

# Producción sostenible de cafetales en sistemas agroforestales del Neotrópico: una visión agronómica y ecofisiológica

Sustainable production of coffee in agroforestry systems in the Neotropics: an agronomic and ecophysiological approach

Fabio DaMatta<sup>1</sup> y Nelson Rodríguez<sup>2</sup>

**Resumen:** Originario de regiones tropicales de África, el café evolucionó como especie leñosa del sub-bosque. Las primeras plantaciones de café fueron establecidas bajo condiciones de sombrío, en asocio con árboles de mayor altura con el fin de simular el hábitat natural del cafeto. Sin embargo, en muchas situaciones, las plantaciones de café a plena exposición presentan una productividad mayor que aquellas bajo sombrío; como consecuencia, el sombrío ha sido abandonado como una práctica cultural regular en muchas regiones productoras. Se ha discutido hace más de un siglo si el sombrío favorece o no a las plantaciones de café en diferentes regiones productoras del mundo. En esta revisión se exploran y analizan aspectos agronómicos y eco-fisiológicos de la producción del cafeto bajo sombrío, en sistemas agro-forestales a plena exposición solar y, de manera particular, con *Coffea arabica*.

**Palabras clave:** *Coffea arabica*, sombrío, plena exposición solar, intercambio gaseoso, productividad.

**Abreviaturas:** Tasa fotosintética neta ( $A$ ), conductancia estomática ( $g_s$ ), humedad relativa (HR) y déficit de presión de vapor (DPV).

**Abstract:** Coffee is native to tropical Africa, where it is believed to have evolved as understory trees. For this reason, the early plantations were shaded by planting overstorey trees to simulate their natural habitat. It was found afterwards that, in many situations, coffee could grow well without shade and generally out-yields shaded coffee. These facts have led to the abandonment of shading as a regular cultural practice in several coffee regions throughout the world. Anyway, the question of whether the coffee tree would benefit or suffer from an association with shelter trees has been disputed for more than a century. In this review, agronomic and ecophysiological aspects of coffee (*Coffea arabica*) production under shade (agroforestry) or at full solar exposure are examined.

**Key words:** *Coffea arabica*, shading, solar full exposure, gas exchange, productivity.

**Abbreviations:** net photosynthetic rate ( $A$ ), stomata conductance ( $g_s$ ), relative humidity (HR), pressure deficit of vapor (DPV).

## Introducción

El café se considera el principal producto agrícola de consumo en el mundo con un mercado que genera anualmente más de 90 billones de dólares. Cerca de 8% de la población mundial, unos 500 millones de per-

sonas, están involucradas en el mercado del café, desde su siembra hasta su consumo final. Actualmente, la producción aproximada de café asciende a 115 millones de sacos (60 kg) de café beneficiado, de los cuales 63% del total corresponden a *Coffea arabica* L. y el 37% restante, a *C. canephora* Pierre.

Fecha de recepción: 6 de septiembre de 2006  
Aceptado para publicación: 06 de junio de 2007

<sup>1</sup> Departamento de Biología Vegetal, Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG, Brasil. e-mail: fdamatta@ufv.br

<sup>2</sup> Laboratorio de Ecofisiología y Producción Vegetal, Grupo de Investigación en Ecofisiología y Metabolismo Vegetal Tropical (GIEFIVET), Escuela de Biología, Universidad Industrial de Santander, Bucaramanga, Colombia. e-mail: fisionel@uis.edu.co

Nativo de regiones tropicales de África, el café evolucionó como especie leñosa del sub-bosque. Las primeras plantaciones de café fueron, por lo tanto, conducidas bajo condiciones de sombrero mediante el asocio con árboles de mayor altura con el fin de simular el hábitat natural del cafeto. Sin embargo, en muchas situaciones las plantaciones de café a plena exposición solar pueden presentar una productividad superior que aquellas bajo sombrero (Fournier, 1988; Beer *et al.*, 1998). Como consecuencia, el sombrero ha sido abandonado como una práctica cultural regular en muchas regiones del mundo, como en Brasil en la década de los 50. En Colombia, actualmente cerca de 67% de los cafetales se establece y conduce bajo sombrero o semi-sombrero (Cardona-Calle y Sadeghian, 2005).

Hace más de un siglo que se discute si el sombrero favorece o no a las plantaciones de café en las diferentes regiones productoras del mundo (Fournier, 1988; Muschler, 1997; Beer *et al.*, 1998; DaMatta y Rena, 2002). El potencial de producción, la competencia por el agua y los nutrientes, y la incidencia de plagas y enfermedades son aspectos importantes en esa controversia (Beer *et al.*, 1998). En sistemas de monocultivo el café requiere por lo general gran cantidad de insumos con el fin de maximizar la producción, lo que además se asocia con la degradación del suelo y la polución ambiental. La producción de café a pleno sol exige mayores gastos para su manejo, y por lo tanto, el productor está sujeto a más riesgos debido a la alta variabilidad de los costos de producción y a la inestabilidad del precio del café en el mercado internacional. Por otro lado, en sistemas agroforestales (conjunto de técnicas de manejo de tierras mediante combinaciones de árboles forestales con cultivos, con ganadería o una otra combinación de ambos, en forma simultánea o escalonada en el tiempo y en el espacio) hay mejor conservación de los recursos naturales y menor aplicación de insumos, lo que se traduce en menores costos de producción. Además, la explotación de los productos adicionales de los árboles utilizados para el sombrero (frutos, madera o leña para producción de carbón vegetal) resulta en ingresos adicionales para el agricultor, lo cual ha estimulado recientemente el interés sobre el uso de árboles para sombra, particularmente en áreas donde esa práctica fue abandonada (Beer *et al.*, 1998).

En esta revisión se exploran y analizan aspectos agronómicos y eco-fisiológicos de la producción del cafeto bajo sombrero, es decir, en sistemas agroforestales y, de manera particular, con la especie *Coffea arabica*.

## Ventajas y desventajas de la arborización de cafetales

La arborización es un término utilizado para indicar un grado de sombrero, el cual puede llegar hasta el 50% de la cobertura del terreno. Según Camargo (1990), la arborización es una práctica en permanente controversia. Su adopción y aplicación varía considerablemente, de acuerdo con las condiciones ecológicas, la tradición local y el nivel de manejo o tecnología disponible en las plantaciones.

