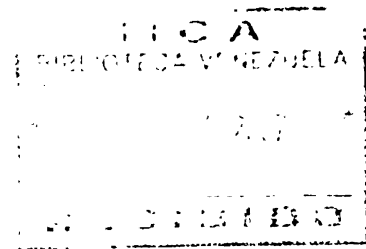


TECA-CIDIA

**PROGRAMA COOPERATIVO PARA LA PROTECCION Y  
MODERNIZACION DE LA CAFICULTURA EN  
MEXICO, CENTRO AMERICA Y PANAMA**

**PROMECAFE**



**ECOFISIOLOGIA DE CULTIVOS TROPICALES  
CAFE**

**Moacyr Maestri  
Raimundo Santos Barros**



**ZONA NORTE  
1981**

**0000406**

Translated, by permission, from *Ecophysiology of Tropical Crops*. Chapter 9, *Coffee* pp. 249-278. Ed. P. de T. Alvim e T. T. Kozlowski. Academic Press, Inc. New York. 1977  
507 p.

Traducción del Capítulo 9, *Coffee*, del libro *Ecophysiology of Tropical Crops*. Ed. P. de T. Alvim e T. T. Kozlowski. Con permiso de la Academic Press, Inc., del editor principal y de los autores. PROMECAFE agradece dicha autorización.



# ECOFISIOLOGIA DE CULTIVOS TROPICALES

## Capítulo 9. CAFE

Moacyr Maestri  
Raimundo Santos Barros

### I. INTRODUCCION

Varios aspectos de la ecofisiología del café (Coffea arabica L.) han sido revisados periódicamente (Sylvain, 1954; Alvin, 1958, 1973; Franco 1965; Hernández Medina, 1965; Wormer, 1965a; Ramaiah y Gopal, 1969; Huxley, 1970; Barros y Maestri 1972). Como lo indican Sylvain (1954) y Huxley (1970), se necesita información sobre la fisiología del cafeto para establecer las mejores prácticas de cultivo y para guiar los programas de fitomejoramiento.

Este capítulo discute algunos aspectos de la fotosíntesis, productividad, crecimiento vegetativo y reproductivo y la manera en la que son regulados por los factores climáticos. También se examina la influencia de esos factores sobre la distribución del café arábigo.

### II. FACTORES CLIMATICOS QUE AFECTAN LA DISTRIBUCION DEL CAFE

Muchos cultivos han sido ampliamente dispersados por el hombre, obedeciendo, en muchos casos al alto valor de los mismos que compensan los bajos rendimientos que se obtienen en condiciones ambientales subóptimas (Loomis et al., 1971). Generalmente las plantas muestran una gran plasticidad morfológica en ambientes diversos. Estas consideraciones hacen difícil definir los requerimientos ecológicos específicos de estas plantas. Algunos investigadores creen, sin embargo, que los

requerimientos ecológicos se estudian mejor en el área de origen de la especie. Otros creen que a veces es más útil estudiar el crecimiento de la planta en las áreas en las que la especie ha sido distribuida, especialmente cuando las plantas crecen mejor ahí que en su lugar de origen.

Aparentemente, no hay duda que el café arabigo se originó en los bosques tropicales de Etiopía a altitudes de 1 600 a 2 800 metros y de 6° a 9°N y 34° a 40°E. En estas regiones las temperaturas medias están cerca de 20°C y la lluvia es bien distribuida, variando de 1 600 a 2 000 mm, con una estación seca de 3 a 4 meses. En estas áreas el café se encuentra formando parte de un complejo boscoso de cuatro pisos. El piso más alto es de 30-40 m y en el mismo las especies dominantes son Albizzia, Celtis, Chrysophyllum, Clausenopsis y Cordia. El segundo piso de 20 m consiste principalmente de Bersama, Bridelia, Croton, Ehretia, Ekbergia, Ficus, Morus, Polyscias, Pygeum y Syzygium. Las otras dos capas de arbustos están constituidas por los géneros Carissa, Coffea, Gymnosporia y Sideroxylon (Sylvain, 1955a). Es decir que el café, en su lugar de origen crece bajo sombra permanente, no está expuesto a temperaturas muy altas y pasa por un período de relativa sequía durante el año.

Las plantaciones comerciales de café se distribuyen desde Cuba a 22°N (Gindel, 1962), hasta Paran , Brasil a 26°S, con plantaciones en otras partes (Nosti Nava, 1953). Fuera de esos l mites, temperaturas por debajo de 12°C por per odos largos, inhiben el crecimiento y el desarrollo del cafeto (Alegre, 1959).

Son varios los factores que influyen sobre el crecimiento y la producción del cafeto. Las altas temperaturas inhiben el crecimiento, ya que arriba de 24°C comienza a disminuir la fotosíntesis neta, tornándose insignificante a 34°C (Nunes et al., 1968). Esta es posiblemente la razón por la que no se recomienda el café para las zonas bajas ecuatoriales. Sin embargo, existen plantaciones exitosas en regiones ecuatoriales o muy cerca a ellas, tal el caso de Kenya, Tanzania y Colombia. En estas regiones, alturas sobre los 1 000 m aseguran una buena producción (Alegre, 1959; Haarer, 1962, 1963). El café no tolera un ámbito muy amplio de temperaturas. Promedios de temperaturas por debajo de los 16°C y sobre los 23°C no son adecuadas, encontrándose el óptimo entre 18°y 21°C (Alegre, 1959).

El café crece bajo una gran variedad de regímenes de lluvia. En algunas partes de Kenya la precipitación anual es de cerca de 800 mm (Alegre, 1959), mientras que en Costa Rica y en Mysore, India, sobrepasa los 2 500 mm por año. Alegre (1959) sin embargo, sugiere que la precipitación óptima está entre 1 200 y 1 800 mm anualmente. Aparentemente una buena distribución de la lluvia y la existencia de un período seco corto favorecen el crecimiento del café. El período seco parece ser importante para el crecimiento de la raíz, la maduración de las ramas formadas durante el período lluvioso previo, iniciación de flores y la maduración de los frutos (Haarer, 1962, 1963). A pesar de eso Wellman (1961) afirma que en Costa Rica, en regiones en las que no existe una estación seca definida, el café crece tan bien como en otros lugares. Sin embargo, en

Costa Rica la distribución de las lluvias no es uniforme y debe tomarse muy en cuenta el efecto de la temperatura durante los períodos de menos lluvia (McFarlane, 1949). Por otro lado, las lluvias intensas durante todo el año, son responsables por varias cosechas sucesivas y baja productividad. La falta de un período seco puede también limitar el cultivo del café en regiones tropicales lluviosas y bajas.

El Gráfico 1 muestra las condiciones climáticas de cuatro regiones cafetaleras. La línea horizontal discontinua de abajo representa el límite inferior de temperaturas medias recomendadas por Alegre (1959), para el mejor crecimiento del café; la línea vertical discontinua representa la precipitación mínima para el mes más seco. La línea horizontal discontinua de arriba representa la temperatura sobre la cual la fotosíntesis neta comienza a decrecer (Nunes *et al.*, 1968). En Riuru (01°08' S) el desarrollo del cafeto está controlado principalmente por la distribución de la precipitación pluvial. En Turrialba (10°N) la temperatura y el fotoperíodo parecen ser más importantes y en El Salvador (13°04' N), la distribución de las lluvias y el fotoperíodo son los factores controladores. En Vicosá (20°45' S), la temperatura, las lluvias y el fotoperíodo podrían ser los factores importantes. En El Salvador y en Turrialba, las temperaturas medias son mucho más altas que en Vicosá y en Riuru (Gráfico 1). Curiosamente, en los dos primeros lugares el café se cultiva bajo sombra y en los otros dos a pleno sol. Con temperaturas por encima de los 24°C la tasa de fotosíntesis neta disminuye. De aquí que Barros y Maestri (1972) sugieren que en regiones con temperaturas medias muy altas el café debe



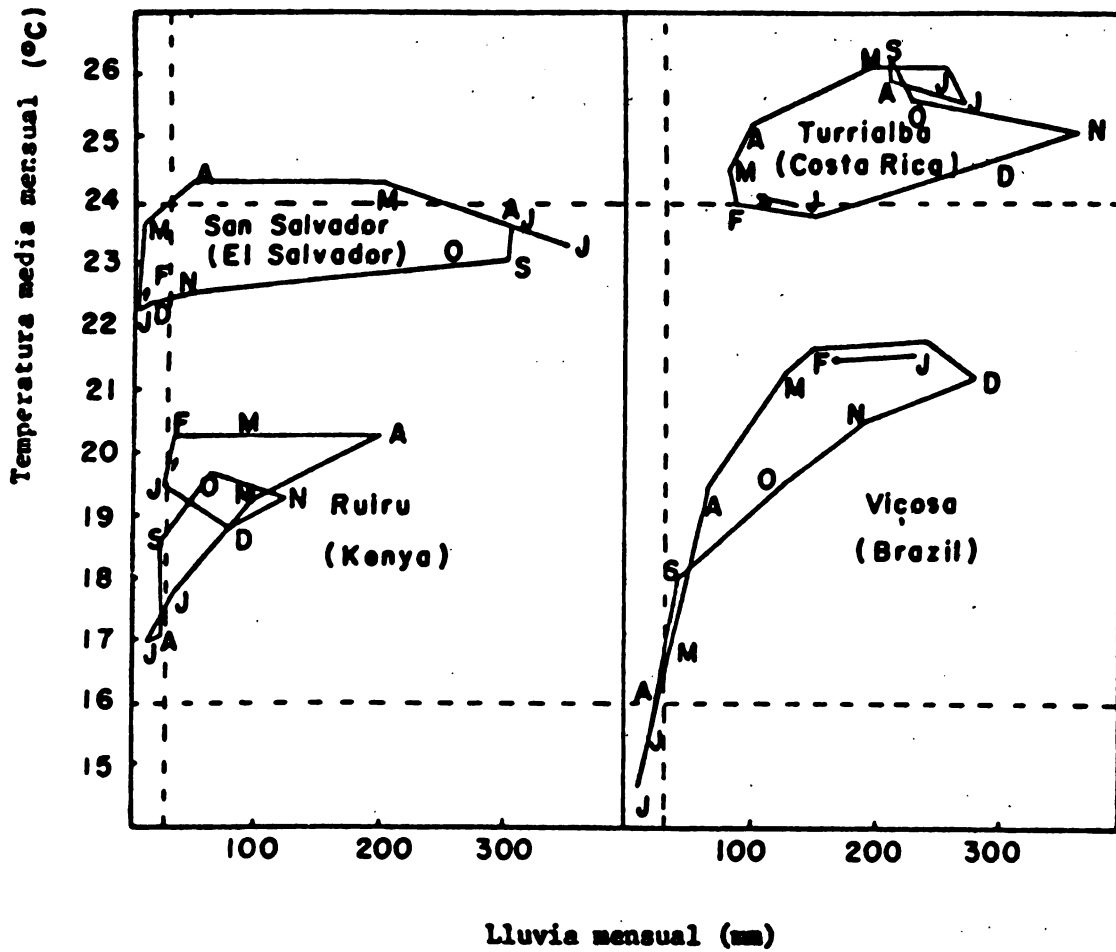


GRAFICO 1. Climatogramas de cuatro regiones cafetaleras del mundo (Barros y Maestri, 1972)

ser sombreado. Franco (1951, 1952) enfatiza que los árboles de sombra compiten con el café por el agua disponible en el suelo.

