de la muestra (Figura 15, 82), mientras que en la canícula respondieron de forma similar al resto de los datos de época lluviosa. La  $A/g_s$  Presentó los valores máximos en época seca y para el día 197, al final de la canícula. Presentó una tendencia similar a los datos de  $A$ , con sus excepciones y parece seguir el patrón del DPV, sin embargo, de un día a otro la respuesta de la  $A/g_s$  no responde en la

misma magnitud al DPV. Por ejemplo, en los días 110 y 342 la  $A/g_s$  parece seguir el patrón del DPV, pero el día 110 presenta mayores valores de  $A/g_s$  pese a haberse presentado un menor DPV.

Los cursos diurnos de intercambio gaseoso en el cafetal bajo sombra incipiente presentaron un rango disperso, con mayor  $A/g_s$  durante el mediodía, cuando se presentaron mayores DPV para cada día (Figura 16).



**Figura 16.** Cursos diurnos de déficit de presión de vapor (DPV), asimilación neta de carbono ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ) y eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), durante el periodo de marzo-diciembre 2021, en plantas de café bajo sombra incipiente. Las barras verticales muestran la desviación estándar. El área sombreada indica el periodo de la época lluviosa, entre el 14 de abril (104) y el 27 de diciembre (361). Se muestran datos de la torre en pleno sol (esferas

con relleno blanco), en los periodos en los que no hay datos para el sitio de sombra incipiente. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

La  $A$  tiende a seguir el patrón del DPV, sin embargo, en ocasiones mostró caídas repentinas que parecen responder de forma negativa al DPV (Figura 16, días 111 y 168, >12H). La  $g_s$  muestra una relación negativa con el DPV, presentando sus picos entre las 6:00 y las 9:00 horas, con bajo DPV bajo. La  $A/g_s$  fue estable, sin presentar picos definidos para varias fechas (Figura 17, días 82, 146, 168, 195, 224, 285, 342). Ello se percibe en la desviación estándar reducida. La  $A/g_s$  varió de forma positiva con el DPV. Esta relación no fue constante a través de las distintas fechas, al variar la  $A/g_s$  en distinto grado para diferentes días, pese a presentar un curso diurno de DPV similar. Los días 111, 314 y 342, muestran una tendencia similar en el DPV, pero diferentes respuestas de la  $A/g_s$  al mismo. La época seca se caracterizó por una baja  $g_s$  y elevada  $A/g_s$ . El día 195, en canícula, no mostró una tendencia diferente a los demás días de época lluviosa.

En el modelaje de la  $A/g_s$  para condiciones de pleno sol, se obtuvo un  $R^2$  ajustado = 0,616439 a partir de 241 observaciones, en diferentes fechas, horas y categorías de hoja. Al mostrar un mejor ajuste con la  $A/g_s$ , se seleccionó el DPV como variable predictora, la cual mostró un efecto significativo sobre la  $A/g_s$  (Cuadro 5). Otras variables ambientales fueron consideradas, pero no mejoraron significativamente el modelo. La estimación para el DPV evidencia una relación positiva con la  $A/g_s$ . El hecho de que la estimación de la constante del modelo sea positiva, significa que la  $A/g_s$  siempre se comportará de forma positiva en el modelo.

**Cuadro 5.** Estimaciones de los parámetros del modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), en plantas de café a pleno sol, en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV), determinado a nivel de hoja.  $n=241$ . Los datos provienen de mediciones en el periodo de marzo-diciembre 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Parámetro	Estimación	Error estándar	Prob >  t
Constante del modelo	23,13	10,88	0,0415
DPV	22,54	3,75	<,0001

Dentro del modelo lineal mixto, se consideraron tres efectos aleatorios, de los cuáles únicamente la fecha tuvo un efecto significativo ( $P<0,05$ ). Se le atribuye a este componente el 46,5% de la varianza del modelo (Cuadro 6). Ni la hora de la medición ni la categoría de hoja influyeron en la  $A/g_s$  de forma significativa ( $P>0,05$ ). Al considerar la fecha de las mediciones como efecto aleatorio, el  $R^2$  aumentó considerablemente para el cultivo a pleno

sol. Entre las diferentes fechas, las condiciones ambientales fueron variables en  $R_N$ , DPV, HS y temperatura.

**Cuadro 6.** Estimación de los componentes de varianza para el modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), en condiciones de café cultivado a pleno sol, determinado por máxima verosimilitud restringida (REML). Los datos provienen de mediciones en el periodo de marzo-diciembre 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Efecto aleatorio	Componente de varianza	Error estándar	Valor P de Wald	Porcentaje del total
Fecha	590,33	273,61	<b>0,031</b>	46,50
Hora	74,97	53,62	0,1621	5,91
Categoría de Hoja	24,51	28,35	0,3873	1,93
Residuo	579,65	56,00		45,66
Total	1269,45	284,87		100,00

Para las condiciones de café cultivado bajo sombra incipiente, el modelo lineal mixto obtuvo un  $R^2$  ajustado = 0,798873 a partir de 244 observaciones realizadas en distintas fechas, horas y clases de hoja. Al igual que para condiciones de cultivo a pleno sol, la variable independiente más adecuada resultó ser el DPV. La variable mostró una relación significativa con la  $A/g_s$  ( $p < 0,05$ ), de carácter positivo (Cuadro 7). La adición de otras variables ambientales al modelo no aumentó en gran medida el  $R^2$ .

**Cuadro 7.** Estimaciones de los parámetros del modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), en plantas de café bajo sombra incipiente, en respuesta al déficit de presión de vapor (DPV), determinado a nivel de hoja.  $n=244$ . Los datos provienen de mediciones en el periodo de marzo-diciembre 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Parámetro	Estimación	Error estándar	Prob >  t
Constante del modelo	21,75	8,58	0,0175
DPV	22,33	2,49	<,0001

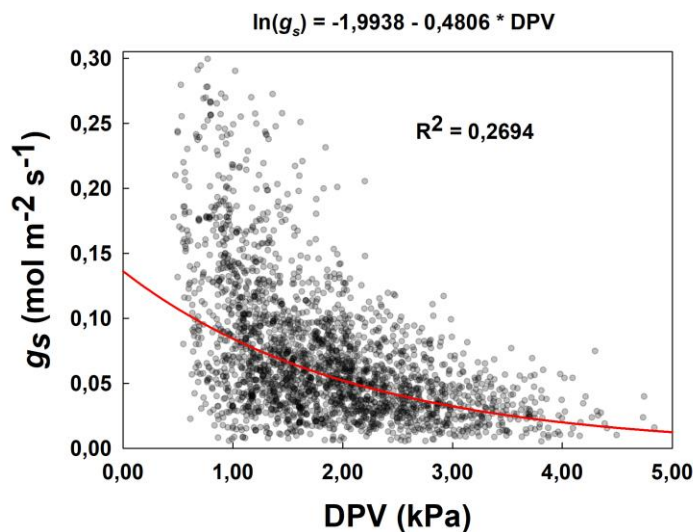
Bajo sombra incipiente, la fecha como efecto aleatorio, al representar la repetición de mediciones a lo largo del tiempo, permitió identificar el 49,8% de la varianza total y resultó significativo (Cuadro 8). El efecto de la hora y la categoría de hoja no fue significativo ( $P > 0,05$ ). Aproximadamente una tercera parte de la varianza corresponde al residuo del modelo.



**Cuadro 8.** Estimación de los componentes de varianza para el modelo lineal mixto de eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), en condiciones de café cultivado bajo sombra incipiente, determinado por máxima verosimilitud restringida (REML). Los datos provienen de mediciones en el periodo de marzo-diciembre 2021. Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Efecto aleatorio	Componente de varianza	Error estándar	Valor P de Wald	Porcentaje del total
Fecha	347,21	161,45	<b>0,0315</b>	49,75
Hora	63,47	39,67	0,1096	9,10
Categoría de Hoja	55,47	48,79	0,2556	7,95
Residuo	231,72	22,14		33,20
Total	697,88	174,96		100,00

La dispersión de la  $g_s$  en respuesta al DPV no es lineal, más bien presenta una distribución propia de un ajuste semilogarítmico (Figura 17). El  $R^2$  para este ajuste resultó relativamente bajo, aunque la tendencia es clara. Conforme el DPV aumenta, la  $g_s$  disminuye, principalmente después de superar el umbral de 2,0 kPa, por encima de los cuales la  $g_s$  se mantiene por debajo de los 0,15  $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ . A bajo DPV la  $g_s$  muestra valores del doble de la magnitud que los hallados a elevado DPV.



**Figura 17.** Dispersión de la conductancia estomática ( $g_s$ ) en función del déficit de presión de vapor (DPV). La línea roja muestra el ajuste semilogarítmico con la transformación de la  $g_s$ . Datos de café cultivado a pleno sol y bajo sombra incipiente durante el periodo marzo-diciembre del 2021, con  $n=2455$ . Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

# Discusión

## Condiciones ambientales

La transición de época seca a lluviosa ocurrió normalmente para la vertiente del pacífico, a causa del desplazamiento meridional de la zona de convergencia intertropical (Pena & Douglas, 2002; Ramírez, 1982). Durante la época lluviosa, la radiación neta ( $R_N$ ) y el déficit de presión de vapor (DPV) disminuyeron, en comparación con la época seca (Figura 3). La precipitación y la humedad del suelo a 5 cm (HS) y 10 cm (HS<sub>100</sub>) aumentaron. La mayor cantidad de lluvias en época lluviosa implica mayor HS y nubosidad, reduciendo así la  $R_N$ , lo cual disminuye la temperatura. Además, la mayor humedad ambiental, sumada al descenso térmico, disminuye el DPV.