### Principales ventajas

- i) Aspectos climáticos: mejoramiento de las condiciones micro-climáticas, especialmente por la reducción de los eventos extremos de la temperatura del aire y del suelo, reducción de la velocidad del viento, mantenimiento de la humedad relativa (*HR*) y aumento de la disponibilidad hídrica en el suelo (Caramori *et al.*, 2004). Como consecuencia, los cafetales arborizados están mejor protegidos contra las heladas y se crea un ambiente más adecuado para el mantenimiento de su intercambio gaseoso.
- ii) Aspectos edáficos: mejoramiento o mantenimiento de la fertilidad debido al aumento en la capacidad de reciclaje de nutrientes y adición de residuos. La estabilidad de la temperatura del suelo converge con menores pérdidas por volatilización del nitrógeno. Además, la capacidad de absorción e infiltración del agua se incrementa lo cual favorece la reducción de la erosión. Sin embargo, de modo general, la utilización y la respuesta a la aplicación de nutrientes en cafetales sombreados es menor que en aquellos que crecen a pleno sol (Carvajal, 1984; Caramori *et al.*, 2004; Caramori *et al.*, 1986).
- iii) Aspectos endógenos: atenuación del ciclo bienal de la producción disminuyendo el estímulo a la superproducción que, a su vez, reduce el agotamiento de la planta y el secamiento de las yemas apicales y, en última instancia, hace el cultivo más perdurable (Beer *et al.*, 1998; DaMatta, 2004). Además, el tamaño de los frutos producidos es mayor, si bien el incremento en la calidad de la bebida es asunto de controversia. Así mismo, hay un alargamiento del período de maduración del fruto que permite adoptar mayor flexibilidad en las operaciones de cosecha. No obstante, debido a las varias floracio-

nes, puede ser necesario mayor número de repases que encarecen el proceso de cosecha (DaMatta y Rena, 2002).

- iv) Aspectos bióticos: reducción de la incidencia de chasparria o cercosporiosis (*Cercospora coffeicola*), del minador de la hoja (*Leucoptera coffeella*) y de malezas, especialmente gramíneas (DaMatta y Rena, 2002).
- v) Aspectos económicos: ganancias adicionales derivadas de la explotación de la especie usada para la arborización (por ejemplo, madera, frutos, látex, palmito, etc.) (Beer *et al.*, 1998).

### **Principales desventajas**

Las desventajas de la arborización están íntimamente asociadas con el uso de especies inadecuadas que compiten significativamente con el cafeto, con el sombreado excesivo y las dificultades en las operaciones de la cosecha. De esta manera, se pueden destacar como principales desventajas:

- i) En regiones con estaciones de sequía prolongada, con suelos pobres tanto en su estructura como en su contenido de nutrientes, o cuando se usan especies cuyo sistema radicular sea demasiado superficial, puede ocurrir competencia severa entre el cafeto y el árbol de sombrío. En regiones con suelos profundos y poca capacidad de retención hídrica para la caficultura, el uso de árboles con sistemas radiculares profundos que compiten poco con el café (por ejemplo, *Grevillea robusta*) ha mostrado resultados satisfactorios (DaMatta y Rena, 2002).
- ii) Mayor incidencia de la broca del fruto (*Hipotenemus hampei*) y de la roya (*Hemileia vastatrix*) (DaMatta y Rena, 2002).
- iii) Limitaciones para la cosecha mecanizada: para minimizar ese problema se pueden plantar los árboles para sombrío en las líneas de la plantación de café, cada 8 o 16 líneas, lo que favorece la cosecha manual (DaMatta y Rena, 2002).
- iv) Dependiendo de las especies usadas, la poda o desbaste puede ser frecuente, ya que la densidad se puede tornar excesiva. Esas operaciones son onerosas pero de fácil ejecución; además, los ramos caídos pueden causar daños mecánicos al cafeto (Beer *et al.*, 1998; DaMatta y Rena, 2002).

- v) El potencial de producción se ve muchas veces limitado bajo condiciones de arborización y la respuesta a la aplicación de fertilizantes nitrogenados es también limitada (Carvajal, 1984). Especialmente en épocas de precios altos, ello puede tener un impacto considerable en la rentabilidad del cultivo para el agricultor.

### **Respuestas eco-fisiológicas y agronómicas del cultivo del café en sistemas agroforestales**

#### **Materia orgánica y fauna del suelo**

El mantenimiento de altos niveles de materia orgánica en el suelo en sistemas agroforestales ayuda a estabilizar las poblaciones de nemátodos (*Meloidogyne* y *Pratylenchus spp.*) por debajo del nivel crítico para el cultivo del café (Araya, 1994). Al mismo tiempo, la reducción de retos ambientales debida al sombrío promueve el incremento de la tolerancia del cafeto a los nemátodos. No obstante, errores en la elección de la especie que se usa para brindar el sombrío pueden resultar en efectos negativos, como se observa con *Inga sp.*, que puede ser hospedera alternativa para nemátodos que afectan los cafetales (Zamora y Soto, 1976).

#### **Fijación biológica de nitrógeno**

Algunas prácticas de manejo pueden afectar la fijación biológica de nitrógeno (N) en plantaciones de café asociadas con especies arbóreas y, por supuesto, la disponibilidad de N en el suelo (Carvajal, 1984; Martínez *et al.*, 2004). Cuando las especies utilizadas como sombrío son leguminosas, las cuales fijan N por medio de la simbiosis con bacterias fijadoras de N, generalmente se siembran en una densidad de 100 a 300 árboles/ha. No obstante, en muchas plantaciones estas especies son cultivadas de forma libre; así mismo, en plantaciones de café con manejo intenso los árboles de sombra sufren podas periódicas a lo largo del año. En ese caso, los restos vegetales o residuos derivados de la poda deberían reducirse en pequeños pedazos para ser depositados alrededor de los árboles o ser utilizados como leña (Beer *et al.*, 1998).

#### **Erosión del suelo**

La erosión superficial y la pérdida del suelo son menores en plantaciones bajo sombrío que en aquellas a plena exposición solar. Sin embargo, beneficios similares se pueden obtener mediante la utilización de la cobertura muerta en las áreas a pleno sol (Beer *et al.*, 1998). Así mismo, los árbo-

les asociados con la plantación contribuyen con la reducción de la erosión. Así mismo, la caída natural de hojas que constituye el *litter*, y/o los residuos de la poda, resultan en el mantenimiento una capa de cobertura vegetal muerta; en ese escenario, una baja descomposición del *litter* puede ser ventajosa (Cuenca *et al.*, 1983).

En las épocas de precipitaciones altas, el dosel denso formado por los árboles utilizados para el sombrío resulta en una mejor protección del suelo en comparación con árboles que forman dosel abierto o menos denso. Sin embargo, los árboles pueden eventualmente redistribuir la precipitación como ocurre con las lluvias de baja o moderada intensidad en donde la coalescencia y goteo a partir de las hojas de las especies más altas (árboles) pueden promover la quiebra de las partículas del suelo y favorecer la erosión superficial del suelo. Por lo tanto, el uso de árboles con copas pequeñas y de hojas pequeñas pueden evitar los daños causados por el goteo intenso durante las lluvias (Beer *et al.*, 1998).

### **Ciclaje de nutrientes**

La mayoría de los aspectos relacionados con el reciclaje de nutrientes pueden ser afectados directamente por las especies arbóreas utilizadas para el sombrío, en la medida en que éstas difieren significativamente en la producción de biomasa de la parte aérea, en la tasa de descomposición de la biomasa y en la producción de biomasa de raíces. Se observan también diferencias con respecto a la profundidad del sistema radicular: aún en los suelos del trópico húmedo el mayor volumen de raíces se encuentra, usualmente próximo a la superficie del suelo.