### III. FOTOSÍNTESIS Y PRODUCTIVIDAD

Sylvain (1955b) y Cannell (1971c) han resumido las investigaciones hechas sobre fotosíntesis en café. Las investigaciones pioneras de Nutman (1932a), estimularon mucha discusión y como apunta Sylvain (1955b), con frecuencia fueron mal interpretadas. Nutman (1937a) informó que la tasa de fotosíntesis del café en Tanzania, varió directamente con la intensidad de la luz cuando esta era baja, pero cuando la intensidad era alta, la tasa decrecía. La conclusión de Nutman de que la tasa de asimilación era mayor con luz moderada que con luz intensa y que la asimilación total diaria era mayor bajo sombra que al sol, condujo a las interpretaciones erróneas a las que se refiere Sylvain (1955b). Sin embargo, Nutman (1937c) fue muy cauteloso al extrapolar sus resultados, obtenidos con hojas individuales, a árboles enteros. La tasa máxima de fotosíntesis obtenida por Nutman (1937a) fue de  $4.5 \text{ mg CO}_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ . Esto pone al café entre las plantas menos eficientes (Zelitch, 1971). Posiblemente, el dato más interesante del trabajo de Nutman (1937a) fue la baja en fotosíntesis del medio día, que no pudo explicarse por el balance hídrico de la hoja ni por la acumulación de productos asimilados. Nutman (1937b) concluyó que la baja en fotosíntesis del medio día podría ser explicada por el cierre de los estomas, inducido por acción directa de la luz solar sobre los estomas y no por las relaciones hídricas de la hoja. Concluyó que la apertura estomatal

estaba directamente correlacionada con la intensidad de la radiación hasta  $0.7 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$  e inversamente correlacionada con radiaciones superiores a  $0.9 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ . Alvim (1968) observó que la apertura estomatal aumentó gradualmente con la intensidad de la luz hasta 20 000 lux y mostró un fuerte descenso a 60 000 y 90 000 lux.

Los efectos separados de la luz y la temperatura no fueron evaluados por Nutman (1937a). Cannell (1971c) indica que las hojas de Nutman deben haber llegado, por lo menos a  $30^{\circ}\text{C}$  durante los intervalos soleados, cuando la fotosíntesis neta fue muy baja. Esto no sucedió en el estudio de Alvim (1968). Sin embargo, Alvim no midió la temperatura por lo que el recalentamiento no puede ser ignorado.

Nunes et al. (1968) encontraron que la fotosíntesis máxima fue cerca de tres veces más alta que la tasa obtenida por Nutman (1937a). Nunes et al., sin embargo, mostraron que la tasa máxima de fotosíntesis se obtuvo cuando la concentración interna de  $\text{CO}_2$  era igual a cero (Gráficos 2 y 3). Esto sucede a temperaturas inferiores a  $24^{\circ}\text{C}$  (Gráfico 3) con una intensidad de luz superior a  $0.15 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ , lo cual ocurre en condiciones de campo. Por encima de los  $24^{\circ}\text{C}$ , la concentración interna de  $\text{CO}_2$  aumenta linealmente a una tasa de 20 ppm por  $^{\circ}\text{C}$ . Las tasas máximas de fotosíntesis dan valores inferiores con temperaturas superiores a  $24^{\circ}\text{C}$  debido a las mayores concentraciones internas de  $\text{CO}_2$  y más alta resistencia total de difusión. Este último punto se discutirá después.

Nunes et al. (1968) suponen que las tasas más bajas encontradas por Nutman (1937a) y Tió (1962) (Gráfico 4) pueden atribuirse a temperaturas

altas en las hojas.

Desde que Nutman (1937a,b) enfatizó el papel de los estomas en la fotosíntesis del café a altas intensidades de luz, se le dio mucha atención al comportamiento de los estomas bajo diferentes condiciones ambientales. Franco (1938) en Sao Paulo, Brasil, hizo virtualmente las mismas observaciones que Nutman (1937b), es decir, que en días nublados o bajo sombra, los estomas permanecieron abiertos durante el día, mientras que en días claros se cerraron cerca del medio día y permanecieron cerrados por el resto del día. Alvim y Havis (1954), en Turrialba, Costa Rica, obtuvieron resultados similares a los de Nutman y Franco, pero atribuyeron el cierre de los estomas durante los períodos de alta intensidad lumínica a deshidratación de la hoja.

Conclusiones similares fueron alcanzadas por Maestri y Viera (1958) en Brasil. Ellos encontraron que durante la estación seca, los estomas estuvieron completamente cerrados durante el día, tanto en café bajo sombra como en café al sol. Durante la estación lluviosa, los estomas estuvieron totalmente abiertos en días nublados. En días soleados comenzaron a cerrarse temprano en la mañana y estaban casi completamente cerrados al final de la tarde. La sombra tuvo un efecto secundario en los cambios diurnos de la apertura estomatal, lo que sugiere que la tensión hídrica podría ser el factor determinante. Los árboles de sombra pueden competir con el café por el agua del suelo (Franco, 1952), lo que puede ser la causa del fracaso del cultivo del café bajo sombra en Brasil y en Kenya. Nutman (1937b) ya había demostrado que la sequía inducía el cierre temprano de los estomas, pero sus observaciones fueron muy limitadas.

Thoday (1938) sugirió que la insolación de las hojas de café podría

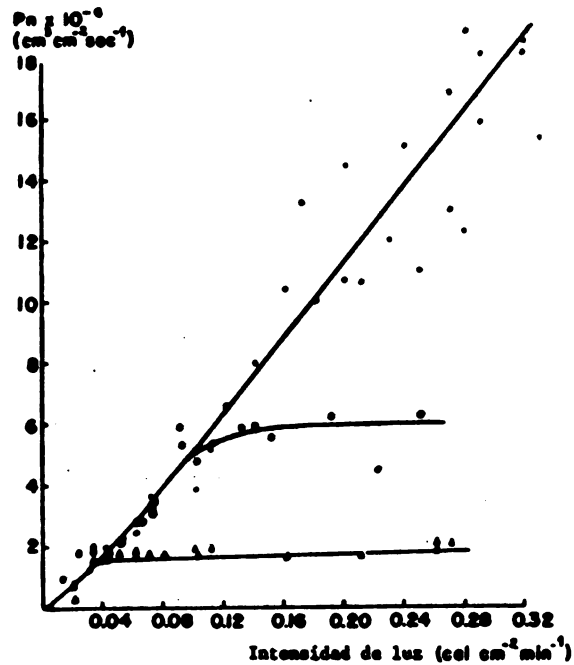


GRAFICO 2. Efecto de la intensidad de la luz bajo condiciones naturales sobre la fotosíntesis en una planta de Coffea arabica con una concentración externa de  $\text{CO}_2$  de 0 (círculos llenos), 70 (círculos vacíos) y 180 (triángulos) ppm (Nunes et al., 1968).

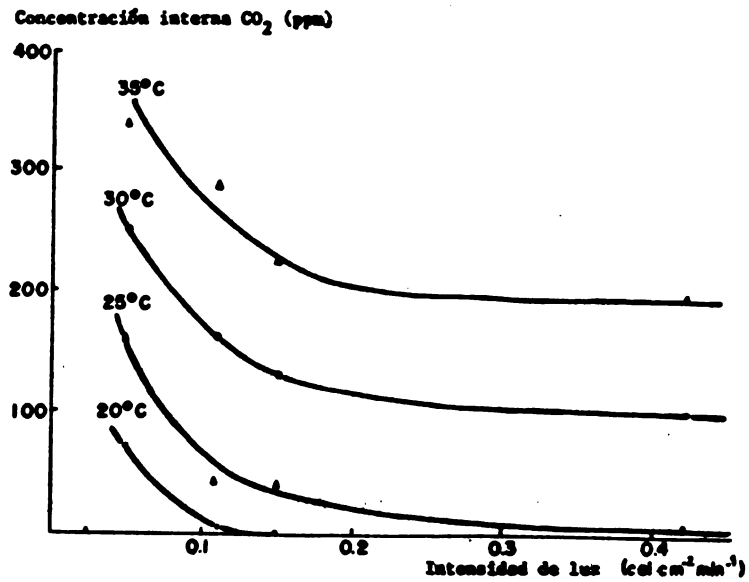


GRAFICO 3. Efecto de la luz artificial y la temperatura sobre la concentración interna de  $\text{CO}_2$  en Coffea arabica (Nunes et al., 1968).

afectar la apertura de los estomas a través de la baja en el contenido de agua de la epidermis, aunque la hoja permanezca túrgida. Nutman (1938) consideró esto poco probable. Como la pérdida de turgencia no es la causa directa del cierre de los estomas bajo alta luminosidad, tal como lo indica Nutman (1937b) y lo demostró Bierhuizen et al. (1969), se buscaron otras explicaciones.