Las condiciones de sombra incipiente presentaron temperatura y DPV inferiores al cultivo a pleno sol. Por un lado, la torre micrometeorológica de sombra incipiente poseía los sensores instalados a mayor altura que los de la torre a pleno sol. También es común que la vegetación de sombra en cafetales regule el microclima del agroecosistema, disminuyendo temperaturas y conservando la humedad ambiental y edáfica (Alvarado-Soto & Rojas-Cubero, 2011; Damatta et al., 2018). En concordancia, la HS<sub>100</sub>, fue superior en el cultivo bajo sombra incipiente.

## Estado de las plantaciones

La fenología de las todas las plantas se desarrolló conforme a lo esperado para la zona cafetalera de madurez media en Costa Rica. Esta se caracteriza por tener altitudes entre 800 y 1200 msnm, con el inicio de la madurez de grano en setiembre y el pico de cosecha en diciembre-enero (Alvarado-Soto & Rojas-Cubero, 2011). La altitud de la finca La Hilda, la ubica dentro de esta zona cafetalera. La anthesis ocurrió poco después de la entrada de la época lluviosa, que en café es accionada por las lluvias (Bote & Jan, 2016; Carr, 2001; Crisosto et al., 1992).

El café cultivado a pleno sol tuvo una transición homogénea de flores a frutos, con todas las plantas fructificando para alcanzar el pico de madurez en diciembre (Figura 4). Para junio, julio y agosto todavía había yemas florales en desarrollo (<10%) que posiblemente no

maduraron lo suficiente para el estrés hídrico de la época seca, permaneciendo dormantes. Las yemas florales necesitan alcanzar un desarrollo mínimo para ser susceptibles al estrés hídrico y florecer (Crisosto et al., 1992).

El desarrollo vegetativo del cultivo a pleno sol mostró un incremento con la entrada de las lluvias. Este comportamiento de crecimiento activo, gracias a mayor disponibilidad de agua, es común en café (Bote & Jan, 2016; DaMatta et al., 2007). Tanto a pleno sol como en condiciones de sombra incipiente, las plantas mostraron un desarrollo vegetativo decreciente simultáneo al desarrollo del fruto, ocasionado por la competencia entre órganos vegetativos y reproductivos. Como el crecimiento de los frutos es simultáneo al desarrollo vegetativo, es usual la competencia entre los dos tipos de crecimiento (Arcila Pulgarín, 2007). La disminución de carga frutal en plantas de café ha mostrado ser efectiva, confirmando la competencia entre frutos y crecimiento de las bandolas (Bote & Jan, 2016).

El índice de área foliar (IAF) en condiciones de pleno sol aumentó considerablemente entre julio y septiembre. Dicho incremento no se observó entre abril y julio, a pesar de coincidir con la entrada de las lluvias y con una mayor tasa de crecimiento de las bandolas para ese momento (Figura 4). Usualmente la producción de hojas en café tiene tasas de crecimiento proporcionales a la disponibilidad de agua (Bote & Jan, 2016). Sin embargo, en café se ha reportado una pérdida de hojas considerable a finales de la época seca, sin importar la edad de las hojas (DaMatta et al., 2007). También puede haber influido el tamaño de las hojas formadas en época seca, que suelen tener menor área foliar a las desarrolladas en condiciones más nubosas o de sombra (Larramendi et al., 2016).

Las plantas cultivadas en sombra presentaron un desarrollo fenológico desigual, con plantas en floración, otras en llenado de fruto y algunas con ambos crecimientos (Figura 4). La condición fenológica de la plantación pudo deberse a la edad de esta, trasplantada en 1991. Conforme las plantas envejecen, su rendimiento cae después de alcanzar su auge, además de que se acentúa la bienalidad (Arcila Pulgarín, 2007). Destaca el hecho de que el cafetal recibió una poda por hileras en febrero, aunque solamente se evaluaron plantas sin poda.

También es posible que las condiciones ambientales en la época seca anterior no favorecieran la ruptura de la dormancia de las yemas florales, lo que provocó una anthesis desincronizada que llegó a coincidir con el llenado del fruto. El café requiere de un periodo

de estrés hídrico de 3 a 4 meses previo a la antesis para asegurar la uniformidad de la producción (Carr, 2001; DaMatta et al., 2007; Ronchi y Miranda, 2020). La edad de la plantación, junto a la dormancia persistente de las yemas florales, produjeron que el llenado de frutos fuera limitado a la mitad de las plantas evaluadas (Figura 4). El pico de madurez ocurrió en diciembre, lo usual para la región.

En condiciones de sombra incipiente, las plantas presentaron un IAF bajo para el día 96. En ese momento el lote había sido recién podado, pero las plantas evaluadas se encontraban entre aquellas que no se podaron en el sistema de podas por hileras. Probablemente el bajo IAF es reflejo de una elevada severidad de *Hemileia vastatrix* Berk y Br. en la cosecha 2020-2021, meses antes. El hongo *H. vastatrix*, conocido como roya, causa defoliación de las plantas y debilitamiento (Alvarado-Soto & Rojas-Cubero, 2011). Además. La variedad de café cultivada en condiciones de sombra incipiente, era “Catuaí”, susceptible a *H. Vastatrix*. Las plantas, defoliadas y debilitadas por la roya, no poseían suficientes fotoasimilados para sustentar el desarrollo reproductivo. Conforme el año avanzó, durante la época lluviosa el cafetal aumentó su IAF para el día 185 y alcanzó su valor máximo para el día 273.

El cierre del dosel en el cultivo de café bajo sombra incipiente fue bajo. Muchas de las especies en el lote eran musáceas, las cuales no tienen una arquitectura foliar que brinde una cobertura completa del dosel, aun cuando no se les poda. Ello es porque las musáceas son una planta de rápido crecimiento, considerada como sombra temporal en sistemas cafetaleros, que permite brindar cierta sombra al cafetal durante el establecimiento de lo que serían las especies de sombra permanente (Alvarado-Soto & Rojas-Cubero, 2011). Otras especies presentes en el cultivo eran poco numerosas, destacó la presencia de *Persea* spp. y *Cedrela odorata*.

Las plantas, en condiciones de sombra incipiente y pleno sol, no mostraron síntomas de estrés hídrico durante la época lluviosa, y el estrés hídrico durante la época seca aparenta haber sido insuficiente para garantizar la antesis de todas las yemas florales. Prueba de ello, es la tasa de crecimiento vegetativo elevado en época seca (Figura 4), comparable al de época lluviosa. Las tasas de crecimiento vegetativo en café están ligadas a la disponibilidad de agua (Bote & Jan, 2016; DaMatta et al., 2007). Las mediciones de  $\Psi_L$  demuestran que el café para

el día 82, antes de las lluvias, fueron más negativas que la mayoría de los días evaluados en época lluviosa (Figura 6), pero no se observaron síntomas de estrés hídrico. Se reporta marchitez de las hojas a valores de  $\Psi_L^{MD}$  de -2,14 MPa (Gutiérrez & Meinzer, 1994b); nunca observados durante el estudio, aunque también se sabe que los rangos de  $\Psi_L$  para condiciones de riego y de estrés hídrico son distintas entre variedades (Meinzer et al., 1990), por lo cual no se descarta estrés hídrico en la época seca.

Se ha establecido un umbral de estrés hídrico de -1,0 MPa para los valores de potencial hídrico de las hojas ( $\Psi_L$ ) por debajo del cual las plantas de café disminuyen su tasa transpiratoria y fotosintética (Carr, 2001). Este umbral fue superado fácilmente por el  $\Psi_L$  al mediodía ( $\Psi_L^{MD}$ ), lo cual es común en el café, aun cuando las condiciones de humedad del suelo fueron adecuadas para el cultivo (Carr, 2001). Los valores de  $\Psi_L^{AM}$  fueron más positivos (Figura 6), por lo cual no fue necesario aplicar riego en el periodo evaluado. Además, se deseaba romper la dormancia de las yemas florales con estrés hídrico, para asegurar la producción (Gutiérrez et al., 2021).

Antes del inicio de la época lluviosa el potencial hídrico de las hojas antes del amanecer ( $\Psi_L^{AM}$ ) presentó valores inferiores (Figura 6, día 82). Esto es deseable puesto que para romper la dormancia de las yemas florales y obtener una antesis sincronizada es necesario un periodo de estrés hídrico de alrededor de tres meses (Carr, 2001; Crisosto et al., 1992) el cual, para las condiciones de Costa Rica, habitualmente coincide con la época seca. No obstante, el  $\Psi_L^{AM}$  no se encontraba por debajo de -0,8 MPa, valor recomendado para una floración uniforme con la llegada de las lluvias (Carr, 2001; Crisosto et al., 1992; Gutiérrez et al., 2021). Por ello en el periodo de mayo-agosto hubo yemas florales dormantes en las plantas (Figura 4), que no florecieron durante el 2021. Este fenómeno fue más acentuado en las plantas bajo sombra incipiente.

## Uso del agua

La transpiración ( $T$ ) de las plantas de café fue mayor para la época seca, tanto a pleno sol como bajo sombra incipiente (Figuras 7 y 8), si se toman en cuenta solo los datos normalizados con el mismo valor de índice de área foliar (IAF). La  $R_N$  fue mayor en época seca, favoreciendo mayor  $T$  al aportar más energía al cultivo (Allen et al., 2006; Mavi &

Tupper, 2010). A pesar de que la HS fue baja en época seca, al punto de caer por debajo del potencial mátrico ( $\Psi_M$ ) de -1500 kPa, el perfil de suelo presentó valores de humedad considerables a mayor profundidad, como lo muestra la HS<sub>100</sub> (Figura 3D). La humedad del suelo conservada a mayor profundidad permitió a las plantas mantener tasas transpiratorias relativamente elevadas, en respuesta a la  $R_N$ . Durante la estación lluviosa la  $T$  respondió a las variaciones de  $R_N$ , sin aparentar un cambio proporcional al aumento en IAF (Figuras 7 y 8).