La transferencia de nitrógeno fijado biológicamente ( $N_B$ ), o extraído del suelo por leguminosas usadas para el sombrío por cultivos no fijadores de nitrógeno como el café, parece ser el resultado de los residuos de la poda de la parte aérea de los árboles como de la descomposición de las hojas que caen de las mismas. Resultados experimentales han demostrado que en plantaciones de café y cacao sombreados con 120 a 560 leguminosas por hectárea, y con 0 a 3 podas por año, los suelos reciben de 3 a 14 t · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de materia seca y de 60 a 340 kg · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de N (Beer *et al.*, 1998). Esos estudios sugieren que una proporción significativa de  $N_B$  de árboles usados en el sombrío debe, de hecho, ser transferida a las plantas no-fijadoras de N que se encontraron en el sub-bosque.

En Costa Rica, Babber y Zak (1994) encontraron mayores tasas de mineralización de N en plantaciones de café

sombreadas con *Erithrina poeppigiala* (148 kg · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de N) comparada con las plantaciones no sombreadas (111 kg · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de N). Es importante destacar que ambas plantaciones recibieron una fertilización alta de N mineral (300 kg · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de N). Los mismos autores concluyeron que el reciclaje de N fue más eficiente en las plantaciones sombreadas porque, si bien las fertilizaciones con N mineralizado fueron iguales, ocurría una menor pérdida de N por lixiviación.

### **Gases asociados al efecto invernadero y polución**

Se encontraron tasas de desnitrificación total significativas en las muestras de suelo con fertilización alta (hasta 300 kg · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup> de N) provenientes de plantaciones de café sombreado en comparación con plantaciones a pleno sol (732 y 455 kg · d<sup>-1</sup> de N<sub>2</sub>O-N, respectivamente). Eso indica que el uso de árboles de sombra en plantaciones fertilizadas puede contribuir en la producción de gases asociados al efecto invernadero. Sin embargo, tales tasas elevadas de desnitrificación probablemente no ocurren por períodos prolongados en el campo (Beer *et al.*, 1998).

Kursten y Burschel (1993) calcularon que de 14 a 52 t · ha<sup>-1</sup> de C son almacenadas en la biomasa de la parte aérea de los árboles de sombra en asociación con plantaciones de café. Comparados con cultivos anuales, esos sistemas agroforestales almacenan C adicional, entre 10 y 50 t · ha<sup>-1</sup>, en la capa de *litter* y materia orgánica del suelo. No obstante, la mayor contribución de las especies perennes usadas para el sombrío con relación a los niveles de CO<sub>2</sub> atmosférico recae en la protección de la plantación forestal establecida ya que ésta puede ofrecer a los agricultores una alternativa sostenible por el cultivo de especies de valor económico, evitando o disminuyendo la práctica de rotación de cultivos anuales que, generalmente, es precedida de quemadas y deforestación que puede prevenir la liberación de C en más de 1.000 t · ha<sup>-1</sup>.

A pesar de la contribución en cuanto la reducción de la liberación de gases de efecto invernadero que favorecen el calentamiento global, la fertilización nitrogenada inadecuada puede ocasionar la polución del agua freática con nitritos y nitratos. Reynolds (1991) encontró que en el Valle Central (Costa Rica), donde cerca del 50% del agua freática se encuentra sobre las plantaciones de café bajo un intenso manejo de fertilizantes y en condiciones de poco o ningún sombrío, la contaminación por nitritos y nitratos ocasionalmente excedía 10 mg · L<sup>-1</sup>, nivel considerado de riesgo para la salud humana. Sin embargo,

aún son insuficientes los estudios que permitan ratificar que la utilización de árboles de sombra minimiza la contaminación del agua freática en los suelos de los cafetales con uso intenso de fertilizantes y pesticidas.

### ***Especies arvenses o malezas***

La selección y el manejo adecuados de especies de sombra permanente pueden reducir de forma considerable la necesidad de mano de obra para el control de especies arvenses o malezas (Maestri *et al.*, 2001). El sombrío puede sustituir la composición de las especies invasoras permitiendo la propagación de especies menos agresivas (arvenses de hojas anchas), lo que reporta un cambio económico de considerable importancia, aunque la producción total de biomasa por esas invasoras sea constante (Beer *et al.*, 1998). El crecimiento de malezas en plantaciones de café, especialmente gramíneas agresivas que demandan alta intensidad luminosa, fue virtualmente eliminado por encima del 40% con el sombrío homogéneo de la plantación (Muschler, 1997). Por lo tanto, la disminución de costos debido a la reducción de arvenses equivale al doble de los costos que ocasionan dos podas anuales sobre las especies de sombrío.

### ***Zona de tampón agroforestal y conservación de la biodiversidad***

En términos de su arquitectura y ecología, muchas plantaciones de café sombreado (que pueden tener una diversidad de más de 50 especies arbóreas) pueden presentar semejanzas con zonas de montaña o bosques naturales más que la mayoría de otros sistemas agrícolas (Beer *et al.*, 1998). En ese contexto, plantaciones de café sombreado en México son ejemplo de ambientes comparativamente favorables con los refugios forestales naturales de diversas aves migratorias. Esos sistemas agroforestales tienen también un alto potencial de refugio para la biodiversidad, particularmente en áreas degradadas, así como para constituir el ‘tampón’ de las zonas de manejo de biodiversidad. Cuando se usan especies nativas como árboles de sombra en ‘zonas de tampón’ puede mantenerse un gran *pool* genético, lo que sólo es posible en áreas de protección ambiental (Beer *et al.*, 1998).

### ***Productividad de árboles de sombra***

Los árboles de sombra productores de madera ocasionan costos de producción bajos y por eso se consideran

opciones económicamente viables para su asocio en sistemas agroforestales (Martínez *et al.*, 2004). Alternativamente, la utilización de árboles frutales, o de especies que puedan ser utilizadas para la producción de combustible (carbón vegetal), constituyen una opción en comparación con algunos árboles de la familia de las leguminosas habitualmente usados como sombrío en plantaciones de café.

En Costa Rica, Somarriva y Beer (1987) estimaron que la producción de madera a partir de 100 árboles de *Cordia alliodora*, en asocio con la plantaciones de café, oscilaba entre 4 y 6 m<sup>3</sup> · ha<sup>-1</sup> · año<sup>-1</sup>. El valor agregado derivado de esta producción ‘accesoria’ de madera podría compensar la reducción en la productividad de la plantación de café (causada por el sombrío y/o por la reducción en el número de plantas de café por hectárea) en más del 17%; ese porcentaje aumenta al 33% cuando los precios del café en el mercado se sitúan en valores intermedios (Somarriva y Beer, 1987). Sin embargo, debe destacarse que los datos citados se obtuvieron en áreas de baja altitud y con precipitación relativamente alta a lo largo del año, lo cual disminuye la competencia por agua y nutrientes entre los árboles maderables y la plantación de café.