Heath y Orchard (1957) encontraron que el contenido de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares de las hojas del café aumentó logarítmicamente hasta  $30^\circ\text{C}$  y aún más rápido hasta  $35^\circ\text{C}$ . Ellos sugieren que el cierre estomatal del medio día observado por Nutman (1937b) podría ser un efecto de la temperatura actuando sobre el contenido de  $\text{CO}_2$  en los espacios intercelulares. Nunes et al. (1968) encontraron que por cada grado de temperatura por sobre  $24^\circ\text{C}$  hay un aumento de 20 ppm en la concentración interna de  $\text{CO}_2$ . Este aumento fue acompañado del cierre de los estomas (Bierhuizen et al. 1969). Wermer (1965b) también encontró que la temperatura estaba inversamente correlacionada con la apertura estomatal.

El punto de compensación del  $\text{CO}_2$  para café no es un valor fijo. Jones y Mansfield (1970), trabajando con hojas separadas de café, con luz continua de 8 000 lux y a  $23^\circ\text{C}$ , observaron un ritmo endógeno del punto de compensación. Este ritmo se muestra variable con un período recurrente de un poco más de 24 horas. En su opinión la medición del punto de compensación del  $\text{CO}_2$  tiene su máximo significado cuando se toma en el medio del fotoperíodo normal. Esto corresponde a los valores

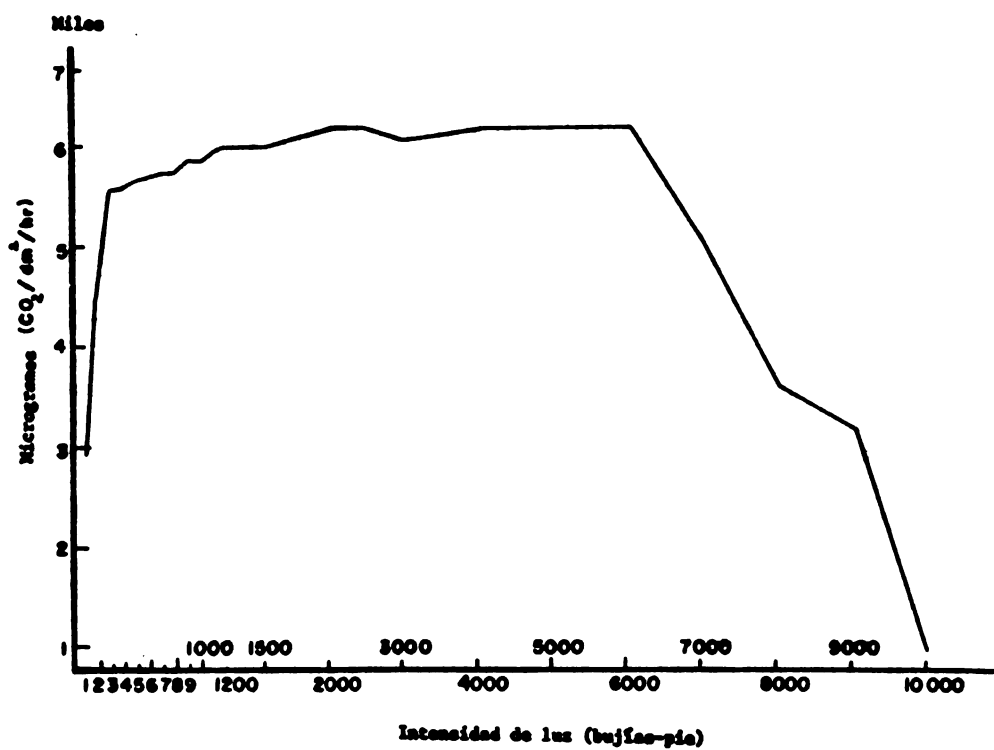


GRAFICO 4. Curva de saturación de luz para café arábigo var. Bourbon (TIS, 1962).

diurnos más bajos, los cuales no variaron mucho de prueba a prueba.

Algunos estudios de productividad han sido hechos usando arbo-  
tos de café en el campo y empleando técnicas de análisis de creci-  
miento. Huerta S. y Alvim (1962) informaron que el índice de área  
foliar (IAF) de árboles de 2 a 4 años, en Chinchiná, Colombia y cul-  
tivados en fajas varió de 3.6 a 11. Cannell (1971b) estudió la pro-  
ducción estacional y la distribución de la materia seca en árboles de  
3.5 a 5 años en Kenya. Durante la estación seca y cálida (enero-fe-  
brero), la tasa de asimilación neta ( $E_g$ ) de árboles a los que se les  
habían quitado las flores, fue muy baja ( $0.09 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ ), habien-  
do subido en la estación lluviosa ( $0.13 - 0.14 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ ). Du-  
rante la estación seca y fría (julio-setiembre), la asimilación ne-  
ta fue tan alta como en la estación lluviosa ( $0.13 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ ).  
Los valores bajos durante la época calida y seca fueron atribuidos a  
las altas temperaturas durante el día, así como a la tensión de agua.  
La tasa de asimilación neta de árboles en fructificación fue de  $0.19 \text{ g}$   
 $\text{dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ , cuando se consideró el área foliar y de  $0.16 \text{ g dm}^{-2}$   
 $\text{semana}^{-1}$  cuando se incluyó en el cálculo el total del área verde. Esto  
contrasta con los  $0.13 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$  de árboles sin flores. Se en-  
contraron correlaciones significativas entre la tasa de asimilación neta  
de árboles individuales y el número de frutos producidos por los mismos.  
Arboles sin flores, a una densidad de  $6.5 \text{ m}^2$  por árbol, tuvieron  
índices de área foliar de 0.8; 1.1; 1.4; y 2.2 en períodos frío y seco,  
lluvias livianas, cálido y seco y lluvioso fuerte, respectivamente.



Estos valores son mucho más bajos que los encontrados por Huerta S. y Alvim (1962). Además de la densidad de siembra, esta diferencia puede deberse al sistema de poda usado en Kenya (Cannell, 1971b). Siguiendo el orden apuntado anteriormente, la tasa de producción de materia seca fue de 0.45; 0.76; 0.53 y  $1.36 \times 10^4$  kg ha<sup>-1</sup> año<sup>-1</sup>, una tendencia similar a la formación de ramas en Kenya (Gráfico 5). Si se considera que las plantas cubren únicamente la tercera parte del terreno y si se usa el último valor mencionado, resulta que la productividad del café con un follaje cerrado, compararía favorablemente con otras plantas tropicales (Cannell, 1971b). Huerta S. y Alvim (1962) llegaron a la misma conclusión. Si se toma una tasa de asimilación neta de  $8 \text{ mg dm}^{-2} \text{ día}^{-1}$  y un índice de área foliar de 10, ellos calcularon una productividad de 30 toneladas por hectárea por año. Esto pone al café entre las plantas más productivas. El asumir un follaje cerrado o índices de área foliar muy altos es un tanto irreal ya que los parámetros de crecimiento cambian con altas densidades de siembra.

Se han hecho algunas mediciones de la tasa de asimilación neta en plantas jóvenes, bajo diferentes condiciones climáticas (Alvim, 1953, 1960; Huerta S., 1954; Castillo Z., 1961; Huerta S. y Alvim, 1962; Magalhaes, 1964; Hollies, 1967a; Huxley, 1967; Silveira y Maestri, 1973). La tasa de asimilación neta del cafeto varía de 0.11 a  $0.32 \text{ g dm}^{-2}$  semana<sup>-1</sup>. La sombra disminuyó la asimilación neta en Costa Rica (Alvim, 1953; Huerta S., 1954), en Perú (Alvim, 1960) y en Colombia

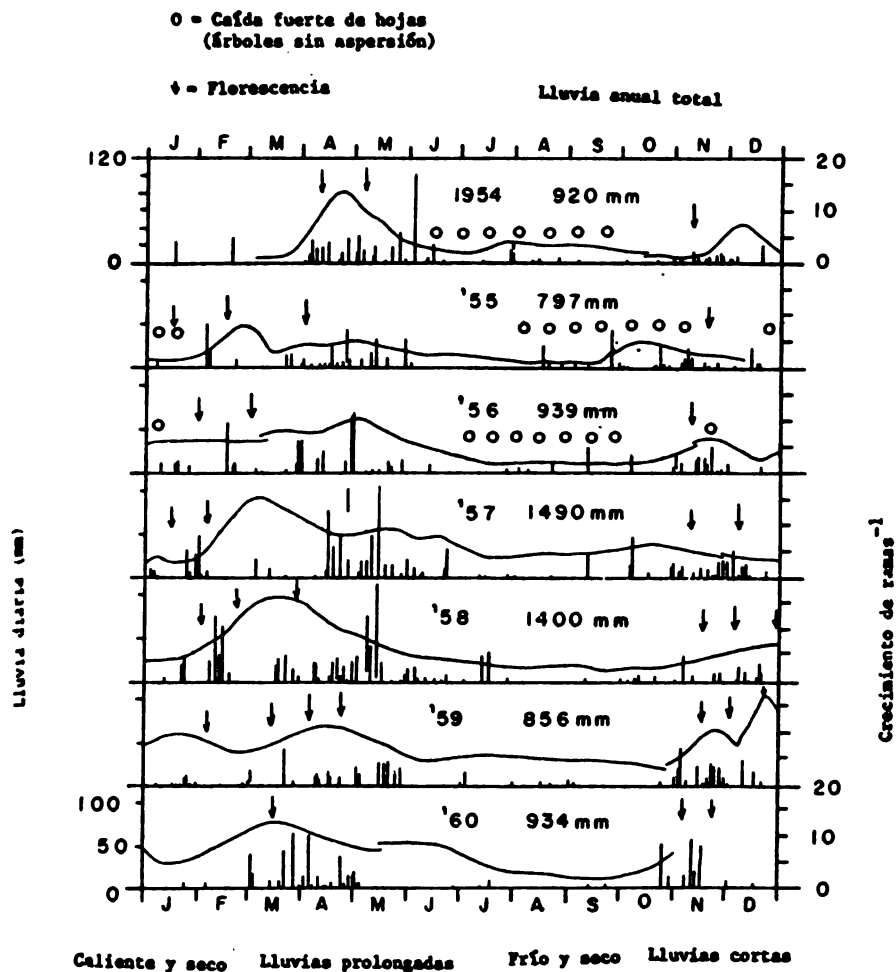


GRAFICO 5. Curvas de crecimiento de ramas de café arabigo, en la Estación Experimental de Café de Ruiru, tomadas de Rayner (1956-1959). Se muestran también las épocas de florescencia y de caída de hojas para 1954-1956. Nótese que el crecimiento es siempre rápido al principio de las lluvias prolongadas y lento durante la estación fría y seca (Cannell, 1971c)

(Castillo Z., 1961), pero no en Vicoso, Brasil, aunque en este último caso no se mostró una tendencia definida (Silveira y Maestri, 1973). En Campinas, Brasil, Magalhaes (1964) observó un aumento en asimilación neta conforme se reducía el área foliar al cortar partes de cada hoja, efecto que se atribuyó a una mejor distribución de la luz, implicando con eso que la sombra es detrimento de la fotosíntesis. La edad de las plantas, el tamaño de las macetas (Huerta S. y Alvim, 1962) la fertilidad del suelo (Huerta S., 1954) y el espaciamiento (Huerta S. y Alvim, 1962) pueden explicar algunas de las diferencias encontradas en la literatura, pero no todas.