Durante la canícula, los valores de  $T$  aumentaron, en contraste con el resto de la época lluviosa, tanto para café a pleno sol como para cultivo bajo sombra incipiente. Aunque la HS disminuyó en ese periodo, se mantuvo por encima de -1500 kPa de  $\Psi_M$ , las plantas no se sometieron a un estrés hídrico como el de época seca. Por ello, las plantas se vieron sometidas a condiciones atmosféricas similares a las de época seca durante la canícula (Ramírez, 1982), pero tenían suficiente agua en el suelo como para aumentar su  $T$  (Figura 7).

La fracción de la transpiración del cultivo dentro de la evapotranspiración del agroecosistema ( $T ET_c^{-1}$ ), para el cultivo a pleno sol, fue mayor en época seca. Con la llegada de la época lluviosa la  $T ET_c^{-1}$  disminuyó. Era esperable que la  $T ET_c^{-1}$  aumentara en respuesta a un mayor IAF (Flumignan et al., 2011; Gutiérrez & Meinzer, 1994b), pero no fue evidente (Figura 7). La  $T ET_c^{-1}$  observada en torno al 40% para condiciones de pleno sol en época lluviosa no concuerda con los valores superiores observados por Flumignan et al. (2011). Posiblemente las condiciones de la vegetación entre sitios y el uso de lisímetros, en dicho estudio, influyeron en los resultados. Además, en condiciones de pleno sol no se observaron cambios en el IAF del cultivo de la misma magnitud que los observados en estos estudios (>6 unidades de IAF). El desarrollo de las arvenses en las entrecalles y la mayor evaporación de agua del suelo, con la llegada de las lluvias, pueden disminuir la  $T ET_c^{-1}$ , como lo observó Marin et al. (2005), lo cual explicaría la menor  $T ET_c^{-1}$  observada.

Para condiciones de cultivo bajo sombra incipiente, la  $T$  en época seca fue menor que en época lluviosa. No obstante, si se compara contra los valores con el mismo IAF (0,88), la  $T$  disminuye (datos no mostrados). Esa disminución en  $T$  entre época seca y lluviosa es eclipsada por el aumento de IAF para los siguientes periodos evaluados, concordando con lo observado en otros estudios (Flumignan et al., 2011; Gutiérrez & Meinzer, 1994b). Es importante señalar que el aumento de IAF bajo sombra incipiente desde el día 96 al día 185

(Cuadro 2), fue el mayor incremento observado en este estudio. Posiblemente en condiciones de pleno sol no se observó dicho incremento porque el IAF no aumentó en el mismo grado. La plantación en condiciones de sombra incipiente venía de una cosecha con defoliación por causa de *H. vastatrix*, por lo cual las plantas con la entrada de las lluvias aumentaron considerablemente su IAF y su  $T$ .

Los valores de coeficiente del cultivo ( $K_c$ ) observados en época lluviosa en pleno sol ( $K_c=0,69\pm 0,26$ ) concuerdan con los reportados por Gutiérrez & Meinzer (1994b), para un IAF de 5,3. En ese lapso, el IAF del cultivo se encontraba en el rango de  $IAF=4,40-6,39$ . Sin embargo, dichos autores también reportaron  $K_c=0,42$  para plantas con IAF de 4,2; siendo menores a los  $K_c=0,68$  observados en este estudio para plantas con IAF de 4,4. No obstante, dentro del mismo estudio hubieron diferencias entre cafetales con IAF similar entre un año y otro, cuya causa fue atribuida a una mayor demanda evaporativa de la atmósfera, con mayores valores de  $ET_o$ , que causó el cierre estomático, limitando la  $T$  y disminuyendo el  $K_c$  (Gutiérrez & Meinzer, 1994b). Otros autores han señalado la importancia de las diferencias micro climáticas en estudios de uso del agua e incluso han sugerido reportar los valores de  $K_c$  en categorías de  $ET_o$  (Flumignan et al., 2011; Marin et al., 2005).

Los resultados a pleno sol también concuerdan con los resultados de Flumignan et al. (2011) para condiciones de evapotranspiración potencial ( $ET_o$ )  $\geq 3$  mm día<sup>-1</sup> en condiciones de riego por goteo. En el sitio de estudio, la  $ET_o$  siempre se mantuvo por encima de 6 mm día<sup>-1</sup>. Hay otros estudios que presentaron  $K_c$  mayores a los hallados en esta investigación, no obstante, presentaban valores de IAF mayores (Marin et al., 2005), no los reportaban (Cisneros Zayas et al., 2015) o requerían validación en campo (Allen et al., 1998, 2006; Carr, 2001). También se considera que las variaciones podrían deberse a diferencias micro climáticas entre las áreas de estudio, metodologías, variedades de café, y distintas densidades de siembra; como se ha sugerido anteriormente (Flumignan et al., 2011; Marin et al., 2005). Los valores de  $K_c$  hallados en este estudio para café cultivado a pleno sol, son comparables con aquellos calculados en condiciones de  $ET_o$  en el rango de 3-7 mm día<sup>-1</sup> (Flumignan et al., 2011; Gutiérrez & Meinzer, 1994b).

La  $T ET_c^{-1}$  para sombra incipiente fue de aproximadamente un tercio de la  $ET_c$ . De manera similar a lo observado en condiciones de pleno sol, ello se explica con el desarrollo

de las arvenses en la entrecalle del cultivo (Marin et al., 2005). Durante el periodo de la canícula la proporción  $T ET_c^{-1}$  aparenta disminuir levemente, posiblemente por una respuesta estomática del café diferente a la del resto de la vegetación.

Para la época lluviosa, en condiciones de sombra incipiente, se obtuvo un  $K_c$  similar al hallado en condiciones de pleno sol,  $K_c=0,62$ . Este es comparable al obtenido por Flumignan et al. (2011) y Gutiérrez & Meinzer (1994b) para condiciones de  $ET_o$  en el rango de 3-7 mm día<sup>-1</sup>. Precisamente, la  $ET_o$  durante la época lluviosa se halló en ese rango, de 6,41 mm día<sup>-1</sup>. No obstante, la  $ET_o$  aumentó para la canícula, elevando el  $K_c$  considerablemente (Figura 8), a valores comparables a los del cultivo a pleno sol para el mismo periodo.

Respecto a la época seca, el  $K_c$  de 0,36 a pleno sol fue similar al reportado en estudios anteriores para plantas en sequía (Gutiérrez & Meinzer, 1994b). Esto confirma el estrés hídrico de las plantas en dicho periodo, el cual las obligó a disminuir la  $T$  a pesar de la alta demanda evaporativa. Posiblemente condiciones de DPV >1,6 kPa (Figura 3B) también propiciaron el cierre estomático, fenómeno observado numerosas ocasiones en café (Carr, 2001; Flumignan et al., 2011).

Por el contrario, durante la canícula los valores de  $K_c$  superaron incluso los de la época lluviosa, al mismo tiempo que la  $T ET_c^{-1}$  se mantuvo similar a los datos de época lluviosa para el mismo IAF (Figuras 7 y 8). Ello significa que el agroecosistema en general aumentó su evapotranspiración, tanto el café como el resto de la vegetación. Observando la respuesta del café a la canícula, se evidencia que los  $K_c$  de época lluviosa posiblemente sean distintos a los de café con riego para época seca.

La HS disminuyó (Figura 3D) durante la canícula, pero no lo suficiente para afectar la  $T$  (Figuras 7 y 8) ni disminuir el  $\Psi_L^{AM}$  en comparación con las fechas evaluadas antes y después, durante época lluviosa (Figura 6, día 198). Puesto que la mayoría de los cultivares presentes usados en Latinoamérica son descendientes de las introducciones de café a arabia, tienen la capacidad de tolerar condiciones de sequía leve (DaMatta et al., 2007) como las que se presentaron en la canícula 2021, de solo 8 días. Por ello las plantas de café no disminuyeron su  $T$ , aunque parecen haber frenado su crecimiento vegetativo levemente (Figura 4) para la evaluación previa al día 200, al estar el crecimiento de las bandolas ligado a los periodos de lluvias (Bote & Jan, 2016; DaMatta et al., 2007).



## Modelaje del uso del agua

Con el propósito de modelar el uso del agua en función de los factores ambientales, se realizó un análisis de factores. Buscando un modelo simple, que pudiera ser implementado para predecir la  $T$  con pocos instrumentos meteorológicos, se modeló la  $T_{AF}$  En función de la  $R_N$  y la HS, las variables que mostraron mayor carga para los respectivos factores en condiciones de pleno sol (Anexo 2). En condiciones de sombra incipiente el DPV mostró mayor carga que la  $R_N$ , sin embargo, es más sencilla de explicar esta última variable a productores sin formación técnica. Puesto que el café se exporta en Costa Rica desde 1820 (Alvarado-Soto & Rojas-Cubero, 2011), el cultivo está ligado a la historia del país y muchos productores lo manejan con conocimiento empírico.

El modelo de café cultivado a pleno sol no mostró significancia para la  $R_N^2$  (Cuadro 3), denotando que la respuesta de la  $T_{AF}$  del café a la  $R_N$  es completamente lineal. La  $R_N$  aporta más energía al sistema (Allen et al., 2006), por lo cual hay más energía para la evaporación de agua en el sistema y la relación entre la  $T$  y la  $R_N$  es positiva. Por el contrario, la HS tuvo significancia para su componente cuadrático, evidenciando una respuesta polinomial cóncava hacia abajo (Figura 9). Ello se explica porque hay un rango de humedad de suelo óptima para las plantas, si la humedad es muy baja, aumenta el  $\Psi_M$  limitando la extracción de agua, mientras que si se presentan valores muy elevados la hipoxia en el suelo puede inducir cierre estomático, disminuyendo la  $T$ . El modelo de superficie de respuesta muestra su valor máximo con valores de humedad cercanos al 10% (Figura 9), los cuales están por debajo de los -1500 kPa de  $\Psi_M$  para el suelo del sitio (Figura 3). Aunque ese valor es comúnmente el denominado “punto de marchitez permanente”, hay especies que son capaces de soportar  $\Psi_M$  más bajos (Lambers et al., 2008). El café puede soportar  $\Psi_L$  de hasta -3,5 MPa (Carr, 2001) y puede que aún menores, no obstante, en este estudio el valor más negativo registrado fue de -1,9 MPa. No obstante, se debe señalar que, aunque la superficie de respuesta parece sugerir que la  $T$  aumentará con menor HS, se sabe que no es así, no hubo datos de  $T_{AF}$  con HS menor a la mostrada en el gráfico (Figura 9).