La mayor problemática en cuanto al asocio entre café y árboles productores de madera se refiere al corte de los árboles y la extracción de la madera que puede dañar físicamente la plantación. Entretanto, dependiendo de la especie arbórea adoptada, tal problemática puede ser minimizada. Por ejemplo, el corte de 29 árboles de *C. alliodora* en plantaciones de café en la zona tropical húmeda de Turrialba, Costa Rica, resultó en daños severos a la plantación con una extensión de 9%, mientras que el 91% restantes de las plantas apenas fueron levemente afectadas, principalmente por la copa de los árboles (Somarriva, 1992). Por lo tanto, las dimensiones de la copa y sus características morfológicas constituyen importantes criterios a ser observados para una buena selección de la especie arbórea que será utilizada para el asocio con el cafetal. Además, los perjuicios generados por el eventual derribo de los árboles en el sistema agroforestal puede ser minimizado, programándose el corte de los árboles durante períodos de quiescencia de la plantación, o en períodos de baja productividad o, aún, cuando los precios del café estuvieran en baja en el mercado. De modo general, aunque el corte de los árboles puede resultar nocivo por el daño físico que sufre la plantación de café, los costos con reparos a la plantación afectada son bajos y promueven sólo pequeñas reducciones en la producción de café, siendo fácilmente

compensados por la ganancia adicional derivada de la venta de la madera obtenida; se justifica así la utilización de especies arbóreas en asocio con plantaciones de café en sistemas agroforestales.

También es muy común en sistemas agroforestales con café el uso de especies frutales y productoras de leña para producción de carbón vegetal. Por ejemplo, el asocio de café con naranja y plátano (productoras de frutos de valor económico agregado) o con las especies productoras de leña *Mimosa scabrella*, *Inga densiflora* o *Glicidida sepium* (Beer *et al.*, 1998).

### **Arborización y economía hídrica**

Existe evidencia en la literatura que indica que la transpiración del café se ve significativamente reducida cuando crece bajo arborización/sombrío. Carelli *et al.* (2000) estimaron, sin irrigación, una reducción en la transpiración total de 27% y 47% en cafetales cultivados en arreglos con 50% y 70% de sombrío artificial, respectivamente; por otro lado, la transpiración disminuyó 60% y 84% bajo pleno riego.

En estudios realizados en México, Jiménez y Golberg (1982) estimaron una evapotranspiración anual de 1.327 mm para *Coffea arabica* en monocultivo, valor que disminuyó a 1.052 mm cuando el café fue sombreado con varias especies arbóreas, e incluso presentó valores de 703 mm cuando fue sombreado por *Inga sp.* Al contrario, Bastias *et al.* (1999) no observaron diferencias en el contenido relativo de agua en las plantas cultivadas bajo diferentes grados de arborización o sombrío en relación con el de las plantas cultivadas a pleno sol, lo cual indica que la arborización no afectó adversamente el *status* hídrico de las plantas. Es muy interesante resaltar que la utilización de árboles con sistema radicular profundo, como el de la *Grevillea robusta*, puede aumentar la disponibilidad hídrica en el suelo después de largos períodos secos en las capas superficiales del suelo (Miguel *et al.*, 1995). Es importante enfatizar que el uso de especies arbóreas con sistema radicular poco profundo puede ocasionar considerable competencia por agua y nutrientes, lo cual limita el éxito de los cafetales arborizados, especialmente en regiones con períodos secos prolongados.

Por tanto, en la planeación de un cultivo de café con sombrío, es crucial la correcta o adecuada selección del asocio de especies para la arborización, así como las evaluaciones de la densidad de la plantación, del tipo de

suelo, de los regímenes térmico e hídrico, entre otros aspectos. La arborización del café parece ser viable en la medida en que reduzca la velocidad del viento y la temperatura e incremente la *HR* (Barradas y Fanjul, 1986; Caramori *et al.*, 1995; Fanjul *et al.*, 1985); disminuye así mismo, las pérdidas de agua por la transpiración excesiva y mejora la economía hídrica de la plantación.

### **Comportamiento estomático y fotosíntesis**

La arborización o sombrío, como ya se ha discutido, puede favorecer el intercambio gaseoso y el desempeño fisiológico del cafeto. Bajo esas condiciones, la reducción de la temperatura del aire y también del follaje, además de la reducción de la velocidad del viento y el aumento de *HR*, ocasionan una disminución substancial del déficit de presión de vapor (*DPV*) e igualmente de la tasa de pérdida de agua por transpiración. En ese contexto, el gradiente absoluto de presión de vapor entre los espacios internos de la hoja y el aire adyacente disminuye y la transpiración pasa a depender mucho más de la resistencia del aire y menos de la resistencia estomática. En otras palabras, el ingreso de  $\text{CO}_2$ , en la medida en que los estomas permanecen abiertos, no es acompañado directa y efectivamente por la pérdida de vapor de agua, puesto que la resistencia del aire sobrepasa a la de los estomas. Esto provoca el incremento en la eficiencia del uso del agua en las plantas, siendo una ventaja para las plantaciones de café ubicadas en zonas con períodos relativamente largos de sequía, con alta demanda evaporativa o ambas, ya que pueden incrementar su productividad y longevidad (DaMatta, 2003; DaMatta y Rena, 2002).

De modo general, los estomas del cafeto responden fuertemente a la demanda evaporativa de la atmósfera, lo cual se traduce en una reducción significativa de la conductancia estomática (*g*) en la medida en que el aire se torne más seco (Barros *et al.*, 1997; DaMatta y Ramalho, 2006; Gutiérrez *et al.*, 1994; Nunes, 1988; Pinheiro *et al.*, 2005; Tausend *et al.*, 2000). En las horas del día en donde se registra alta temperatura del aire y la *HR* es mayor, como ocurre en las plantaciones arborizadas, puede observarse mayor abertura estomática, especialmente cuando el suministro o la disponibilidad de agua no es limitante (Teshu y Kumar, 1978). De ese modo, el estoma del cafeto puede responder a las variaciones en la demanda evaporativa de forma independiente del *status* hídrico foliar. De cualquier modo, la alta sensibilidad de los estomas del cafeto a la *HR* y a la reducción de la disponibilidad hídrica en el suelo, pueden ocasionar

nar una restricción significativa en la producción, especialmente en zonas con períodos de sequía prolongados y demanda evaporativa alta. Por lo tanto, en plantaciones de café ubicadas en regiones que poseen ese tipo de microclimas, el riego puede ser poco satisfactorio en ausencia de arborización. Además, una apropiada densidad de árboles por unidad de área, sembrados con el objeto de mejorar las condiciones microclimáticas, puede favorecer el intercambio gaseoso foliar y atenuar los efectos adversos de la demanda evaporativa de la atmósfera, ofreciendo como resultado un incremento en la eficiencia en el uso del agua de la plantación (DaMatta y Ramalho, 2006).

En plantaciones de café cultivadas con niveles de irradianza baja o relativamente baja es común observar respuestas de plantas con adaptaciones a ambientes sombreados, por ejemplo: punto de compensación de luz bajo (Rena *et al.*, 1994), aumento del área foliar específica, reducción en el grosor de la cutícula, reducción en el punto de saturación luminosa, aumento en el número de *grana* y de tilacoides por *granum* en los cloroplastos (Fahl *et al.*, 1994; Voltan *et al.*, 1992), reducción de la actividad y cantidad de la enzima ribulose-1,5-bis-fosfato carboxilasa oxigenasa (Kanечи *et al.*, 1996; Ramalho *et al.*, 1999) y alteración en el ángulo de inserción de las hojas para incrementar la interceptación de la irradianza por el dosel foliar (DaMatta, 2004). Sin embargo, el café puede aclimatarse a irradianza plena o disponibilidad de luz alta, a pesar de los daños foto-oxidativos observados que pueden ocurrir en el follaje de las plantas cuando son transferidas de un ambiente sombreado a uno con plena exposición solar (DaMatta y Ramalho, 2006).