Los valores apuntados resultan bajos cuando se comparan con  $0.2 - 0.5 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ , para los árboles maderables de climas templados (ver Sylvain, 1955b); Alvim, 1960; Kozlowski y Keller, 1966), pero sí están dentro del rango  $0.09 - 0.34 \text{ g dm}^{-2} \text{ semana}^{-1}$ , encontrado para otras perennes tropicales (Cannell, 1971b).

Nunes et al. (1969) han informado de diferencias en fotosíntesis neta entre especies y variedades de Coffea. También mostraron que la saturación de luz ocurre a aproximadamente  $0.11 \text{ cal cm}^{-2} \text{ min}^{-1}$ , mientras que la fotosíntesis neta bajó al aumentar la temperatura arriba de  $20^{\circ}\text{C}$ , pero no se encontraron los altos niveles de fotosíntesis de que se informó previamente (Nunes et al., 1968; Bierhuizen et al., 1969). Sus datos sugieren la posibilidad de seleccionar café con alto potencial de producción de materia seca, para los programas de mejoramiento genético.

El café tiene, bajo condiciones de campo, una tasa bastante baja de fotosíntesis neta, debido al punto de compensación de  $\text{CO}_2$  alto y a la alta resistencia de difusión de las hojas. Los factores más importantes involucrados parecen ser la temperatura de las hojas y la disponibilidad de agua en el suelo. Los mecanismos fisiológicos que determinan su acción, son aún desconocidos.

Decker y Tió (1959) mostraron que cuando las hojas de café fueron alternativamente iluminadas y puestas a la oscuridad, las tasas iniciales de utilización o evolución de  $\text{CO}_2$  fueron momentáneamente altas. Ellos sugieren que gran parte del producto de la fotosíntesis fue inmediatamente cancelada por la fotorespiración y consecuentemente, sólo quedó una pequeña parte como ganancia o incremento en peso seco. La importancia relativa de la respiración y/o fotorespiración aún debe evaluarse, pero parece ser importante, bajando la fotosíntesis neta ya sea directamente mediante la pérdida de  $\text{CO}_2$  o indirectamente mediante el aumento de la resistencia total (Nunes et al., 1968).

La fijación en la oscuridad del  $\text{CO}_2$  respirado, fue sospechada por Nunes et al (1968). Si eso se confirma, podrían explicarse algunas observaciones hechas sobre la fotosíntesis del café y el movimiento rítmico y autónomo de los estomas (Nunes et al., 1968)

#### IV. CRECIMIENTO VEGETATIVO

##### A. Iniciación de hojas, expansión y abscisión

La producción de hojas se realiza durante todo el año, pero su ritmo varía con las condiciones climáticas (Cannell, 1971a; Barros y Maestri, 1972). En Ruiru, Kenya, el crecimiento de las hojas se

efectúa más rápidamente durante la estación húmeda, con hojas más grandes que durante la estación seca (Cannell, 1971a). En Vicosá, Brasil, se producen más hojas en las ramas laterales durante la estación cálida y lluviosa (octubre-marzo) que en la estación fría y seca (abril-setiembre). La tasa de crecimiento y el tamaño final de las hojas siguen una tendencia similar, las hojas que aparecieron en octubre llegaron a un promedio de  $55 \text{ cm}^2$ , con un promedio de crecimiento de  $9.2 \text{ cm}^2 \text{ semana}^{-1}$ ; en enero  $27 \text{ cm}^2$  y  $4.5 \text{ cm}^2$  por semana; y en junio  $9 \text{ cm}^2$  y  $0.9 \text{ cm}^2$  por semana (Barros y Maestri, 1974a). Una tendencia similar se muestra en el Gráfico seis, ya que no hubo diferencias significativas entre las plantas regadas y las no regadas (Gráfico 7) y que tanto el tamaño final de las hojas como la tasa de crecimiento principiaron a bajar en abril, cuando las temperaturas eran aún favorables, Barros y Maestri (1974a) atribuyeron el efecto especialmente a los fotoperíodos más cortos (Gráficos 6 y 7). Los valores bajos para las hojas que aparecieron en enero fueron atribuidos a las altas temperaturas y a la radiación solar. El crecimiento de las hojas se completó en seis semanas, excepto para las que aparecieron en junio, que crecieron durante diez semanas (Barros y Maestri, 1972).

En el sur de la India, el máximo de área foliar fue encontrado en agosto-octubre, debido tanto a la expansión de las hojas como a una mayor producción de estas. Posteriormente el área foliar disminuyó debido a la caída prematura de las hojas o de aquellas normalmente amarillas (Vasudeva, 1967).

Gildel (1962) concluyó que la radiación y la temperatura son los factores principales que controlan el desarrollo de las hojas del café en Israel. Aún en una misma planta, el área foliar fue menor en árboles expuestos a

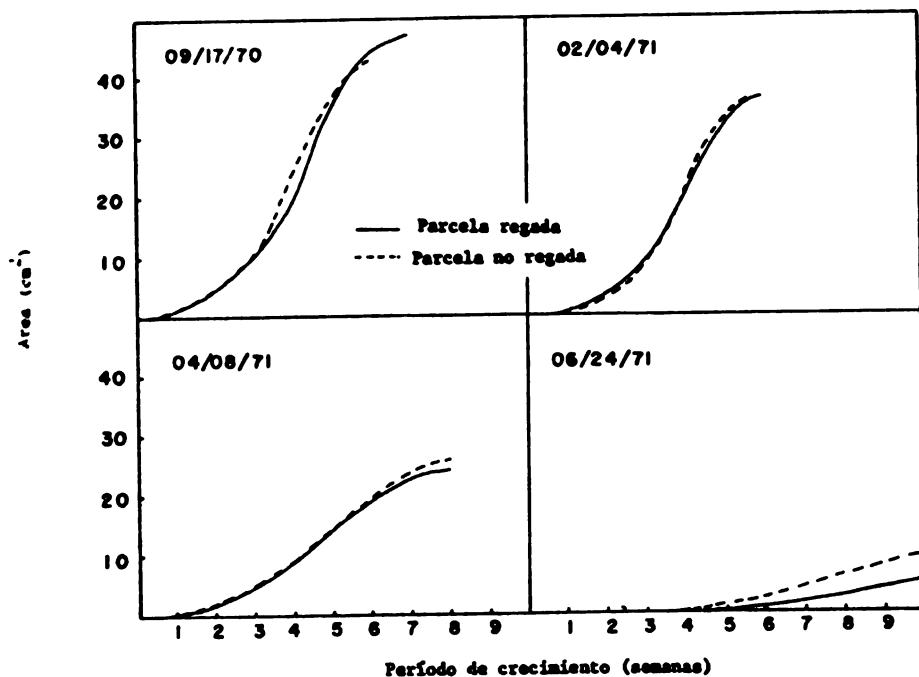


GRAFICO 6. Curvas de crecimiento de hojas de café en varios períodos del año. Las hojas aparecieron en las fechas indicadas en la esquina superior izquierda de cada cuadro. Nótese la similitud del crecimiento de las hojas de parcelas regadas y no regadas (Barros y Maestri, 1972).

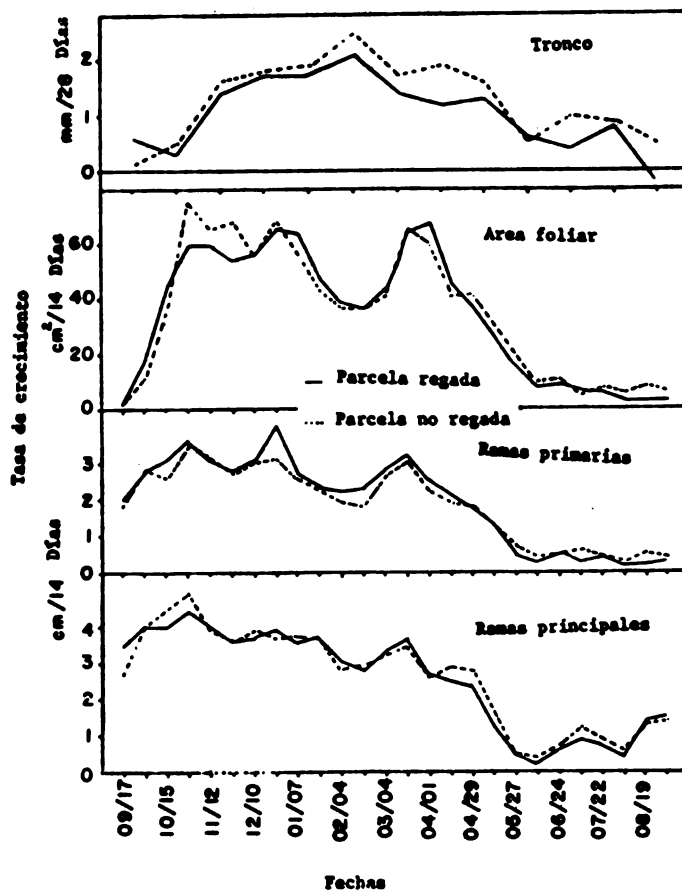


GRAFICO 7. Tasas de crecimiento absoluto de varias partes de la planta de café en Viçosa, Minas Gerais, Brasil, desde setiembre, 1970 hasta agosto, 1971. Promedios por parcela de 12 ramas principales, 24 ramas primarias, área foliar en las ramas primarias y 12 bases de troncos (Barros y Maestri, 1974a).

luz fuerte y prolongada. Las hojas que aparecieron al principio y al final de la época de crecimiento (mayo-noviembre) fueron las más pequeñas; las que aparecieron en junio y julio fueron las más grandes. El área de las hojas producidas en agosto fue menor que la de las hojas producidas antes o después de ese mes, lo que se atribuye a las altas temperaturas prevalentes en agosto. Hollies (1967b) encontró en Lyaungu, Tanzania, que el área de las hojas aumentó con la intensidad de la sombra hasta llegar al nivel máximo probado (53 por ciento) y que también varió con la estación de la formación de las hojas.