Con respecto al café cultivado bajo sombra incipiente, este mostró significancia para todos los predictores (Cuadro 4), lo que quiere decir que tanto la  $R_N$  como la HS mostraron

un efecto curvilíneo. No obstante, la razón de  $F$  para el  $R_N^2$  fue de tan solo 34,35; por lo cual en la superficie de respuesta la  $T_{AF}$  aparenta una respuesta lineal a la  $R_N$  (Figura 10). La HS muestra una respuesta polinomial más pronunciada, cóncava hacia abajo, con una  $T_{AF}$  máxima para la HS entre 30-35%, denotando que esa es la condición de humedad menos limitante para las plantas. Por encima de este punto, la elevada HS empieza a estimular el cierre estomático por condiciones de hipoxia, mientras que a valores inferiores aumenta de forma progresiva el  $\Psi_M$ , oponiendo resistencia al flujo transpiratorio. Es curioso el hecho de que ambos modelos tengan distinta respuesta a la HS, lo cual puede ser atribuido a diversos factores. Suelos con diferentes propiedades físicas, diferentes variedades de café, plantaciones con distinta edad, distintos valores de IAF. Se ha evidenciado que los cultivares de café presentan diferentes tasas de respuesta a condiciones de estrés hídrico (Meinzer et al., 1990).

### **Eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ )**

La  $A/g_s$  es una variable calculada a partir de otras variables del metabolismo de la hoja. Por ello, conviene revisar la respuesta ambiental de la  $g_s$  frente a las condiciones ambientales. Se sabe que el estoma responde a la PAR, el gradiente entre la concentración de  $CO_2$  entre el mesófilo y la hoja, el DPV, y el estrés hídrico (Lambers et al., 2008). Se observó que el DPV es la variable a la cual la  $g_s$  responde en mayor grado (Figura 11), al afectar la tasa transpiratoria. La  $g_s$  no es igual a la  $T$  puesto que el agua transpirada por las plantas humedece el aire en contacto con las hojas, disminuyendo el efecto de la apertura estomática (Tausend et al., 2000) al ser la  $T$  proporcional al producto de la  $g_s$  y el DPV (Medlyn et al., 2011). Ello implica, que a un bajo DPV, los estomas pueden abrirse sin que ello suponga un gran aumento en la  $T$ .

Puesto que las hojas regulan la apertura estomática de modo que se maximice la fijación de  $CO_2$  por unidad de agua transpirada (Cowan & Farquhar, 1977; Lin et al., 2015), a bajo DPV los estomas tenderán a abrirse más si hay suficiente luz para aumentar  $A$ . La respuesta de la  $g_s$  a la luz es leve generalmente, aunque existente (Cowan & Farquhar, 1977), y se manifiesta claramente bajo estas condiciones de bajo DPV (Figura 11). Sin embargo, a valores elevados de DPV, la  $T$  es considerablemente mayor aún a baja  $g_s$ , por lo cual los estomas tienden a cerrarse y disminuyen su respuesta a la PAR (Figura 11). Además, puesto

que la  $R_N$  propicia la evaporación del agua, los valores de PAR y DPV tienden a aumentar simultáneamente en condiciones de campo (Figura 11), por lo cual, a elevados valores de PAR es habitual que la  $g_s$  sea limitada por un elevado DPV, pese a la disponibilidad de luz para aumentar la  $A$ .

La  $A/g_s$  muestra una relación estrecha con la  $g_s$  (Figura 12). Se ha reportado que los estomas tienden a disminuir la  $g_s$  por debajo de los  $0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  bajo estrés hídrico, al disminuir el  $\Psi_L$  (Carr, 2001; Damatta et al., 2018; Gutiérrez & Meinzer, 1994b). Bajo estas condiciones, el metabolismo vegetal busca optimizar el uso del agua cerrando estomas, alcanzando los valores de  $A/g_s$  más elevados (Figura 12). La  $g_s$  responde también al DPV, como se confirmó con las mediciones en campo (Figura 11) y se ha observado en otros estudios (Carr, 2001; Damatta et al., 2018). Las hojas disminuyen la  $g_s$  para optimizar la  $A/g_s$  bajo condiciones de estrés hídrico y aridez atmosférica.

La relación con la  $A$  aparenta ser débil (Figura 12). La  $A$  en *C. arabica* presenta valores relativamente bajos, en consecuencia de una baja  $g_s$  (Batista et al., 2012; DaMatta et al., 2007). Por ello, la mayoría de los datos se encuentran por debajo de los  $6 \mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  (Figura 12), distribución independiente de la  $A/g_s$ . Al ser limitada la  $A$  por la  $g_s$ , valores elevados de  $A$  tienden a presentarse a  $g_s \approx 0,10 \text{ mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ , al ser la difusión de  $\text{CO}_2$  limitada por valores menores y ser excesiva la  $T$  a valores mayores (Figura 12).

La  $A/g_s$  mostró variaciones importantes durante el 2021 (Figuras 13 y 14). Desafortunadamente, los estudios previos para café han empleado la eficiencia instantánea en el uso del agua ( $A/T$ ) o el uso de métodos isotópicos, de modo que sus resultados no son numéricamente comparables a los obtenidos en este caso. La  $A/T$  es dependiente directamente del DPV, por lo cual no se recomienda para la comparación entre sitios, por ello, es preferida la  $A/g_s$  para hacer comparaciones válidas y ser mejor para entender los mecanismos fisiológicos de la eficiencia en el uso del agua (Knauer et al., 2018; Leakey et al., 2019). Sin embargo, al ser regulada por la  $g_s$ , (Figura 12), la  $A/g_s$  responde a variables ambientales indirectamente, como lo es la energía de la hoja y el DPV (Hatfield & Dold, 2019; Knauer et al., 2018).

Puesto que las condiciones ambientales varían día a día (Figura 3), era esperable que la  $A/g_s$  también fuera variable, respondiendo a la  $R_N$ , el DPV (Figura 13 y 14). En época seca

se presentaron mayores valores de DPV, el cual ejerce un control indirecto sobre la  $A/g_s$ , mediante la  $g_s$ . En *C. arabica*, la  $g_s$  tiende a disminuir superado un umbral de DPV (Figura 11) (Carr, 2001). La  $A/g_s$  fue mayor en época seca para asegurar un buen desarrollo de las plantas, aún en condiciones de mayor  $T$  por  $R_N$  y DPV superiores. Esto se cumplió para condiciones de pleno sol (Figura 13) y de sombra incipiente (Figura 14).

Las plantas durante la época seca, cuando el agua era limitada en el suelo (Figura 3), presentaron menor  $\Psi_L^{AM}$  (Figura 6, día 82) y las hojas respondieron con una mayor  $A/g_s$  (Figuras 13 y 14, día 82). El café bajo condiciones de riego deficitario del 80% ha mostrado aumentos en la  $A/T$  (Liu et al., 2018). La HS afecta la  $A/g_s$  por que corresponde a la disponibilidad del agua para la planta. Una limitante en la disponibilidad de agua obliga a las hojas a emplear el agua de manera más eficiente. En condiciones de bajo  $\Psi_M$  las raíces envían una señal hormonal a la copa que induce el cierre estomático, mediado por el ácido abscísico (Buchanan et al., 2015; Lambers et al., 2008). Una menor  $g_s$  puede aumentar la  $A/g_s$ , mientras no restrinja la  $A$  en mayor medida. No obstante, una relación lineal entre la  $A/g_s$  y el  $\Psi_L$  o la HS no se observó, puesto que esta relación solo se manifiesta en condiciones de estrés hídrico, y la gran mayoría de datos se recolectaron en época lluviosa. Además, realmente el estrés hídrico durante la época seca del 2021 fue leve, al punto de que la dormancia de las yemas florales no se dispó por completo (Figura 6, día 82).

En época lluviosa la  $A/g_s$  disminuyó notablemente (Figuras 13 y 14), puesto que la disponibilidad de agua fue mayor (Figura 3). Se ha observado que una baja  $A/T$  da una ventaja competitiva en condiciones de agua abundante (Wu et al., 2016). En café se ha comprobado el antagonismo entre la  $A/g_s$  y la eficiencia en el uso del nitrógeno (Gutiérrez & Meinzer, 1994a). El cultivo de café a pleno sol aumenta la  $A/g_s$  en época seca, cuando el agua es escasa, mientras que la disminuye en época lluviosa para incrementar su desarrollo. En la canícula la  $A/g_s$  tiende a incrementar por mayor demanda atmosférica de agua (Figura 13, días 195 y 197). Puesto que el metabolismo vegetal busca optimizar la ganancia de carbono en relación al agua transpirada (Cowan & Farquhar, 1977; Lin et al., 2015), en condiciones de pleno sol, se observa una relación entre  $A/g_s$  y la variable a minimizar, la  $T$ .

En condiciones de sombra incipiente, no hubo una tendencia a una mayor  $A/g_s$  durante la canícula y la relación con la  $T$  no es clara para todas las fechas (Figura 14). Pese a que la

sombra de este cafetal fue incipiente, de alrededor de 15% (Figura 5), podría haber favorecido al agroecosistema, al amortiguar el efecto de la canícula. La sombra se recomienda para mejorar la adaptación del café a condiciones climáticas adversas (Damatta et al., 2018; DaMatta et al., 2007). También se han reportado incrementos en la  $A/T$  en condiciones de sombra de 30% (Liu et al., 2018). Aparte del aumento del DPV para el día 314, la sombra podría haber influido en que se alcanzara una elevada  $A/g_s$  para esa fecha (Figura 14).