En general, la fotosíntesis observada en diversas especies leñosas perennes, incluyendo al café, ha sido obtenida en plantas jóvenes que crecen en materas bajo condiciones de invernadero o laboratorio, registrándose valores muy bajos con relación a los obtenidos en campo para un determinado valor de  $g_s$ , en donde la tasa de fotosíntesis neta ( $A$ ) muy escasamente sobrepasa valores de  $12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  (DaMatta y Rodríguez-López, 2005). Sin embargo, el proceso de aclimatación fotosintética en plantaciones de café a plena exposición solar o irradianza alta está estrechamente relacionado y es dependiente de la disponibilidad de nitrógeno para las plantas, lo que explica la alta demanda por ese elemento en comparación con plantaciones bajo sombrío o arborizadas (Carvajal, 1984). Además, parece que no se presentan diferencias entre la capacidad de disipación térmica (o no fotoquímica) del exceso de energía

de excitación (hasta  $1.500 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de fotones) al comparar las hojas de café a pleno sol o bajo 50% de sombrío (DaMatta, 2004). Por lo tanto, una vez se alcanza el punto de saturación ( $600 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de fotones en hojas expuestas), la fotosíntesis continúa sin reducciones substanciales hasta cerca de  $1.020 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de fotones (Kumar y Tieszen, 1980) o  $1.400 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de fotones (Ramalho *et al.*, 2000). Lo anterior sugiere que, el café posee mecanismos para disipar, térmicamente o mediante mecanismos no fotoquímicos, el exceso de energía incidente sobre el dosel foliar, lo cual indica que esta especie puede responder de manera flexible a las variaciones de la irradiancia. Por lo tanto, es inadecuado clasificar al café como una especie típica de sombra, pero sí se le puede denominar como una especie facultativa de sombra o como una especie con una plasticidad relativamente elevada de su aparato fotosintético a los cambios de la irradianza (DaMatta y Rena, 2002; DaMatta, 2004).

En café, la  $A$  es usualmente menor bajo condiciones de sombrío que a pleno sol. En la mayoría de los trabajos en donde se reporta una menor  $A$  bajo condiciones de pleno sol que bajo sombrío, una menor  $g_s$  parece explicar, en parte, esas observaciones. De hecho, según DaMatta (2004), a pleno sol la fotosíntesis puede verse limitada significativamente por bajos valores de  $g_s$ .

En regiones en donde se presentan temperaturas medias anuales relativamente elevadas, el sombrío de las plantaciones de café es una práctica común, como ocurre en América Central. Lo anterior, podría explicarse por cuanto a temperaturas mayores de  $24^\circ\text{C}$  la fotosíntesis neta en *C. arabica* decrece progresivamente, hasta alcanzar valores próximos a cero cuando la temperatura llega a  $34^\circ\text{C}$  (Maestri y Barros, 1977).

Para algunos investigadores la temperatura elevada es el principal factor ambiental involucrado en la limitación de la producción y acumulación de biomasa seca en café, en la medida en que provocaría fuertes aumentos en la resistencia difusiva total de las hojas (Bierhuizen *et al.*, 1969; Heath y Orchard, 1957; Nunes *et al.*, 1968). Sin embargo, recientemente ha sido observado que valores en la  $A$  hasta de  $11-12 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de  $\text{CO}_2$  cuando la temperatura foliar registra valores de  $32-34^\circ\text{C}$ , presentado valores de  $g_s$  relativamente elevados, superiores a  $25 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  de fotones (Carelli *et al.*, 1999; Silva *et al.*, 2004). Además, bajo condiciones controladas con suministro de  $\text{CO}_2$  y luz saturantes, la tasa de fotosíntesis potencial máxima se alcanza a temperaturas de  $35^\circ\text{C}$  o

ligeramente superiores. Por lo tanto, eliminando las restricciones impuestas a la difusión de  $\text{CO}_2$ , con valores de  $g_s$  no limitantes, la  $A$  parece mantenerse elevada, independientemente de que la temperatura presente valores superiores a  $30^\circ\text{C}$  (DaMatta, 2004).

De otro lado, existen evidencias consistentes que demuestran que el  $DPV$  y no la temperatura *per se*, está más directamente relacionado o es responsable del cierre estomático que disminuye, la fotosíntesis. No obstante, el cierre estomático como respuesta al aumento en el  $DPV$ , puede provocar aumentos adicionales en la temperatura foliar, por cuanto el flujo de calor latente es reducido, a través del proceso transpiratorio. En ese contexto, la  $A$  puede verse reducida en función de limitaciones estomáticas, aumento substancial de la tasa respiratoria y fotorespiratoria, que incrementan aún más la tasa fotosintética. Además, la posibilidad de ocurrencia de daños sobre el aparato fotosintético es más fuerte a causa de temperaturas elevadas (DaMatta, 2004; DaMatta y Ramalho, 2006).

### La arborización y la producción

Existe una gran controversia acerca de los efectos presumiblemente positivos de la arborización sobre la producción del café. En la literatura se encuentran muchos ejemplos en donde resultados experimentales presentan incrementos, reducciones o ninguna variación en el rendimiento y producción de las plantaciones de café, en función de la arborización o sombrío (Beer *et al.*, 1998; DaMatta, 2004). Sin embargo, bajo condiciones ambientales óptimas y utilización intensiva de insumos (fertilización, riego etc.), plantaciones a pleno sol frecuentemente presentan mayor rendimiento y productividad cuando son comparadas con plantaciones bajo sombrío (DaMatta, 2004; Muschler, 1997). Tres factores pueden ser considerados, al menos teóricamente, para explicar que la producción se reduzca en la medida en que se incrementa la arborización o el sombrío en las plantaciones de café: a) menor asimilación de carbono por la planta entera bajo condiciones de arborización excesiva, b) mayor estímulo de la emisión de yemas vegetativas y reducción de la formación de yemas florales y c) reducción del número de nudos producidos en las ramas (Cannell, 1975). Considerándose que el número de nudos formados sea el principal componente de la producción de café, se puede presumir que, aumentando el sombrío, la producción se reducirá en función del menor número de nudos formados y la disminución del número de botones florales por nudo (Castillo y López, 1966; Montoya *et al.*, 1961).

Los factores claves para decidirse sobre el empleo o no de la arborización pueden ser divididos en tres grupos: a) objetivo(s) de la producción, b) características ambientales y c) nivel y calidad de los insumos disponibles para mejorar las condiciones ambientales para el café (Muschler, 1997). De esa manera, cuando el objetivo es producir café y, paralelamente, mantener la estabilidad de la producción, la biodiversidad y la conservación de los recursos naturales, o cuando se busca producir café orgánico o certificado, o aún cuando se desea la obtención de productos adicionales (por ejemplo, madera, frutos etc.), la arborización es recomendada. Considerando las zonas o regiones marginales, de suelos pobres y con pendientes acentuadas, sujetos a estreses microclimáticos como una baja disponibilidad hídrica y vientos fuertes, el empleo de la arborización puede ser muy ventajoso. En una situación opuesta, con plantaciones creciendo a pleno sol serían más recomendadas. Además, si hay disponibilidad de insumos químicos (fertilizantes, herbicidas, entre otros), de irrigación y de variedades seleccionadas, altamente productivas, las plantaciones a pleno sol deben superar a aquellas plantaciones con sombrío (DaMatta y Rena, 2002; Muschler, 1997). El análisis concomitante de esos factores deberá, por lo tanto, indicar el camino a tener en cuenta por los agricultores y asistentes técnicos.