En Vicosá, Brasil, se encontró que plantas de almácigo de café mostraron el mayor número de hojas y la mayor área total foliar cuando se encontraban bajo 50 por ciento de sombra, pero el tamaño individual de las hojas aumentó con la sombra hasta llegar a 75 por ciento (Maestri y Gomes, 1961; Silveira y Maestri, 1973). El área individual de las hojas aumentó con la sombra en forma lineal, dentro del rango estudiado (0-75 por ciento de sombra) (Silveira y Maestri, 1973). Resultados similares fueron obtenidos en Chinchiná, Colombia, por Castillo Z. (1961). El encontró que el número de hojas por planta fue significativamente reducido bajo 75 por ciento de sombra, pero el área foliar total por planta fue más alta bajo 50 por ciento de sombra. Plantas de almácigo en Turrialba, Costa Rica reaccionaron de una manera diferente, ya que el número de hojas por planta disminuyó al aumentar la sombra, manteniéndose sin modificaciones el área foliar total por planta bajo los distintos tratamientos de sombra (Alvim, 1953; Huerta S., 1954). Aparentemente el área individual de las hojas aumentó con la sombra, compensando en esta forma la disminución en el número de hojas. Alvim (1960) obtuvo resultados similares en Perú.



Debe tenerse presente que en los experimentos de sombra se producen muchos otros cambios en adición a la intensidad de la luz. La temperatura del suelo, del aire y de las hojas, la humedad del suelo, la humedad del aire, y por lo tanto el balance hídrico de la planta, también pueden alterarse. De aquí que resulte difícil el atribuir los efectos de la sombra a la intensidad de la luz únicamente.

Nunes et al. (1968), consideran que la temperatura es más importante que la luz en el control del crecimiento de la hoja. El mejor crecimiento tuvo lugar con temperaturas de día/noche de 24°/20°C. El crecimiento declinó con temperaturas más bajas (20°/25°C). La intensidad de la luz no tuvo efecto significativo. Estos resultados concuerdan con las respuestas fotosintéticas.

Alvim (1958) encontró que la temperatura de las hojas del café es, ocasionalmente, hasta 20°C por encima de la temperatura del aire. Cannell (1971c) midió en Riuri, Kenya, temperaturas de casi 40°C en hojas totalmente expuestas al sol. Estas observaciones, agregadas a lo encontrado por Nunes et al. (1968), apoyan las observaciones de Gindel (1962) y Barros y Maestri (1974a) en el sentido de que el crecimiento de las hojas es inhibido durante los meses cálidos.

Trabajando en invernadero, y con plantas de almácigo, se encontró que el área foliar total fue muy aumentada cuando se aplicaron fertilizantes nitrogenados y la humedad del suelo era alta. Cuando la humedad del suelo fue baja, el efecto fue menos marcado, especialmente cuando se usó nitrato de sodio. Las plantas repondieron mejor a la urea que al nitrato (Bravo C. y Fernández, 1964).

La abscisión de las hojas ha sido asociada, en climas tropicales, con la lluvia y la duración del día (Alvim, 1964). Como el café es una planta perenne que crece más o menos en forma continua, normalmente no pierde todas sus horas en una época del año. Hojas individuales viven de unos meses a más de un año (Vasudeva, 1967).

Como se puede ver en el Gráfico 5, el café pierde las hojas durante las sequías (Camargo y Telles, 1953; Alegre, 1959; Haarer, 1963; Gopal y Ramaiah, 1971). Haarer (1962) recomienda que el subsuelo debe tener cierta capacidad de retención de agua durante todo el año. En Campinas, Brasil, los cafetos tuvieron un promedio de  $32 \text{ m}^2$  de área foliar durante la estación lluviosa y sólo  $12 \text{ m}^2$  en la estación seca (Franco e Inforzato, 1950). Por otro lado, Vasudeva (1967) atribuyó la caída prematura de las hojas del café en el sur de la India, durante el período seco que sigue a las lluvias (a partir de octubre), a las altas temperaturas y a la intensidad de la luz.

La caída de las hojas, sin duda, conserva el agua durante los períodos críticos. De acuerdo con la terminología de Levitt (1972) el café sería resistente a la sequía mediante un mecanismo de escape a la misma. En adición, el cierre de los estomas durante la sequía (Maestri y Viera, 1958; Bravo C. y Fernández, 1964) ayuda a conservar el agua (Bierhuizen et al., 1969).

La duración de las hojas del café está influenciada grandemente por la sequía y las altas temperaturas que disminuyen los niveles de carbohidratos en las hojas (Nunes et al., 1968; Bierhuizen et al., 1969). Debido a que los frutos son un resumidero\* (sink) importante de carbohidratos

---

\* N. del T. Resumidero, posible traducción de "sink".

(Cannell, 1970, 1971a; Patel, 1970), los efectos detrimentes de la sequía y las altas temperaturas son más notorios durante la fructificación y después de la cosecha. Tanto la defoliación como la muerte regresiva son enfermedades que han sido asociadas o se cree que son causadas por una baja reserva de carbohidratos (Nutman, 1933; Thorold, 1945; Robinson y Bull, 1961; Burdekin y Baker, 1964; Janardhan et al., 1971; Clowes, 1973).

#### B. Crecimiento de ramas

Tal como indica Went (1957) el cafeto tiene un sistema de yemas vegetativas muy peculiar. La yema apical se desarrolla formando una rama ortotrópica, que en las primeras axilas foliares tiene un tipo de yemas y posteriormente (a partir del octavo o décimo nudo), dos clases de yemas (Carvalho et al., 1950). Las yemas axilares primarias se mantienen dormidas y sólo desarrollan si se decapita la planta o si se la mantiene permanentemente a temperaturas por encima de los 30°C (Went, 1957). Las yemas más grandes que aparecen un poco más tarde en la vida de la planta, se localizan arriba de la yema primaria y al desarrollar forma una rama plagiotrópica (lateral primaria). Las axilas foliares de una rama plagiotrópica tienen yemas que pueden dar origen a otras ramas plagiotrópicas o a inflorescencias (Carvalho et al., 1980). Una rama plagiotrópica casi nunca se convierte en ortotrópica o vice versa (Carvalho y Antunes Filho, 1952). El crecimiento de las ramas laterales del café, al igual que las hojas, muestra una fluctuación estacional relacionada con factores climáticos.

En Turrialba, Costa Rica, Boss (1958) observó un crecimiento mínimo de las ramas laterales entre agosto y la primera parte de enero, cuando

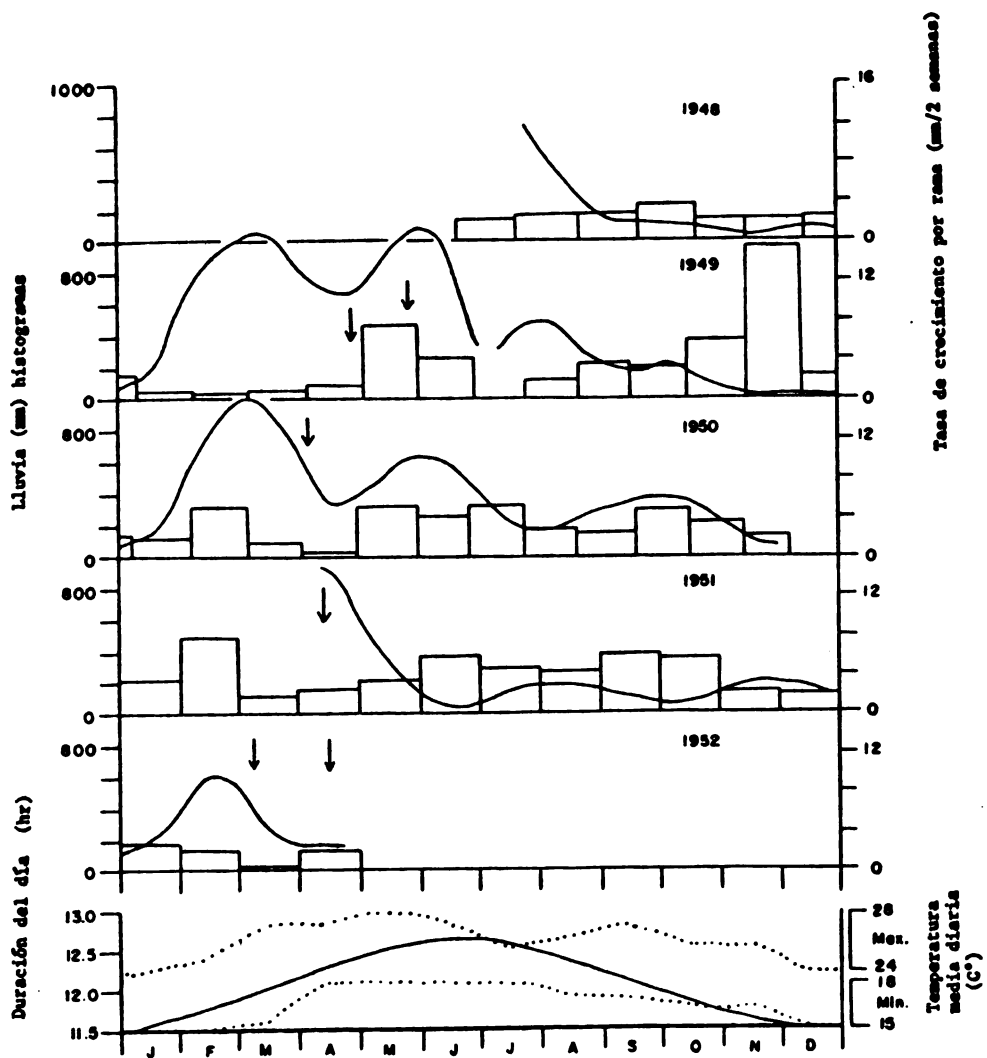


GRAFICO 8. Tendencia estacional de crecimiento de ramas (líneas curvas) y épocas de floración (flechas) de café arábigo en Turrialba, Costa Rica. Tomado de McFarlane, 1948-1949 (1949), Bose, 1949-1950 (1952), y Newton, 1951-1952 (1952) (Cannell, 1972).

las temperaturas son bajas y los días cortos. En enero comenzó un crecimiento rápido, mostrando dos picos (marzo y julio) (Gráfico 8). La periodicidad básica no fue cambiada por la fertilización nitrogenada, ni la lluvia, la humedad del suelo, la floración o la fructificación. Sin embargo, la tasa de crecimiento fue mayor en plantas sin frutos o inmaduras (aún sin florescencia), pero no se encontró correlación entre la tasa de crecimiento y la lluvia o la humedad del suelo. Esto es comprensible, debido a que los suelos de Costa Rica tienen una capacidad de retención de agua alta (Franco, 1951). En Costa Rica, la alta precipitación puede ser correlacionada negativamente con el crecimiento (McFarlane, 1949). Aparentemente no se encontró correlación entre el crecimiento y la temperatura, especialmente si se considera la poca variación de este factor en Turrialba. Una baja en el crecimiento entre abril y mayo fue atribuida a la poca lluvia en el período precedente (McFarlane, 1949).