Al visualizar los cursos diurnos de intercambio gaseoso para el café cultivado a pleno sol, se evidencia que la  $A/g_s$  está relacionada con el DPV, mediante sus componentes fisiológicos (Figura 15). La  $A$  muestra una relación positiva con el DPV, puesto que el DPV aumenta en conjunto con la  $R_N$  (Allen et al., 2006) y la fotosíntesis es dependiente de la PAR (Lambers et al., 2008). No obstante, en días de elevado DPV, la  $A$  fue limitada por la  $g_s$ , la cual disminuye considerablemente en estas condiciones. En consecuencia, la  $A/g_s$  responde principalmente al DPV.

El café cultivado bajo sombra incipiente muestra una relación de la  $A/g_s$  con el ambiente, mediante la respuesta de la  $g_s$  al DPV (Figura 16), similar al caso de café cultivado a pleno sol. La respuesta de la  $A$  al patrón del DPV es un reflejo de la relación de este con la  $R_N$  (Allen et al., 2006), y en ocasiones esta respuesta fue limitada por el cierre estomático. Sin embargo, la  $A$  en algunas ocasiones se mantuvo elevada pese a un aumento del DPV que pudiera ocasionar el cierre estomático (Figura 16, días 82 y 314). Posiblemente la sombra incipiente del sitio les brindó resiliencia a las plantas de *C. arabica* frente a estas condiciones atmosféricas adversas (Damatta et al., 2018).

Como se comprobó con el uso de modelos lineales mixtos, la  $A/g_s$  responde al DPV, tanto para condiciones de café a pleno sol (Cuadro 5), como para condiciones de café bajo sombra incipiente (Cuadro 7). El modelaje se realizó por aparte para cada sitio, puesto que el ajuste mejoró considerablemente al realizarse así, denotando que existen diferencias entre los cafetales en cuanto a la  $A/g_s$ , las cuales están fuera del alcance de esta investigación. La respuesta del  $A/g_s$  al DPV es bien conocida (Knauer et al., 2018; Medlyn et al., 2017), a pesar de que no ocurre directamente, sino que es mediada por la  $g_s$ , para disminuir la  $T$ .

El estoma, según la teoría del comportamiento estomático óptimo planteada por Cowan & Farquhar (1977), siempre va a buscar maximizar la  $A$  y disminuir la pérdida de agua (Lin

et al., 2015; Medlyn et al., 2011). Dentro de esta teoría, el costo marginal del agua por ganancia de carbono de la planta ( $\lambda = \delta E / \delta A$ ), entendido como el cociente de las fluctuaciones en la tasa transpiratoria ( $\delta E$ ) y de las fluctuaciones en la asimilación de carbono ( $\delta A$ ), es el parámetro que las hojas mantienen constante variando la apertura estomática (Cowan & Farquhar, 1977) y aquel que representa la eficiencia en el uso del agua. No obstante, aunque el  $\lambda$  parece ser constante para un día determinado, se ha sugerido que varía con el tiempo en función del uso del agua de toda la planta y la HS (Cowan & Farquhar, 1977; Medlyn et al., 2011). De la misma manera, la  $A/g_s$  aparenta variar en lapsos de tiempo de días, respondiendo a las variables ambientales de un periodo específico. La respuesta de la  $A/g_s$  al DPV para condiciones de sol fue variable de un día a otro (Figura 13), siendo la fecha el efecto aleatorio que más varianza generó dentro del modelo, para condiciones de café a pleno sol (Cuadro 6) y bajo sombra incipiente (Cuadro 8). No obstante, la fecha *per se* no tiene un efecto en la  $A/g_s$ , sino que este ocurre por las variaciones ambientales.

El metabolismo vegetal determina cuál es la estrategia de  $A/g_s$  que requiere para un periodo de días determinado, ajustando la  $g_s$  en respuesta a las variables ambientales moduladoras de la  $A/g_s$ , aquellas que le indicaran a la planta que el agua es escasa, el DPV y la HS. Dos días consecutivos con condiciones ambientales distintas, muestran una  $A/g_s$  media invariable (Figura 13, días 195 y 197). En periodos con poca disponibilidad de agua, la  $A/g_s$  aumenta, mientras que en época lluviosa disminuye, para maximizar la eficiencia en el uso del nitrógeno y posiblemente, otros recursos. La baja  $A/T$  permite a las plantas ser más competitivas cuando el agua es abundante (Wu et al., 2016) y en café, ha demostrado una relación negativa con la eficiencia en el uso del nitrógeno (Gutiérrez & Meinzer, 1994a). Por ello el modelo muestra una respuesta de la  $A/g_s$  al DPV, que varía considerablemente entre días (Cuadro 6). La hora del día no generó variaciones en esta respuesta, la  $A/g_s$  respondió al DPV sin importar la hora.

Se consideraron otros efectos aleatorios aparte de la fecha y hora, como la posición de las hojas en el dosel. A pesar de que las distintas categorías de hojas se enfrentan a condiciones diferentes, no generaron gran variabilidad en la  $A/g_s$  modelada en función del DPV para ningún cafetal (Cuadros 7 y 9). Las hojas de sombra deberían haber mostrado mayor  $A/g_s$  al presentar menor DPV y menor velocidad del viento, al igual que las hojas del

dosel medio que, a diferencia de las hojas en el dosel superior, no están tan expuestas a la demanda evaporativa de la atmósfera (Santini et al., 2019). En concordancia con la hipótesis planteada de que la  $A/g_s$  es fijada endógenamente para periodos de días, este valor se mantuvo constante entre categorías de hojas, mediante la regulación estomática.

Sin embargo, los modelos para  $A/g_s$  en condiciones de pleno sol y sombra incipiente todavía presentaron un residuo de varianza equivalente a la variabilidad causada por la fecha en condiciones de café cultivado a pleno sol (Cuadro 6) y a una tercera parte del total para café bajo sombra incipiente (Cuadro 8). Es decir, hay una proporción considerable de la varianza que no es explicada por las diferencias entre fechas, horas del día o categorías de hoja. Probablemente buena parte de esta variabilidad se explica porque existe un desfase entre las condiciones ambientales fluctuantes, la respuesta real de los estomas y el ajuste del metabolismo fotosintético (Kaiser et al., 2018). Además, el cambio de la  $g_s$  desencadena una serie de mecanismos de retroalimentación, mayor apertura estomática aumentaría la  $T$  humedeciendo el aire sobre las hojas y alterando las condiciones ambientales nuevamente (Jarvis & Mcnaughton, 1986; Tausend et al., 2000).

La  $A/g_s$  del café, tanto para condiciones de pleno sol como bajo sombra incipiente, fue caracterizada cuantitativamente en relación con el DPV, evidenciando que esta variable micro climática es la principal moduladora de la EUA a nivel de hoja. El DPV muestra una relación positiva con la  $A/g_s$ , aunque el proceso evaporativo se incrementa con el DPV. Esto se debe a que la relación entre el DPV y la  $g_s$  es negativa. Condiciones ambientales de elevado DPV aumentan el gradiente de concentración de agua entre la hoja y la atmósfera favoreciendo la transpiración, induciendo el cierre estomático. Sin embargo, la  $g_s$  no responde linealmente al DPV, sino que conforme este aumenta, la relación entre las variables disminuye su pendiente (Lloyd, 1991). En otras palabras, al alcanzar un determinado umbral de DPV, los estomas tienden a cerrarse. Se ha observado que el café muestra cierre estomático a  $DPV > 1,6$  kPa, aunque la humedad del suelo no sea limitante (Carr, 2001). La  $g_s$  de ambos cafetales estudiados, a pleno sol y bajo sombra incipiente, muestra esta respuesta (Figura 17). Una vez alcanzado este umbral, la  $g_s$  ya está limitada y un aumento en el DPV no la disminuye. Esta respuesta estomática al DPV puede ser representada matemáticamente como la  $DPV^{-1/2}$  (Lloyd, 1991; Medlyn et al., 2011), o mediante el ajuste semilogarítmico de

la  $g_s$  (Figura 17). A través de la  $g_s$ , la  $A/g_s$  varía en función del DPV, en un grado determinado por el metabolismo vegetal en respuesta a las condiciones ambientales de periodos diarios, según le convenga a la planta optimizar el uso del agua, o maximizar la eficiencia en el uso de otros recursos.

## Conclusiones

El uso del agua de las plantas de café fue mayor en época seca, en comparación con época lluviosa, a causa del comportamiento divergente de los factores ambientales entre épocas. Durante la canícula, el uso del agua también fue superior, contrastando con la época lluviosa. Las plantas respondieron maximizando la eficiencia en el uso del agua cuando este recurso fue más escaso, mientras que en periodos de disponibilidad de agua ilimitada se disminuyó la eficiencia en beneficio de optimizar el desarrollo vegetal y el uso de otros recursos.