Muschler (1997) desarrolló un modelo hipotético para *C. arabica* basado en experimentos de larga duración en diferentes ambientes de Costa Rica, en donde convergen respuestas aparentemente contradictorias a la arborización o sombrío, considerándolas conforme a las características particulares de cada localidad. En ese modelo, la producción de café fue evaluada en función de la altitud. En los suelos sin limitaciones hídricas y nutricionales, las mayores producciones se presentarían en plantaciones a pleno sol en la franja ideal de altitud. Fuera de esa franja altitudinal, la producción puede verse reducida significativamente como respuesta a las altas temperaturas en las zonas o regiones de altitudes bajas, o en respuesta a la baja temperatura y posiblemente a los daños causados por el viento, en altitudes elevadas. En esas condiciones sub-óptimas, la arborización podría atenuar los extremos microclimáticos y, de ese modo, incrementar la producción con relación a la de los cafetales a pleno sol. Además, el modelo de Muschler presentó que, en suelos con limitaciones nutricionales o con baja capacidad de almacenamiento de agua, la ventaja del potencial productivo de los cafetales a pleno sol en relación a los arborizados o sombreados decrecería, en cualquier altitud, particularmente, en las regiones de altitudes extremas.



De otra parte, la arborización puede reducir significativamente las variaciones bienales de la producción del café. El café produce pocas flores en su ambiente nativo sombreado y, por lo tanto, no desarrolló a lo largo de su evolución mecanismos para mantener una carga de frutos balanceada con buena disponibilidad de carbohidratos y de minerales (Cannell, 1985). De esa manera, el cafeto parece haber tenido una evolución en el sentido de llenar rápidamente todos los frutos formados después de la fase de expansión. Por lo tanto, las causas del incremento en la producción en cafetales a plena exposición solar se pueden explicar por el aumento de la iniciación floral, la baja capacidad de remoción natural de parte de los frutos y la fuerza de los vertederos, especialmente, los endospermos de las semillas, en vez de una reducción de la tasa fotosintética *per se*. Así mismo, el incremento de la producción puede llevar a un gasto de las reservas de las plantas de café, comprometiendo fuertemente el crecimiento y la producción de la cosecha del año siguiente; este proceso de baja producción al año siguiente permite la recuperación de las reservas del sistema tallo-raíz y de la tasa de crecimiento, proporcionando nuevamente condiciones adecuadas para otra carga pesada de frutos en el ciclo siguiente de producción. Como consecuencia, las plantaciones de café a pleno sol producen irregularmente y, bajo condiciones adecuadas de cultivo, como las mencionadas anteriormente, esa irregularidad sigue a menudo un patrón bienal. En el caso de que la sobrecarga de frutos sea asociada a la sequía de yemas apicales, que inevitablemente es precedida por la muerte de raíces absorbentes, después de ciclos sucesivos de bienalidad, el cafetal sufre un marcado agotamiento, disminuyendo su vida productiva. En ese contexto, el sombrero, al permitir una reducción de la emisión de botones florales, regula las fluctuaciones bienales de la producción, evitando superproducciones y disminuyendo el agotamiento de la planta, permitiéndole rendimientos de grano satisfactorios por mucho más tiempo. En términos económicos, mayor número de cosechas podría perfectamente compensar, dentro de ciertos límites, menores producciones medias por cosecha en aquellas regiones en donde los cafetales a pleno sol produzcan más por cosecha que los cafetales arborizados (DaMatta y Rena, 2002).

Cuando la irradiancia incidente sobre las hojas supera a aquella necesaria para la saturación de la fotosíntesis se produce un exceso de energía de excitación que necesita ser disipado para evitar que ocasione daños foto-oxidativos. Plantaciones de café a pleno sol bien fertilizadas deben disipar satisfactoriamente el exceso de energía que

reciben y, por lo tanto, evitar daños foto-oxidativos, que en el caso que se presenten, deben afectar muy poco la producción del cafetal. De otro lado, bajo ciertas condiciones, los mecanismos de defensa de la planta pueden no ser suficientes para disipar el exceso de energía y, en ese caso, la ocurrencia de fotodaños puede ser bastante notoria. De ese modo, entre algunas de las características comúnmente observadas en las plantaciones bajo esas condiciones se destacan la inadecuada fertilización, especialmente de nitrógeno y de potasio; una carga pesada de frutos, la cual es común en espaciamientos amplios entre plantas; déficit hídrico, temperaturas bajas, especialmente durante el periodo nocturno, seguida de días con intensidad de radiación alta; o cualquier otro factor que lleve al agotamiento de las plantas. Esos factores pueden actuar en sinergismo o no, produciendo una secuencia de eventos potencialmente catastrófica, especialmente en cafetales que reciben la radiación solar de la tarde. Como consecuencia, pueden ser fácilmente observados daños foto-oxidativos que culminan con la caída de las hojas expuestas (DaMatta y Rena, 2002). En ese escenario, no solamente las hojas más expuestas, sino también las hojas ubicadas en la zona interna de la copa del árbol, pueden recibir un exceso de irradiancia, superior a la requerida para saturar a la fotosíntesis, lo que puede provocar caída excesiva del follaje. En muchos casos, los ramos pueden sufrir una deshidratación severa o presentar una reducción en su crecimiento, lo que puede provocar la disminución de la producción en la cosecha siguiente. Por lo tanto, la arborización o sombrero en ese contexto puede minimizar significativamente la ocurrencia de daños foto-oxidativos. Esto puede explicar, por lo menos en parte, el porqué la arborización puede ser más eficiente para mantener el vigor de las plantaciones de café en regiones marginales o bajo condiciones sub-óptimas de cultivo (DaMatta, 2004).

Los efectos de la arborización sobre la producción del café son difíciles de caracterizar, en la medida en que, casi siempre, los trabajos omiten datos importantes o no los cuantifican, tales como intensidad y calidad de la irradiancia que alcanza la copa de los árboles, las fluctuaciones diarias y estacionales de la temperatura y la HR, la nutrición y las condiciones pormenorizadas de manejo impuestas al cafetal. De ese modo, las comparaciones entre diferentes experimentos, cuando es posible, son ordinariamente tenues. Es importante destacar que, aunque en muchos casos en que se comparan las producciones de cafetales sombreados y a pleno sol, una eventual mayor producción de los cafetales sombreados puede ocurrir en las primeras cosechas, hecho que no

siempre se sustenta, en la medida en que se evalúan las cosechas subsecuentes (DaMatta y Rena, 2002).