Newton (1952) no pudo detectar correlación entre el crecimiento de las ramas y la temperatura o la precipitación. Sí notó que en un período de tres años (1949-1951), en la región de Turrialba, la tasa máxima de crecimiento tuvo lugar cuando la duración del día aumentaba (McFarlane, 1949; Boss, 1958; Newton, 1952). Cannell (1972) comparó los estudios de Turrialba de McFarlane, Boss y Newton (Gráfico 8) y concluyó que es poco probable que los cafetos respondan a una fluctuación anual en la duración del día de sólo una hora y diez minutos.

En Santa Tecla, El Salvador, gran parte del crecimiento tuvo lugar durante la estación lluviosa, aunque el crecimiento se inició en enero, es decir, tres meses antes del inicio de las lluvias (Reeves y Vilanova, 1948). El máximo del crecimiento sucedió en mayo y la primera parte

de junio, decreciendo rápidamente, aún cuando la precipitación estaba a su máximo. Otro pico de crecimiento ocurrió en julio, seguido de una baja gradual desde agosto hasta diciembre. Aunque esta baja se correlacionó con la baja en las lluvias, no puede explicarse completamente por la tensión del agua en el suelo. De hecho, los suelos de Santa Tecla aún contienen grandes cantidades de agua disponible después de cuatro meses de lluvias muy escasas (Franco, 1951).

En Kenya (Gráfico 5) y en Tanzania (Wakefiel, 1933), en donde existen dos estaciones húmedas y dos secas, el crecimiento es correlacionado con las lluvias. Las ramas crecen muy despacio durante la estación fría y seca (Reyner, 1946).

Aunque el cafeto crece más o menos constantemente en la región central de Colombia, se reconocen dos épocas de crecimiento rápido (marzo-mayo y agosto-setiembre). Estas dos épocas lo son también de floración (Suárez de Castro y Rodríguez G., 1956). El menor crecimiento tiene lugar durante los dos meses de lluvia en noviembre y diciembre. Se informa una relación entre el máximo y el mínimo de crecimiento con la suma de los promedios de temperatura/hora (Suárez de Castro y Rodríguez G., 1956). Observaciones similares fueron hechas por Castillo Z. (1957). Se encontró una correlación altamente significativa solamente con altas temperaturas por encima de los 20°C, medidas 3-4 semanas antes de las medidas de crecimiento.

En Vicosá, Brasil, el crecimiento vertical y de las ramas es rápido durante la estación cálida y lluviosa (setiembre-marzo) y lento durante la época seca y fría (marzo-setiembre) (Barros y Maestri, 1972, 1974a). Existe una pequeña baja en el crecimiento en enero-febrero, probablemente debida a las más altas temperaturas del año. El riego regular durante

la estación seca no afecta ni el ritmo ni la tasa de crecimiento (Gráfico 6), por lo que Barros y Maestri (1974a) concluyeron que la disponibilidad de agua sólo tiene efecto durante la época de crecimiento rápido y que la disminución de la tasa de crecimiento era inducida por la duración del día.

En las zonas cafetaleras de Rodesia, en donde el clima es similar al de Vicosá, Brasil, el crecimiento de ramas tiene lugar durante la estación lluviosa (Clowes y Wilson, 1974).

En el sur de la India, después de un período de inactividad durante la estación seca y fría (noviembre-marzo), el crecimiento de las ramas se inicia con el alza de la temperatura, aún sin lluvias (Mayne, 1944; Rayner, 1946). La tasa de crecimiento es más alta durante la época cálida y lluviosa (marzo-junio). El crecimiento casi se suspende durante la mayor parte de los vientos y lluvias del suroeste (monsoon) (junio-julio), y vuelve a iniciarse al final de la estación (agosto). De allí en adelante el crecimiento es constante hasta el final de la época de vientos del noreste (setiembre-diciembre). Hay una baja en el crecimiento a finales de mayo y principios de junio que se ha atribuido a la competencia que presenta el crecimiento reproductivo (Mayne, 1944), al lavado de los nitratos (fuertes lluvias) (Rayner, 1946) y al exceso de humedad en el suelo.

Esta rápida revisión indica que son varios los factores involucrados en la explicación de la periodicidad del crecimiento del café en varias regiones. Entre estos se incluyen las sequías, la temperatura, el fotoperíodo, el exceso de agua en el suelo, el lavado de los nitratos por las fuertes lluvias y el crecimiento reproductivo (Sylvain, 1958).

Algunos investigadores han asociado la disminución en el crecimiento después de las lluvias fuertes, con una deficiencia de nitrógeno (Saunders y Wakefield, 1932; Trench y Beckley, 1935; Rayner, 1946; McFarlane, 1949). Según Boss (1958) el contenido de nitratos del suelo varía fuertemente, pero no parece inhibir el crecimiento, al menos en Turrialba, Costa Rica. El encontró un fuerte lavado de los nitratos causados por las lluvias fuertes en noviembre y diciembre. Aunque el contenido de nitratos está correlacionado negativamente con la lluvia, cafetos fertilizados con nitratos no mostraron un incremento significativo del crecimiento ni cambiaron su ritmo de crecimiento. Montoya et al. (1961) por otro lado, encontraron que altos niveles de urea estimularon el crecimiento de las ramas de cafetos en Turrialba. Posiblemente la urea se mantiene más tiempo en el espacio radical que el nitrato.

La periodicidad del crecimiento del café ha sido correlacionada con las sequías, en varias regiones incluyendo Riuru, Kenya (Rayner, 1946), Tanzania (Saunders y Wakefield, 1932; Wakefield, 1933), Santa Tecla, El Salvador (Reeves y Vilanova, 1948), Rodesia (Clowes y Wilson, 1974) y Vicosá, Brasil (Barros y Maestri, 1974a). Sin embargo en algunos casos, la época seca coincide con períodos de bajas temperaturas y días cortos (Mayne, 1944; Rayner, 1946; Barros y Maestri, 1974a; Clowes y Wilson, 1974), lo que hace difícil identificar el efecto de un solo factor. La sequía puede no ser el factor primario que regula el ritmo de crecimiento del café en Vicosá, Brasil, porque el riego no alteró la tendencia ni la tasa de crecimiento (Gráfico 6 y 7) (Barros y Maestri, 1972, 1974a). En Kenya (Gráfico 5) y Colombia, en donde la duración del día tiene poca variación a lo largo del año (Trojer, 1968; Cannell, 1972) parece ser que la lluvia y la temperatura tienen un efecto importante sobre el crecimiento del café. Sin embargo, las observaciones de



Rayner (1946) en cuanto a que el crecimiento de árboles regados continuó disminuyendo durante una larga sequía que hubo en Kenya y las observaciones hechas por Suárez de Castro y Rodríguez G. (1956) en Colombia en que hubo menos crecimiento durante un período lluvioso de dos semanas, sugiere que la temperatura podría ser el factor más importante. De hecho, en Colombia, el mayor crecimiento tuvo lugar durante los tres meses en los que la suma de los promedios de temperatura/hora fue mayor y el menor crecimiento se presentó en los dos meses en los que esa suma fue menor (Suárez de Castro y Rodríguez G., 1956). Por otro lado Castillo Z. (1957), encontró que el crecimiento estaba correlacionado significativamente únicamente con las temperaturas nocturnas por encima de los 20°C, medidas 3-4 semanas previas a la medición del crecimiento.

El café es muy sensible a las condiciones de clima y suelo que provocan altas temperaturas en las hojas (Bierhuizen et al, 1969). Barros y Maestri (1974a) atribuyeron la disminución temporal del crecimiento de las ramas laterales en enero y febrero (Gráfico 7) a las altas temperaturas. Respuestas similares se observaron en cafetos bajo riego.

El efecto de la temperatura en las raíces sobre el crecimiento aéreo del cafeto no ha recibido mucha atención. Franco (1958) encontró que las temperaturas día/noche de 26°/20°C en las raíces, ofrecieron la mejor combinación para el crecimiento de cafetos jóvenes y la acumulación de materia seca tanto en la parte aérea como en las raíces. Temperaturas más bajas o más altas ya sea en forma continua o alterna tuvieron un efecto inhibitorio y a veces (arriba de 33°C) letal.

Boss (1958) hizo ver que tanto la florescencia como el crecimiento vegetativo del café normalmente ocurren cuando la duración de los días comienza a aumentar, en ambos lados del Ecuador. Muy cerca del Ecuador el crecimiento del café y la florescencia son periódicas.

Barros y Maestri (1974a) sugirieron que la duración del día estaba involucrada en la disminución del crecimiento que se inicia a mediados de marzo en Vicosá, Brasil (Gráfico 7). Mostraron que el menor crecimiento sucede en junio-agosto cuando la duración del día es de cerca de 11 horas y el máximo crecimiento se obtiene cuando los días son de más de 12 horas. Sugirieron que las bajas temperaturas de junio-agosto servían para preparar la planta para el crecimiento que se inicia en setiembre. Piringer y Borthwick (1955) habían informado anteriormente que las ramas laterales de plantas expuestas a días largos tenían la tendencia a crecer más que las plantas bajo días cortos. Cannell (1972) pone en duda el papel de la duración del día en el control del crecimiento y la florescencia. Sin embargo agrega que cambios en temperatura y en lluvia pueden condicionar a la planta para responder a cambios en el fotoperíodo. Este efecto condicionador de la baja temperatura fue postulado también por Barros y Maestri (1972).