- ✓ Para condiciones de época seca, el uso del agua para el cafetal a pleno sol fue dado por un  $K_c=0,36\pm0,03$  y  $T=2,36\pm1,01$  mm día<sup>-1</sup>; con un IAF de 4,66.
- ✓ En época lluviosa, el uso del agua de las plantas cultivadas a pleno sol, presentó un  $K_c=0,69\pm0,26$  y  $T=1,29\pm0,45$  mm día<sup>-1</sup>; con un IAF en el rango de 4,40 a 6,39. Para plantas cultivadas bajo sombra incipiente de 15%, para la misma época, se obtuvo un  $K_c=0,62\pm0,17$  y  $T=1,30\pm0,56$  mm día<sup>-1</sup>; con un IAF en el rango de 3,66 y 5,09.
- ✓ Los factores ambientales que modulan el uso del agua de las plantas de café, son la  $R_N$ , el DPV y la HS.
- ✓ Los factores vegetales que afectaron el uso del agua en plantas de café, son el IAF y el  $\Psi_L$ .
- ✓ La eficiencia intrínseca en el uso del agua ( $A/g_s$ ), a nivel de hoja, presentó una media de  $66,16\pm42,82$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  para las plantas cultivadas a pleno sol y de  $60,84\pm39,70$   $\mu\text{mol CO}_2 \text{ mol}^{-1} \text{ H}_2\text{O}$  para las plantas cultivadas bajo sombra incipiente.
- ✓ El factor ambiental al cuál responde la  $A/g_s$  en escala de tiempo horaria, es el DPV, a través del control estomático. El grado de respuesta para un día



específico, varía con respecto a la HS y el DPV para periodos más extensos de tiempo.

- ✓ Las plantas empleadas en este estudio presentaron un estatus hídrico adecuado que no fue limitante para el uso del agua, según el manejo tradicional de los cafetales costarricenses, considerando que es necesario un periodo de estrés hídrico en época seca para asegurar la antesis y los buenos rendimientos.
- ✓ Para el cafetal cultivado bajo sombra incipiente, no se obtuvieron datos en época seca por daños del equipo meteorológico causados por terceros.

Con los valores reportados en esta investigación se puede estimar el uso del agua de un cafetal a partir de la ecuación de Penman-Monteith, siempre y cuando se tengan condiciones similares a las de este estudio. Es necesario validar los valores de  $K_c$  reportados en esta investigación para diferentes localidades cafetaleras, con diferentes niveles de sombra y diferentes IAF, para hacerse una idea más clara de cómo responde este parámetro a las diferentes condiciones del territorio costarricense.

Por otro lado, la superficie de respuesta quizá sea una alternativa más adecuada para los pequeños productores, al requerir únicamente de datos de  $R_N$  y HS. Un piranómetro y un sensor TDR son componentes asequibles, que conectados a una computadora (datalogger) podrían calcular la transpiración, con base en el área foliar. El productor solamente tendría que determinar él mismo el IAF, para lo cual puede emplear una balanza. Es necesario trabajar en la transferencia de este conocimiento y darle seguimiento para favorecer la adopción por parte del sector productivo.

Lo observado en cuanto a la  $A/g_s$  tiene un valor práctico. La respuesta de esta variable a condiciones ambientales da pie para plantear la hipótesis de que la siembra de café en sistemas agroforestales requiere un nivel intermedio de sombra para maximizar la  $A/g_s$ . Ello permitiría que el DPV aumente lo suficiente para inducir el cierre estomático sin limitar la  $A$ . Investigar en esa línea es conveniente, considerando que el agua se vuelve más valiosa cada día.

## Referencias

- Abdi, H., & Williams, L. J. (2010). Principal component analysis. *Wiley Interdisciplinary Reviews: Computational Statistics*, 2(4), 433–459. <https://doi.org/10.1002/wics.101>
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & M., S. (1998). *Crop evapotranspiration - Guidelines for computing crop water requirements*. FAO.
- Allen, R. G., Pereira, L. S., Raes, D., & Smith, M. (2006). *Evapotranspiración del cultivo*. Organización de las Naciones Unidas Para la Agricultura y la Alimentación.
- Alvarado-Soto, M., & Rojas-Cubero, G. (2011). *Cultivo y beneficiado del café* (3ra reimpr). Editorial Universidad Estatal a Distancia.
- Arcila-Pulgarín, J., Buhr, L., Bleiholder, H., Hack, H., & Wicke, H. (2001). *Aplicación de la Escala “BBCH ampliada” para la descripción de las fases fenológicas del desarrollo de la planta de café* (p. 31). Centro Nacional de Investigaciones de Café.
- Arcila Pulgarín, J. (2007). Renovación y administración de los cafetales para estabilizar la producción de la finca. In *Sistemas de producción de café en Colombia* (pp. 144–160). Cenicafé.
- Ayalew, B. (2018). Impact of shade on morpho-physiological characteristics of coffee plants, their pests and diseases: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 13(39), 2016–2024. <https://doi.org/10.5897/ajar2018.13408>
- Azcón-Bieto, J., & Talón, M. (2013). *Fundamentos de Fisiología Vegetal* (Segunda Ed). McGraw-Hill España.
- Baker, J. M., & Van Bavel, C. H. M. (1987). Measures of mass flow of water in the stems of herbaceous plants. *Plant, Cell & Environment*, 10, 777–782.
- Batista, K. D., Araújo, W. L., Antunes, W. C., Cavatte, P. C., Moraes, G. A. B. K., Martins, S. C. V., & DaMatta, F. M. (2012). Photosynthetic limitations in coffee plants are chiefly governed by diffusive factors. *Trees - Structure and Function*, 26(2), 459–468. <https://doi.org/10.1007/s00468-011-0606-2>

- Blanco Picado, P. (2020). *La ciencia será clave para el sector cafetalero de cara al cambio climático*. Universidad de Costa Rica. Ciencia y Tecnología. <https://www.ucr.ac.cr/noticias/2020/06/16/la-ciencia-sera-clave-para-el-sector-cafetalero-de-cara-al-cambio-climatico.html>
- Bote, A. D. (2007). Physiological effect of Shade on growth and production of Organic Coffee in Ethiopia Physiological effect of Shade on growth and production of Organic Coffee in Ethiopia. *Environment, March*.
- Bote, A. D., & Jan, V. (2016). Branch growth dynamics, photosynthesis, yield and bean size distribution in response to fruit load manipulation in coffee trees. *Trees - Structure and Function*, 30(4), 1275–1285. <https://doi.org/10.1007/s00468-016-1365-x>
- Brodersen, C. R., Roddy, A. B., Wason, J. W., & McElrone, A. J. (2019). Functional Status of Xylem Through Time. *Annual Review of Plant Biology*, 70, 407–433. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-050718-100455>
- Buchanan, B. B., Gruissem, W., & Jones, R. L. (2015). *Biochemistry & Molecular Biology of Plants* (B. B. Buchanan, W. Gruissem, & R. L. Jones (eds.); Second). John Wiley & Sons, Ltd American Society of Plant Biologists.
- Burba, G. (2013). Eddy Covariance Method-for Scientific, Industrial, Agricultural, and Regulatory Applications. In *Book*. LI-COR Biosciences.
- Byrareddy, V., Kouadio, L., Kath, J., Mushtaq, S., Rafiei, V., Scobie, M., & Stone, R. (2020). Win-win: Improved irrigation management saves water and increases yield for robusta coffee farms in Vietnam. *Agricultural Water Management*, 241(July), 106350. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106350>
- Carr, M. K. V. (2001). The water relations and irrigation requirements of Coffee. *Experimental Agriculture*, 37(1), 1–36. <https://doi.org/10.1017/S0014479713000288>
- Castro Pacheco, S. A., González Lutz, M. I., Vargas Chinchilla, M., & Gutiérrez-Soto, M. V. (2021). Visual assessment of leaf area index as compared to canopy analyzers and tree defoliation in coffee (*Coffea arabica* L.) fields [manuscrito presentado para publicación]. *HortScience*.

- Čermák, J., & Deml, M. (1974). *Method of water transport measurements in woody species, especially in adult trees* (Patent No. 155622).
- Čermák, J., Kučera, J., & Nadezhdina, N. (2004). Sap flow measurements with some thermodynamic methods, flow integration within trees and scaling up from sample trees to entire forest stands. *Trees*, *18*, 529–546. <https://doi.org/10.1007/s00468-004-0339-6>
- Cisneros Zayas, E., Rey García, R., Martínez Varona, R., López Seijas, T., & González Robaina, F. (2015). Evapotranspiración y coeficientes de cultivo para el café en la provincia de Pinar del Río. *Revista Ciencias Técnicas Agropecuarias*, *24*(2), 23–30.
- Condon, A. G., Richards, R. A., Rebetzke, G. J., & Farquhar, G. D. (2004). Breeding for high water-use efficiency. *Journal of Experimental Botany*, *55*(407), 2447–2460. <https://doi.org/10.1093/jxb/erh277>
- Cowan, I. R., & Farquhar, G. D. (1977). Stomatal function in relation to leaf metabolism and environment. *Symposia of the Society for Experimental Biology*, *31*(I), 471–505.
- Crisosto, C. H., Grantz, D. A., & Meinzer, F. C. (1992). Effects of water deficit on flower opening in coffee (*Coffea arabica* L.). *Tree Physiology*, *10*, 127–139.
- Damatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, *66*(21), 5264–5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>
- DaMatta, F. M., Ronchi, C. P., Maestri, M., & Barros, R. S. (2007). Ecophysiology of coffee growth and production. *Brazilian Journal of Plant Physiology*, *19*(4), 485–510. <https://doi.org/10.1590/S1677-04202007000400014>
- de Lima Dias, K. G., Gontijo Guimarães, P. T., Furtini Neto, A. E., Oliveira de Silveira, H. R., & de Jesus Lacerda, J. J. (2017). Effect of Magnesium on Gas Exchange and Photosynthetic Efficiency of Coffee Plants Grown under Different Light Levels. *Agriculture*, *85*(7), 11. <https://doi.org/10.3390/agriculture7100085>
- Dedecca, D. M. (1957). Anatomia e desenvolvimento ontogenético de *Coffea Arabica* L. var. Typica Cramer (\*). *Bragantia, Campinas*, *16*(23), 315–367.