## Conclusiones y perspectivas

Aparentemente, cuanto más marginal sea la región productora para la caficultura, mayores serían los beneficios de la arborización para el cafetal. Se puede considerar que la ventaja potencial de las plantaciones de café a pleno sol comparada con las plantaciones arborizadas o bajo sombrío, en términos de producción, puede depender de: a) las condiciones edafo-climáticas óptimas o más apropiadas para la caficultura; y b) una o dos décadas de producción; luego, la degradación del ambiente, especialmente vía erosión del suelo y residuos de pesticidas, pueden reducir seriamente la productividad y la calidad del ambiente (Beer *et al.*, 1998; DaMatta y Rena, 2002).

Además, es importante destacar que, en un escenario de acelerado cambio climático global –caracterizado por la reducción de la disponibilidad del agua y el incremento de la temperatura–, no debemos desconocer que la economía cafetera requiere una mayor exploración y búsqueda de genotipos con mayor rendimiento, que posean tolerancia o resistencia a diversos retos abióticos y una gran plasticidad fenotípica que les permitan tener un alto desempeño, tanto en regiones con las condiciones óptimas, como en ambientes marginales del Neotrópico. Además, deben ser exploradas estrategias de producción con el uso de especies adecuadas para el sombrío, cuando sea necesario, que permita una producción sostenible y competitiva del café que favorezca la productividad y rentabilidad del sistema productivo en el Neotrópico y, particularmente, en Colombia.

## Agradecimientos

Fabio M. DaMatta agradece a la Federación de Estudiantes de Agronomía de Colombia por la invitación para participar en el III Congreso Nacional de Estudiantes de Agronomía y Ciencias Afines. Nelson Rodríguez-López agradece el apoyo y colaboración a la Vicerrectoría de Investigación y Extensión de la Universidad Industrial de Santander. Los autores agradecen a los árbitros de este trabajo por sus aportes y observaciones al manuscrito.

## Literatura citada

Araya, M. 1994. Distribución y niveles poblacionales de *Meloidogyne spp.* y *Pratylenchus spp.* en ocho cantones productores de café en Costa Rica. *Agronomía Costarricense* 18, 183-187.

- Baber, L.I. y D.R. Zak. 1994. Nitrogen cycling in coffee agroecosystems in Costa Rica. Leaching and denitrification in the presence and absence of shade trees. *Agric. Ecosystems. Environ.* 48, 107-113.
- Barradas, V.L. y L.Fanjul.1986. Microclimatic characterization of shaded and open grown coffee (*Coffea arabica*) plantations in Mexico. *Agric. Forest Meteorol.* 38, 101-112.
- Barros, R.S., J.W.S. Mota, F.M. DaMatta y M. Maestri. 1997. Decline of vegetative growth in *Coffea arabica* L. in relation to leaf temperature, water potential and stomatal conductance. *Field Crops Res.* 54, 65-72.
- Bastias, M.E., A.H.Escobar, H.J Delatorre y I.L. Tapia, 1999. Physiological and hydric aspects of coffee plants (*Coffea arabica* L.) grown in Arica Azapa Valley. *Idesia* 16, 29-37.
- Beer, J., R. Muschler, D. Kass y E. Somarriba. 1998. Shade management in coffee and cacao plantations. *Agroforestry Systems* 38, 139-164.
- Bierhuizen, J.F., M.A. Nunes y C. Ploegman. 1969. Studies on productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration. *Acta Bot. Neerl.* 18, 367-374.
- Camargo, A.P. 1990. A arborização como meio de reduzir as adversidades climáticas e promover a sustentação da cafeicultura. En: *Anais do XVI Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeteiras, Espírito Santo do Pinhal (SP)*. Rio de Janeiro, Instituto Brasileiro do Café. pp. 6-7.
- Cannell, M.G.R. 1975. Crop physiological aspects of coffee bean yield: a review. *J. Coffee Res.* 5, 7-20.
- Cannell, M.G.R. 1985. Physiology of coffee crop. En: Clifford, M.N., Willson, K.C. (eds.). *Coffee, botany, biochemistry and production of beans and beverage*. Croom Helm, London. pp. 108-134.
- Caramori, P.H., C.A.Kathounian, H. Morais, A.C.Leal, R.G Hugo y A. Androcioli-Filho. 2004. Arborização de cafezais e aspectos climatológicos. En: Matsumoto, S.N. (eds.). *Arborização de Cafezais no Brasil*. Edições UESB, Vitória da Conquista. pp. 19-42.
- Caramori, P.H., A. Androcioli-Filho y A. Bagio. 1995. Arborização do cafezal com *Grevillea robusta* no norte do estado do Paraná. *Arquivos de Biologia e Tecnologia* 38, 1031-1037.
- Caramori, P.H., J.C. Ometto, N.A. Nova y J.D. Costa. 1986. Efeitos do vento sobre mudas de cafeeiro Mundo Novo e Catuaí Vermelho. *Pesquisa Agropecuária Brasileira* 21, 1113-1118.
- Carelli, M.L.C., J.I. Fahl, P.C.O.Trivelin; R.B. Queiroz-Voltan.1999. Carbon isotope discrimination and gas exchange in *Coffea* species grown under different irradiance regimes. *Braz. J. Plant Physiol.* 11, 63-68.
- Carelli, M.L.C., J.I. Fahl, J.R.M. Pezzopane y E.L. Alfonsi;R. Magossi.2000. Densidade de fluxo de seiva em plantas de café (*Coffea arabica* L.) em diferentes regimes de água e de irradiância. En: *I Simpósio de Pesquisa de Cafés do Brasil*. Poços de Caldas, EMBRAPA Café. pp. 42-45.
- Carvajal, J.F., 1984. Cafeto, cultivo y fertilización. Instituto Internacional de la Potassa, Berna.
- Cardona-Calle, D.A. y S. Sadeghian. 2005. Beneficios del sombrío de guamo en suelo cafeteros. *Avances Técnicos Cenicafé* 335, 1-5.
- Castillo, Z.J. y A.R. López.1966. Nota sobre el efecto de la intensidad de la luz en la floración del café. *Cenicafé* 17, 51-60.
- Cuenca, G., J. Aranguren y R. Herrera. 1983. Root growth and litter decomposition in a coffee plantation under shade trees. *Plant and Soil* 71, 477-486.