Las relaciones entre el crecimiento vegetativo y reproductivo no son muy bien conocidas. En el sur de la India la expansión rápida de los frutos alterna con el crecimiento vegetativo rápido (Mayne, 1944). McFarlane (1949) en Turrialba, atribuyó el ritmo de crecimiento vegetativo del cafeto a la formación y crecimiento de los frutos. Sin embargo, Boss (1958) mostró que la eliminación de los frutos no cambió la periodicidad del crecimiento, aunque el crecimiento fue mayor en las plantas sin

frutos. Según McFarlane (1949), W. H. Cowgill encontró en Guatemala que el crecimiento más rápido de las ramas coincidió con el crecimiento más rápido de los frutos. Esto también resultó cierto para Vicosa, Brasil (R. S. Barros y M. Mestri, observaciones sin publicar).

El tamaño relativo de las puntas de los brotes, frutos y el sistema tallo/raíz, como resumideros de los productos de asimilación, variaron estacionalmente en Kenya (Cannell y Huxley, 1969). Los frutos en crecimiento constituyen el resumidero principal para el producto de la fotosíntesis, limitando su movilización a otros tejidos vegetativos (Cannell, 1971a). Un aumento en la tasa de asimilación neta de árboles en producción, más que compensa el área foliar menor (Cannell, 1971a). Aunque el crecimiento vegetativo se ve reducido por la presencia de los frutos (Cannell, 1971a), la estacionalidad del crecimiento no se altera (Cannell y Huxley, 1969; Cannell, 1971b).

La florescencia ocurre un poco antes o simultáneamente con el período o períodos de máximo crecimiento de ramas laterales, en varias regiones (Wakefield, 1953; Dean, 1939; Rayner, 1946; Suárez de Castro y Rodríguez G., 1956; Clowes y Wilson, 1974) (Gráfico 5). El efecto de la florescencia sobre el crecimiento vegetativo no ha sido estudiado adecuadamente.

### C. Crecimiento del tallo y las raíces

La morfología y distribución del sistema radical del cafeto en varios tipos de suelos han sido estudiados por varios investigadores. En los trabajos de Saiz del Río et al. (1961) y Bull (1963) se encuentran referencias de los primeros trabajos hechos en este sentido. Sin embargo, el efecto de los factores climáticos y edáficos sobre la periodicidad del crecimiento de la raíz no ha recibido ninguna atención.

Según Saunders y Wakefield (1932) y Wakefield (1933), las raicillas superficiales del café mostraron, en Tanzania, dos períodos de rápido crecimiento (mayo-julio y enero-marzo). Ya que estos períodos coinciden con épocas de sequía, se atribuyó el crecimiento a la acumulación y producción de nitratos en el suelo. Sin embargo, no se dio ninguna evidencia para apoyar esta teoría.

En Ruiru, Kenya, el sistema tallo/raíz resultó ser un importante resumidero para los productos de la fotosíntesis, extrayéndolos de las ramas sin fruto y en ocasiones hasta de las ramas con frutos (Cannell y Huxley, 1969; Cannell, 1971a).

En Tanzania (Bull, 1963), el riego causó una menor penetración de la raíz primaria y en el desarrollo de las raíces secundarias en las capas inferiores del perfil del suelo.

Franco (1958) estudió el crecimiento de las raíces y de la parte aérea de plantas jóvenes de café bajo condiciones controladas con distintas temperaturas en las raíces (contínuas o alternadas). El crecimiento se midió como materia seca acumulada, siendo el mejor con una combinación de temperaturas para el día y la noche de 26°C/20°C. La relación parte aérea/raíz fue menor con temperaturas por debajo de la "normal" (26°C/20°C) y mayor con temperaturas arriba de la "normal". Dentro del rango de 13° a 33°C, las temperaturas bajas parecen tener un efecto indirecto sobre el crecimiento de la raíz y las temperaturas altas un efecto más directo. Franco (1974) y Magalhaes (1974) apoyan parcialmente este punto de vista. La absorción de fósforo se vio inhibida por las altas temperaturas (Franco, 1974), aún cuando la exposición fue por períodos cortos de hasta dos horas por día a temperaturas un tanto altas (45°C). La respuesta de las plantas fue explicada como un efecto detrimento sobre la actividad de las raíces

(Magalhaes, 1974). Gindel (1962), en Israel encontró una *periodicidad* estacional en el crecimiento del cambium en el café. En *Vicosia, Ciudad* Brasil, el crecimiento del cambium *continúa* *hasta* *setiembre* *desde* *fin-* *ales* *de* *diciembre* *hasta* *mediados* *de* *marzo*, simultáneamente con la inhibición temporal del crecimiento de las ramas laterales (Barros y Maestri, 1974a, b) (Gráficos 7 y 9). Estas observaciones concuerdan con las de Cannell (1971b), quien estableció la siguiente secuencia de prioridades de los resumideros *hojas > ramas > sistema radical > tallo*.

Tanto las temperaturas altas como las bajas le causan daños al tallo del cafeto. Aún antes de que se tengan daños visibles, las temperaturas extremas pueden afectar el crecimiento de las raíces y de la parte aérea, impidiendo la translocación, como ocurre con otras especies (Crafts y Crisp, 1971). Plantas cultivadas bajo condiciones controladas con temperaturas de día y de noche de 30°/30°C o 30°/23°C, desarrollaron pequeños tumores en la base del tallo (Franco, 1958). Unas lesiones que aparecen en el cuello del tallo durante el verano en Brasil pueden ser inducidas experimentalmente, mediante tratamientos localizados con temperaturas de 45°C o más (Franco, 1961). En Brasil, la superficie del suelo en el verano llega a 45°- 51°C (Franco, 1961).

También el estrangulamiento de la parte baja del tallo que aparece en plantas jóvenes durante los inviernos fríos del sur de Brasil, fue reproducido experimentalmente usando bajas temperaturas (Drummond y Costa, 1952; Franco, 1960; *Rossetti et al.*, 1960). Temperaturas hasta de 11°C causaron esa lesión (*Rossetti et al.*, 1960).

Sería muy interesante determinar la forma en la que las temperaturas extremas afectan la translocación en el floema de plantas jóvenes de café y las implicaciones de estos efectos en relación con la necesidad de la sombra para un mejor crecimiento, como se ha encontrado en algunos lugares.

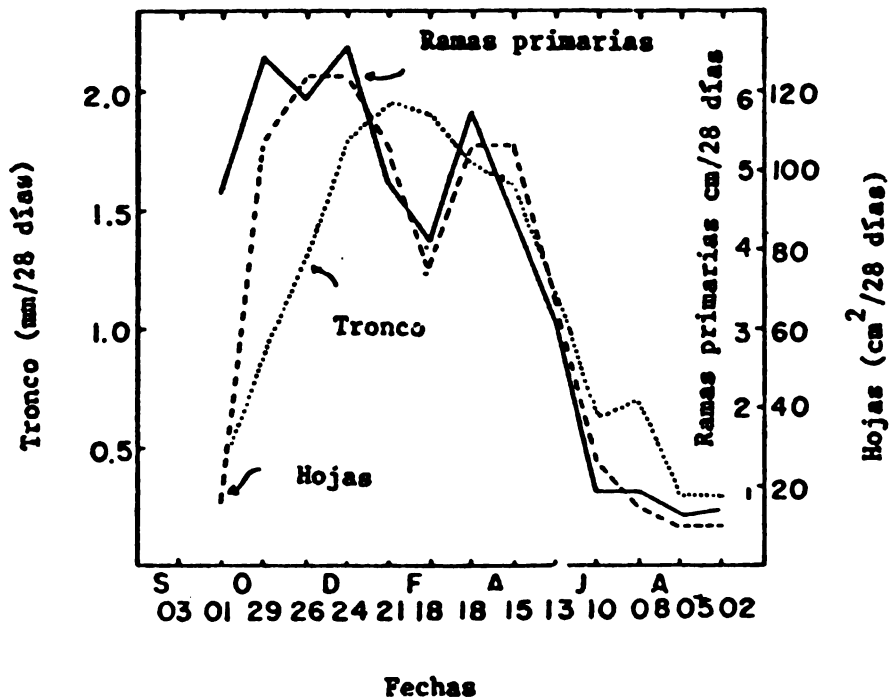


GRAFICO 9. Tasas de crecimiento del tronco (promedio de 24 troncos) comparados con el crecimiento lateral de las ramas y el área foliar en esas ramas, en Viçosa, Minas Gerais, Brasil. Esta Gráfica se derivó de la Gráfica 7, para que se entienda mejor (Barros y Maestri, 1946).

## V. CRECIMIENTO REPRODUCTIVO

### A. Florescencia

La florescencia del café ha sido revisada por Alvim (1973), por lo que sólo se harán algunos comentarios adicionales.

Cannell, en Kenya, (1972) investigó las respuestas de cafetos maduros al fotoperíodo prolongando la duración del día "natural" (12 horas) a más de 15 horas, o interrumpiendo la noche por 15 minutos o tres horas. En uno de tres casos, las plantas tratadas retuvieron el estímulo inductivo de los días cortos por lo menos por seis meses (el fotoperíodo natural de Kenya es siempre inductivo). Solamente después de ese lapso las plantas tendieron a responder a los días largos, es decir, las flores se iniciaron más despacio y las ramas crecieron más rápido que en los árboles sin tratamiento. Sin embargo, la respuesta fue bastante más débil que la mostrada por plantas jóvenes (Piringer y Borthwick, 1955). De allí que Cannell (1972) sugiriera que los cambios estacionales en el crecimiento y en el desarrollo de flores de los árboles adultos en la mayoría de las áreas en las que se cultiva café, son regulados por factores diferentes al fotoperíodo. Sugirió también, que por ejemplo en Turrialba, la florescencia podría estar asociada con el período relativamente frío que la precede, tal como se muestra en el Gráfico 8. Sin embargo, Turrialba tiene un rango de temperatura tan pequeño (Gráfico 8) que es difícil entender su efecto sobre la florescencia. Sería muy interesante estudiar la sensibilidad del café al fotoperíodo a más altas latitudes, en las que los cambios estacionales del fotoperíodo son mayores. Cannell (1972) sugiere que la respuesta de los árboles a los cambios en la duración

del día está sujeta a las fluctuaciones de la temperatura y la lluvia. Warner y Gituanja (1970a) ya habían notado anteriormente que la tasa de diferenciación floral en Kenya era mayor en los meses fríos y que también continuaban sin interrupción por un tiempo considerable en Marianne, en donde las temperaturas son más bajas que en Ruiru. La temperatura, por lo tanto, puede ser un factor importante en la diferenciación floral. Incidentalmente, en Kenya, en las áreas al este de Rift Valley, se presentan dos períodos de crecimiento y de floración, que coinciden con la primera mitad de cada una de las dos estaciones de lluvias. La iniciación floral principia un poco antes de que las yemas terminales de las ramas laterales entren en un período de descanso (Wormer y Gituanja, 1970a, b).