- Defraeye, T., Derome, D., Verboven, P., Carmeliet, J., Defraeye, T., Derome, D., Verboven, P., Carmeliet, J., & Nicolai, B. (2014). Cross-scale modelling of transpiration from stomata via the leaf boundary layer. *Annals of Botany*, *114*(4), 711–723.
- Dekking, F. M., Kraaikamp, C., Lopuhaä, H. P., & Meester, L. E. (2005). *A Modern Introduction to Probability and Statistics*. Springer-Verlag.
- Díaz Rodríguez, M. (2019). *Estadística inferencial aplicada*. Universidad del Norte.
- Eriyagama, N., Chemin, Y., & Alankara, R. (2014). A methodology for quantifying global consumptive water use of coffee for sustainable production under conditions of climate change. *Journal of Water and Climate Change*, *5*(2), 128–150. <https://doi.org/10.2166/wcc.2013.035>
- Farquhar, G. D., Ehleringer, J. R., & Hubick, K. T. (1989). Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology*, *40*, 503–537.
- Flumignan, D. L., de Faria, R. T., & Prete, C. E. C. (2011). Evapotranspiration components and dual crop coefficients of coffee trees during crop production. *Agricultural Water Management*, *98*(5), 791–800. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2010.12.002>
- Gonsamo, A., D’odorico, P., & Pellikka, P. (2013). Measuring fractional forest canopy element cover and openness - definitions and methodologies revisited. *Oikos*, *122*(9), 1283–1291. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2013.00369.x>
- Granier, A. (1985). Une nouvelle methode pour la mesure dy flux de seve brute dans le trons des arbres. *Ann Sci For*, *22*, 193–200.
- Gutiérrez, M. V., Durán, A. M., Chinchilla Soto, C., & Vargas, M. (2021). *Irrigation decisions to control flower opening in coffee are based on physiological indicators of tree water status [manuscrito no publicado]*. Universidad de Costa Rica.
- Gutiérrez, M. V., & Meinzer, F. C. (1994a). Carbon isotope discrimination and photosynthetic gas exchange in coffee hedgerows during canopy development. *Australian Journal of Plant Physiology*, *21*(2), 207–219. <https://doi.org/10.1071/PP9940207>

- Gutiérrez, M. V., & Meinzer, F. C. (1994b). Estimating water use and irrigation requirements of coffee in Hawaii. *Journal of the American Society for Horticultural Science*, *119*(3), 652–657. <https://doi.org/10.21273/jashs.119.3.652>
- Gutiérrez, M. V., Meinzer, F. C., & Grantz, D. A. (1994). Regulation of transpiration in coffee hedgerows: covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. In *Plant, Cell & Environment* (Vol. 17, Issue 12, pp. 1305–1313). <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.1994.tb00532.x>
- Gutiérrez, M. V., Harrington, R. A., Meinzer, F. C., & Fownes, J. H. (1994). The effect of environmentally induced stem temperature gradients on transpiration estimates from the heat balance method in two tropical woody species. *Tree Physiology*, *14*, 179–190.
- Gutiérrez, M. V., & Santiago, L. S. (2005). A Comparison of Sap Flow Measurements and Potometry in Two Tropical Lowland Tree Species with Contrasting Wood Properties. *Journal of Tropical Biology*, *54*(1), 73–82.
- Hatfield, J. L., & Dold, C. (2019). Water-use efficiency: Advances and challenges in a changing climate. *Frontiers in Plant Science*, *10*(February), 1–14. <https://doi.org/10.3389/fpls.2019.00103>
- Hirschi, M., Michel, D., Lehner, I., & Seneviratne, S. I. (2017). A site-level comparison of lysimeter and eddy covariance flux measurements of evapotranspiration. *Hydrology and Earth System Sciences*, *21*(3), 1809–1825. <https://doi.org/10.5194/hess-21-1809-2017>
- Huber, B. (1932). Beobachtung und Messung pflanzlicher Saftstrome. *Ber Dtsch Bot Ges*, *50*, 89–109.
- Instituto del Café de Costa Rica. (2019). *Informe sobre la actividad cafetalera de costa rica*.
- Instituto del Café de Costa Rica (ICAFFE). (2016). *Evalúan Riego en Café para enfrentar Cambio Climático*. <http://www.icafe.cr/evaluan-riego-en-cafe-para-enfrentar-cambio-climatico/>
- Instituto Nacional de Estadística y Censos. (2015). *VI Censo Nacional Agropecuario. Atlas Estadístico Agropecuario*.
- Instituto Nacional de Estadística y Censos. (2020). *Encuesta Nacional Agropecuaria 2019*.

*Resultados Generales de la Actividad Agrícola y Forestal.*

- International Coffee Organization (ICO). (2019). *Historical Data on the Global Coffee Trade*. [http://www.ico.org/about\\_statistics.asp](http://www.ico.org/about_statistics.asp)
- Jarvis, P. G., & Mcnaughton, K. G. (1986). Stomatal Control of Transpiration: Scaling Up from Leaf to Region. In *Advances in Ecological Research* (Vol. 15, Issue C). [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60119-1](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60119-1)
- Kaiser, E., Morales, A., & Harbinson, J. (2018). Fluctuating light takes crop photosynthesis on a rollercoaster ride. *Plant Physiology*, 176(2), 977–989. <https://doi.org/10.1104/pp.17.01250>
- Knauer, J., Zaehle, S., Medlyn, B. E., Reichstein, M., Williams, C. A., Migliavacca, M., De Kauwe, M. G., Werner, C., Keitel, C., Kolari, P., Limousin, J. M., & Linderson, M. L. (2018). Towards physiologically meaningful water-use efficiency estimates from eddy covariance data. *Global Change Biology*, 24(2), 694–710. <https://doi.org/10.1111/gcb.13893>
- Läderach, P., Hagggar, J., Lau, C., Eitzinger, A., Ovalle, O., Baca, M., Jarvis, A., & Lundy, M. (2013). *Mesoamerican Coffee: Building a Climate Change Adaptation Strategy*. <https://cgspace.cgiar.org/bitstream/handle/10568/29001/CIATPolicyBrief2.pdf>
- Lambers, H., Chapin, S. I., & Pons, T. L. (2008). *Plant Physiological Ecology* (Segunda Ed). Springer.
- Larramendi, L. A. R., Hernández, F. G., Castro, H. G., Flores, M. F., Castañeda, J. C. G., & Ruiz, R. P. (2016). Anatomía foliar relacionada con la ruta fotosintética en árboles de café (*Coffea arabica* L., var. Caturra Rojo) expuestos a diferentes niveles de radiación solar en la Sierra Maestra, Granma, Cuba. *Acta Agronomica*, 65(3), 248–254. <https://doi.org/10.15446/acag.v65n3.46731>
- Leakey, A. D. B., Ferguson, J. N., Pignou, C. P., Wu, A., Jin, Z., Hammer, G. L., & Lobell, D. B. (2019). Water Use Efficiency as a Constraint and Target for Improving the Resilience and Productivity of C 3 and C 4 Crops. *Annual Review of Plant Biology*, 70, 781–808. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042817-040305>

- Lin, Y., Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Prentice, I. C., Wang, H., Baig, S., Eamus, D., de Dios, V. R., Mitchell, P., Ellsworth, D. S., Op de Beeck, M., Wallin, G., Uddling, J., Tarvainen, L., Linderson, M.-L., Cernusak, L. A., Nippert, J. B., Ocheltree, T. W., Tissue, D. T., ... Wingate, L. (2015). Optimal stomatal behaviour around the world. *Nature Climate Change*, 5(May), 459–464. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2550>
- Lind, D. A., Marchal, W. G., & Wathen, S. A. (2015). *Estadística Aplicada a los Negocios y la Economía* (Decimosexto). Mc Graw-Hill.
- Liu, X., Qi, Y., Li, F., Yang, Q., & Yu, L. (2018). Impacts of regulated deficit irrigation on yield, quality and water use efficiency of Arabica coffee under different shading levels in dry and hot regions of southwest China. *Agricultural Water Management*, 204(April), 292–300. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2018.04.024>
- Lloyd, J. (1991). Modelling Stomatal Responses to Environment in *Macadamia integrifolia*. *Functional Plant Biology*, 18(6), 649. <https://doi.org/10.1071/pp9910649>
- López, E., Díaz, T., Watts, C., Rodríguez, J. C., Castellanos, A. E., Partida, L., & Velázquez, T. de J. (2015). Evapotranspiration and Crop Coefficient of Bell Pepper in Culiacan Valley, Mexico. *Terra Latinoamericana*, 33(3), 209–219.
- Marin, F. R., Angelocci, L. R., Righi, E. Z., & Sentelhas, P. C. (2005). Evapotranspiration and Irrigation Requirements of a Coffee Plantation in Southern Brazil. *Experimental Agriculture*, 41, 187–197. <https://doi.org/10.1017/S0014479704002480>
- Martins, S. C. V., Araújo, W. L., Tohge, T., Fernie, A. R., & DaMatta, F. M. (2014). In high-light-acclimated coffee plants the metabolic machinery is adjusted to avoid oxidative stress rather than to benefit from extra light enhancement in photosynthetic yield. *PLoS ONE*, 9(4), 1–11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0094862>
- Mavi, H. S., & Tupper, G. J. (2010). Agrometeorology. Principles and Applications of Climate Studies in Agriculture. In *Vadose Zone Journal*. CRC Press. <https://doi.org/10.2136/vzj2004.0004br>
- Medlyn, B. E., De Kauwe, M. G., Lin, Y. S., Knauer, J., Duursma, R. A., Williams, C. A., Arneeth, A., Clement, R., Isaac, P., Limousin, J. M., Linderson, M. L., Meir, P., Martin-Stpaul, N., & Wingate, L. (2017). How do leaf and ecosystem measures of water-use