- DaMatta, F.M. 2004. Ecophysiological constraints on the production of shaded and unshaded coffee: a review. *Field Crops Res.* 86, 99-114.
- DaMatta, F.M. 2003. Drought as a multidimensional stress affecting photosynthesis in tropical tree crops. En: Hemantaranjan, A. (ed.). *Adv. Plant Physiol.* 5, 227-265.
- DaMatta, F.M. y J.D.C. Ramalho. 2006. Impacts of drought and temperature stress on coffee physiology and production: a review. *Braz. J. Plant Physiol.* 1, 55-81.
- DaMatta, F.M. y A.B. Rena. 2002. Ecofisiologia de cafezais sombreados e a pleno sol. En: Zambolim, L. (ed.). *O estado da arte de tecnologias na produção de café.* Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. pp. 93-135.
- DaMatta, F.M. y N.F. Rodríguez-López. 2005. Fotosíntesis, distribución y asignación de asimilados en plantas leñosas perennes. *Revista Comalfi* 32 (1), 35-42.
- Fahl, J.I., M.L.C. Carelli, J. Vega y A.C. Magalhães. 1994. Nitrogen and irradiance levels affecting net photosynthesis and growth of young coffee plants (*Coffea arabica* L.). *J. Hort. Sci.* 69, 161-169.
- Fanjul, L., R. Arreola-R. y M.P. Mendez-C. 1985. Stomatal responses to environmental variables in shade and sun grown coffee plants in Mexico. *Expt. Agr.* 21, 249-258.
- Fournier, L.A. 1988. El cultivo del café (*Coffea arabica* L.) al sol o a la sombra: un enfoque agronómico y ecofisiológico. *Agron. Costarricense* 12, 131-146.
- Gutiérrez, M.V., F.C. Meinzer y D.A. Grantz. 1994. Regulation of transpiration in coffee hedgerows: Covariation of environmental variables and apparent responses of stomata to wind and humidity. *Plant Cell Environ.* 17, 1305-1313.
- Heath, O.V.S. y B. Orchard. 1957. Midday closure of stomata. Temperature effects on the minimum intercellular space carbon dioxide concentration "T". *Nature* 180, 180-182.
- Jiménez-A., E. y D. Golberg. 1982. Estudios ecológicos del agroecosistema cafetalero. III. Efecto de diferentes estructuras vegetales sobre el balance hídrico del cafetal. En: Jiménez, E. y A. Gómez (eds.). *Estudios Ecológicos en Agroecosistema Cafetalero.* Ciudad de México, Editora Continental. pp. 39-54.
- Kanechi, M., N.U. Uchida, T. Yasuda y T. Yamaguchi. 1996. Non-stomatal inhibition associated with inactivation of Rubisco in dehydrated coffee leaves under unshaded and shaded conditions. *Plant Cell Physiol.* 37, 455-460.
- Kumar, D. y L.L. Tieszen. 1980. Photosynthesis in *Coffea arabica*. I. Effects of light and temperature. *Expt. Agric.* 16, 13-19.
- Kursten, E. y P. Burschel. 1993. CO<sub>2</sub> mitigation by agroforestry. *Water, Air and Soil Pollution* 70, 533-544.
- Maestri, M. y R.S. Barros. 1977. Coffee. En: Alvim, P.T. y T.T. Kozlowski (eds.). *Ecophysiology of tropical crops.* Academic Press. New York. pp. 249-278.
- Maestri, M., R.S. Barros y A.B. Rena. 2001. Coffee. En: Last, F.T. (ed.). *Tree crop ecosystems.* Elsevier, Amsterdam. pp. 339-360.
- Martínez, H.P.; R.H.S. Santos, Y.P. Neves y C. Jaramillo-Botero. 2004. Arborização de cafezais nas regiões sudeste e sul. En: Matsumoto, S.N. (ed.). *Arborização de Cafezais no Brasil.* Edições UESB, Vitória da Conquista. pp. 167-195.
- Miguel, A.E., J.B. Matiello, A.P. Camargo, S.R. Almeida y S.R. Guimarães. 1995. Efeitos da arborização de cafezal com *Grevillea robusta* nas temperaturas do ar e umidade do solo. En: *Anais do XXI Congresso Brasileiro de Pesquisas Cafeeiras, Caxambu, MARA/PROCAFÉ.* pp. 55-60.
- Montoya, L.A., P.G. Sylvain y R. Umaña. 1961. Effect of light intensity and nitrogen fertilization upon growth differentiation balance in *Coffea arabica* L. *Coffee* 3, 97-104.
- Muschler, R. 1997. Shade or sun for ecologically sustainable coffee production: a summary of environmental key factors. En: *III Semana Científica del Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza (CATIE).* Turrialba. pp. 109-112.
- Nunes, M.A. 1988. Environmental effects of stomatal and mesophyll regulation of photosynthesis in coffee leaves. *Photosynthetic* 22, 547-553.
- Nunes, M.A., J.F. Bierhuizen y C. Ploegman. 1968. Studies on productivity of coffee. I. Effect of light, temperature and CO<sub>2</sub> concentration on photosynthesis of *Coffea arabica*. *Acta Bot. Neerl.* 17, 93-102.
- Pinheiro, H.A., F.M. DaMatta, A.R.M. Chaves, M.E. Loureiro y C. Ducatti. 2005. Drought tolerance is associated with rooting depth and stomatal control of water use in clones of *Coffea canephora*. *Ann. Bot.* 96, 101-108.
- Ramalho, J.D.C., P.S. Campos, V.L. Quartín, M.J. Silva y M.A. Nunes. 1999. High irradiance impairments on photosynthetic electron transport, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase and N assimilation as a function of N availability in *Coffea arabica* L. plants. *J. Plant Physiol.* 154, 319-326.
- Ramalho, J.C., T.L. Pons, H.W. Groenvelde, H.G. Azinheira y M.A. Nunes. 2000. Photosynthetic acclimation to high light conditions in mature leaves of *Coffea arabica* L.: role of xanthophylls, quenching mechanisms and nitrogen nutrition. *Aust. J. Plant Physiol.* 27, 43-51.
- Rena, A.B., R.S. Barros, M. Maestri y M.R. Söndahl. 1994. Coffee. En: Schaffer, B. y P.C. Andersen, (eds.). *Handbook of environmental physiology of tropical fruit crops: Sub-tropical and tropical crops.* Vol. II. CRC Press, Boca Raton. pp. 101-122.
- Silva E.A., F.M. DaMatta., C. Ducatti, A. J. Regazzi y R.S. Barros. 2004. Seasonal changes in vegetative growth and photosynthesis of Arabica coffee trees. *Field Crops Res.* 89, 349-357.
- Reynolds, J.S. 1991. Soil nitrogen dynamics in relation to groundwater contamination in the Valle Central, Costa Rica. PhD Thesis, University of Michigan, MI.
- Somarriba, E. 1992. Timber harvest, damage to crop plants and yield reduction in two Costa Rica in coffee plantations with *Cordia alliodora* shade trees. *Agroforestry Systems* 18, 69-82.
- Somarriba, E. y J. Beer. 1987. Dimensions, volumes and growth of *Cordia alliodora* in agroforestry systems. *For. Ecol. Mgt.* 18, 113-126.
- Tausend, P.C., F.C. Meinzer y G. Goldstein. 2000. Control of transpiration in three coffee cultivars: the role of hydraulic and crown architecture. *Trees* 14, 181-190.
- Tesha, A.J. y D. Kumar. 1978. Some aspects of stomatal behaviour in *Coffea arabica* L. I. Effects of soil moisture, soil nitrogen and potassium, and air humidity. *Kenya Coffee* 43, 339-343.
- Zamora, G. y B. Soto. 1976. Árboles usados como sombra para café y cacao. *Revista Cafetalera (Guatemala)*, oct-nov. pp. 27-32.
- Volcan, R.B.Q., J.I. Fahl y M.L.C. Carelli. 1992. Variação na anatomia foliar de cafeeiros submetidos a diferentes intensidades luminosas. *Rev. Bras. Fisiol. Veg.* 4, 99-105.