efficiency compare? *New Phytologist*, 216. <https://doi.org/10.1111/nph.14626>

- Medlyn, B. E., Duursma, R. A., Eamus, D., Ellsworth, D. S., Prentice, I. C., Barton, C. V. M., Crous, K. Y., De Angelis, P., Freeman, M., & Wingate, L. (2011). Reconciling the optimal and empirical approaches to modelling stomatal conductance. *Global Change Biology*, 17(6), 2134–2144. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2010.02375.x>
- Meinzer, F. C., Grantz, D. A., Goldstein, G., & Saliendra, N. Z. (1990). Leaf Water Relations and Maintenance of Gas Exchange in Coffee Cultivars Grown in Drying Soil. *Plant Physiology*, 94(4), 1781–1787.
- Muniandy, J. M., Yusop, Z., & Askari, M. (2016). Evaluation of reference evapotranspiration models and determination of crop coefficient for *Momordica charantia* and *Capsicum annum*. *Agricultural Water Management*, 169, 77–89. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2016.02.019>
- Nadezhdina, N., Čermák, J., & Nadezhdin, V. (1998). Heat field deformation method for sap flow measurements. *Proceedings of 4th International Workshop, Židlochovice, Czech Republic, IUFRO Publ. Brno, Czech Republic*, 72–92.
- Organización de las Naciones Unidas de la Alimentación y la Agricultura. (2018). *Transformar la alimentación y la agricultura para alcanzar los ODS*. Organización de las Naciones Unidas de la Alimentación y la Agricultura. <http://www.fao.org/3/I9900ES/i9900es.PDF>
- Padovan, M. P., Brook, R. M., Barrios, M., Cruz-Castillo, J. B., Vilchez-Mendoza, S. J., Costa, A. N., & Rapidel, B. (2018). Water loss by transpiration and soil evaporation in coffee shaded by *Tabebuia rosea* Bertol. and *Simarouba glauca* dc. compared to unshaded coffee in sub-optimal environmental conditions. *Agricultural and Forest Meteorology*, 248, 1–14. <https://doi.org/10.1016/j.agrformet.2017.08.036>
- Paolinelli de Carvalho, F., Cabral França, A., Pereira de Souza, B., Teixeira Fialho, C. M., dos Santos, J. B., & da Silva, A. A. (2014). Eficiência do uso da água pelo cafeeiro arábica após aplicação de glyphosate. *Acta Scientiarum - Agronomy*, 36(3), 373–377. <https://doi.org/10.4025/actasciagron.v36i3.17830>
- Pena, M., & Douglas, M. W. (2002). Characteristics of wet and dry spells over the Pacific

- side of Central America during the rainy season. *Monthly Weather Review*, 130(12), 3054–3073. [https://doi.org/10.1175/1520-0493\(2002\)130<3054:COWADS>2.0.CO;2](https://doi.org/10.1175/1520-0493(2002)130<3054:COWADS>2.0.CO;2)
- Peña Quiñones, A. J., Ramírez Builes, V. H., Jaramillo Robledo, A., Rendón Sáenz, J. R., & Arcila Pulgarín, J. (2011). Effects of Daylength and Soil Humidity on the Flowering of Coffee *Coffea arabica* L. in Colombia. *Rev.Fac.Nal.Agr.Medellin*, 64(1), 5745–5754.
- Perdoná, M. J., & Soratto, R. P. (2015). Irrigation and Intercropping with Macadamia Increase Initial Arabica Coffee Yield and Profitability. *Agronomy Journal*, 107(2), 615–626. <https://doi.org/10.2134/agronj14.0246>
- Pereira, L. S., Paredes, P., López-Urrea, R., Hunsaker, D. J., Mota, M., & Mohammadi Shad, Z. (2021). Standard single and basal crop coefficients for vegetable crops, an update of FAO56 crop water requirements approach. *Agricultural Water Management*, 243(September 2020), 106196. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106196>
- Plotly Technologies Inc. (2015). *Collaborative data science*. Plotly Technologies Inc. <https://plot.ly>
- Ramírez, P. (1982). Estudio metereologica de los veranillos en Costa Rica. *Instituto de Metereología Nacional*, 0–49.
- Rivera, G., & Borchert, R. (2001). Induction of flowering in tropical trees by a 30-min reduction in photoperiod: Evidence from field observations and herbarium specimens. *Tree Physiology*, 21(4), 201–212. <https://doi.org/10.1093/treephys/21.4.201>
- Rodrigues, A. C. (2021). Response Surface Analysis: A Tutorial for Examining Linear and Curvilinear Effects. *Revista de Administração Contemporânea*, 25(6), 1–14. <https://doi.org/10.1590/1982-7849rac2021200293.en>
- Ronchi, C. P., & Miranda, F. R. (2020). Flowering Percentage in Arabica coffee crops depends in the water deficit level applied during the pre-flowering stage. *Revista Caatinga*, 33(1), 195–204.
- Sakuratani, T. (1981). A Heat Balance Method for Measuring Water Flux in the Stem of Intact Plants. *Journal of Agricultural Meteorology*, 37(1), 9–17.
- Santini, P. T., Barbosa, R. A., Almeida, L. G., de Souza, K. R. D., Barbosa, J. P. R. A. D., &

- Alves, J. D. (2019). Spatial-temporal patterns of coffee tree physiology. *Coffee Science*, 14(3), 291–301. <https://doi.org/10.25186/cs.v14i3.1574>
- Scholander, P. F., Hammel, H. T., Bradstreet, E. D., & Hemmingsen, E. A. (1965). Sap Pressure in Vascular Plants. *Science*, 148(3668), 339–346.
- Tausend, P. C., Meinzer, F. C., & Golstein, G. (2000). Control of transpiration in three coffee cultivars : the role of hydraulic and crown architecture. *Trees*, 14, 181–190.
- The pandas development team. (2020). *pandas-dev/pandas: Pandas (1.4.3)*. Zenodo. <https://doi.org/https://doi.org/10.5281/zenodo.3509134>
- Vaast, P., Bertrand, B., Perriot, J. J., Guyot, B., & Génard, M. (2006). Fruit thinning and shade improve bean characteristics and beverage quality of coffee (*Coffea arabica* L.) under optimal conditions. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 86(2), 197–204. <https://doi.org/10.1002/jsfa.2338>
- Van Kanten, R., & Vaast, P. (2006). Transpiration of arabica coffee and associated shade tree species in sub-optimal, low-altitude conditions of Costa Rica. *Agroforestry Systems*, 67(2), 187–202. <https://doi.org/10.1007/s10457-005-3744-y>
- Venturin, A. Z., Guimarães, C. M., Sousa, E. F. de, Machado Filho, J. A., Rodrigues, W. P., Serrazine, Í. de A., Bressan-Smith, R., Marciano, C. R., & Campostrini, E. (2020). Using a crop water stress index based on a sap flow method to estimate water status in conilon coffee plants. *Agricultural Water Management*, 241(May), 106343. <https://doi.org/10.1016/j.agwat.2020.106343>
- Vico, G., & Brunsell, N. A. (2018). Tradeoffs between water requirements and yield stability in annual vs. perennial crops. *Advances in Water Resources*, 112(July 2017), 189–202. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2017.12.014>
- Wu, J., Liu, W., & Chen, C. (2016). Can intercropping with the world’s three major beverage plants help improve the water use of rubber trees? *Journal of Applied Ecology*, 53(6), 1787–1799. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.12730>

# Anexos

## Anexo I. Abreviaturas empleadas en el documento.

Abreviatura	Significado
$A$	Asimilación neta
$A/g_s$	Eficiencia intrínseca en el uso del agua
$A/T$	Eficiencia instantánea en el uso del agua
AF	Área foliar
$C_a$	Concentración de dióxido de carbono en la atmósfera
$C_c$	Concentración de dióxido de carbono en el sitio de carboxilación
$C_i$	Concentración de dióxido de carbono en el mesófilo
DPV	Déficit de presión de vapor
E	Evaporación, componente de la evapotranspiración
$ET_c$	Evapotranspiración del cultivo
$ET_o$	Evapotranspiración de referencia
EUA	Eficiencia en el uso del agua
$g$	Conductancia
$g_{bl}$	Conductancia de la capa límite
$g_c$	Conductancia de la hoja, para difusión de dióxido de carbono
$g_m$	Conductancia del mesófilo
$g_s$	Conductancia estomática
$g_w$	Conductancia de la hoja, para el vapor de agua
IAF	Índice de área foliar
$K_c$	Coefficiente del cultivo
PAR	Radiación fotosintéticamente activa
$R_N$	Radiación neta
SFS	Sensores de flujo de savia
$T$	Transpiración
TDR	Reflectometría de dominio de tiempo
$w_a$	Fracción de vapor de agua en la atmósfera
$w_i$	Fracción de vapor de agua para el interior de la hoja
$\Delta$	Discriminación del isótopo estable C <sup>13</sup> en las hojas
$\lambda E$	Calor latente de vaporización
$\Psi_L$	Potencial hídrico de las hojas
$\Psi_L^{AM}$	Potencial hídrico de las hojas previo al amanecer
$\Psi_L^{MD}$	Potencial hídrico de las hojas a mediodía

**Anexo II.** Carga factorial rotada para variables ambientales en condiciones de pleno sol y de sombra incipiente, durante el periodo enero-diciembre 2021. Se realizó una rotación ortogonal varimax, basada en el porcentaje de variancia explicada para cada factor. Se resaltan las cargas de mayor importancia para cada factor Finca La Hilda, Poás, Alajuela.

Variables	Pleno sol		Sombra incipiente	
	Factor 1	Factor 2	Factor 1	Factor 2
Presión atmosférica	0,082024	<b>0,560472</b>	0,064455	<b>0,400243</b>
R <sub>N</sub>	<b>0,747128</b>	-0,018902	<b>0,608941</b>	0,13036
DPV	<b>0,704333</b>	-0,263907	<b>0,684656</b>	-0,377913
Precipitación	-0,040013	0,112471	-0,140446	0,010704
HS	-0,161871	<b>0,609732</b>	-0,332567	<b>0,568227</b>
Temperatura del suelo	0,246102	-0,447663	-0,385784	0,243587