Browning (1973) concluye que la ruptura de la dormancia de las yemas florales está controlada por hormonas. Después de que las lluvias o el riego rompen la dormancia, el contenido de giberelina de las yemas aumenta rápidamente, mientras que no se altera en la savia del xilema. La giberelina de las yemas disminuye tan pronto como se inicia el crecimiento rápido. Los contenidos absolutos de ácido abscísico no cambiaron sino hasta cuatro días antes de la antesis, aumentando de allí en adelante. Browning (1973) sugiere que el reinicio del crecimiento que lleva a la antesis puede ser regulado por la liberación de giberelinas libres a partir de formas ligadas en las yemas. En vista del papel que juega la tensión hídrica en la terminación de la dormancia de las yemas, Browning reconoce la existencia de un estímulo secundario que se transporta en el xilema, posiblemente una citoquinina podría estar involucrada.



Después de romperse la dormancia de las yemas florales por la lluvia, aumenta el contenido de almidones en la corola, hasta nueve días antes de la antesis. Posteriormente disminuye poco a poco al principio y violentamente al llegar al cuarto día previo a la antesis. Los azúcares aumentan en forma constante hasta la florecencia (Croope et al., 1970). Los granos de almidón prácticamente desaparecen en la corola (Maestri et al., 1970). Es probable que el almidón en la corola este asociado con cambios en los niveles de giberelinas, como lo informó Browning (1973). Aparentemente, el crecimiento de las yemas envuelve dos fases metabólicas distintas, una caracterizada por la acumulación de almidón y otra por la hidrólisis del almidón (Croope et al., 1970).

Frederico y Maestri (1970) y Gopal y Vasudeva (1973) estudiaron el crecimiento de las yemas florales en Minas Gerais (Brasil) y en el sur de la India. Las yemas florales fueron más grandes y más pesadas en la India que en Brasil. La mayor disponibilidad de agua en el suelo y las temperaturas más altas en la India, así como las diferencias en variedades, podrían explicar esas discrepancias.

#### B. Frutificación

La curva de crecimiento de los frutos de café es de forma sigmoide (León y Fournier, 1962; Gindel, 1962; Wormer, 1964; Ramaiah y Vasudeva, 1969; Cannell, 1971d). el Gráfico 9, muestra las curvas de crecimiento del fruto de cinco cultivares de café. Al principio es insignificante. Sigue un período de rápido crecimiento, hasta que el fruto verde se acerca a su tamaño final. Después sigue un período sin crecimiento que dura hasta que la fruta principia a madurar. Finalmente vuelve a presentarse el crecimiento y la fruta se agranda rápidamente. Wormer

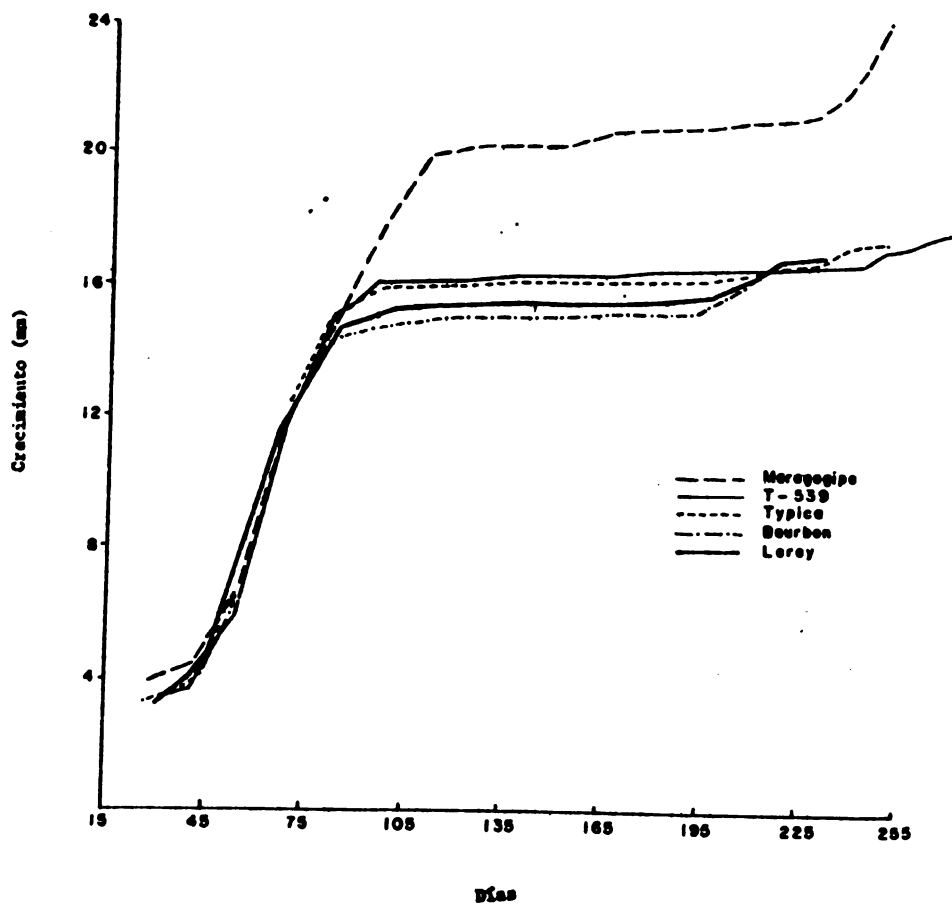


GRAFICO 10. Curvas de crecimiento longitudinal de frutos de café de cinco variedades (Lafu y Fournier, 1962).

(1964) y Cannell (1971d) agregan otro período durante el cual el peso seco del fruto aumenta en forma regular mientras que el peso fresco aumenta muy poco. Ellos dividen el crecimiento del fruto en cinco etapas: (1) "cabeza de alfiler", (2) rápido crecimiento, (3) crecimiento suspendido o lento, (4) llenado del endosperma, y (5) maduración.

La tasa de respiración del pericarpio y la semilla de frutos en crecimiento se reduce grandemente con la edad, aunque el consumo de oxígeno por fruto no cambia. La tasa de respiración del pericarpio, durante y después de la maduración, fue mayor que antes de la maduración. Frutos en el estado de cabeza de alfiler tienen una tasa de respiración alta y no deben considerarse como dormidos o aletargados (Cannell, 1971a).

En Kenya, el tamaño final del grano depende mucho de la lluvia de los cuatro o seis meses anteriores a la cosecha (10-17 semanas después de la florescencia) (Cannell, 1971a). Este período corresponde al de expansión rápida del fruto después del cual se endurece el endocarpio (León y Fournier, 1962). El tamaño que alcanzan los lóculos en ese momento, determina el tamaño potencial del grano (Warner, 1966). En Kenya, las únicas prácticas culturales que aumentaron el tamaño del grano fueron el riego y el uso de cobertura muerta, ambas mejoran el balance hídrico de los árboles (Cannell, 1971d).

Cannell y Huxley (1969) mostraron que productos de asimilación con  $CO_2$  marcado se movilizaron preferentemente hacia los frutos sin modificar el esquema general y estacional de translocación. Cannell (1971a) midió los cambios en peso seco de brotes defoliados y anillados y llegó a la conclusión de que los carbohidratos son importados

en gran cantidad desde ramas con mucha producción de frutos durante la etapa de rápida expansión de los frutos. Este exceso de carbohidratos permite que las ramas produzcan más hojas y retengan más frutos que ramas similares que han sido anilladas en la base. Las ramas laterales pequeñas también contribuyen bastante al crecimiento de los frutos, especialmente cuando las ramas productoras tienen muchos frutos y hay pocas ramas laterales (Cannell, 1970). Aunque los frutos en crecimiento constituyen resumideros fuertes y monopolizan los carbohidratos disponibles, también estimulan la fotosíntesis (Cannell, 1971b). Además los frutos verdes tienen estomas (Dedecca, 1958) y pueden sintetizar algo de carbohidratos. Sin embargo la contribución de los frutos en desarrollo a su propio desarrollo es pequeña (Cannell, 1971b).

Varios investigadores han notado una relación entre las reservas de carbohidratos y el crecimiento de los frutos (Cooil y Nakayama, 1953; Wormer y Egabde, 1965; Patel, 1970; Janardhan et al., 1971). Los frutos continúan su crecimiento aún después de haber agotado todo el almidón de la madera, lo que sugiere que la cosecha en crecimiento moviliza primero los carbohidratos de la madera y posteriormente los de las hojas (Wormer y Egabole, 1965). Sin embargo Patel (1970) y Janardhan et al. (1971) encontraron que los frutos en desarrollo toman almidones de la madera y de las hojas simultáneamente.

El contenido de almidón de las hojas parece ser un buen índice de la economía de los carbohidratos en la planta. Cooil y Nakayama (1953) observaron que la producción de un año es pequeña si las reservas de carbohidratos son bajas durante la florescencia y la primera etapa de crecimiento del fruto. Patel (1970) encontró que la

magnitud de la cosecha se correlaciona mejor con el contenido de almidón de las hojas que con el de la madera.

Desordenes fisiológicos como "la muerte descendente por sobreproducción" de Kenya (Wormer, 1965a), la "muerte descendente de Lyamungu" en Tanzania (Burdekin y Baker, 1964) o el "crecimiento débil" de Tanzania (Robinson y Bull, 1961) han sido atribuidos a bajas reservas de almidón asociadas con altas producciones y otras condiciones que conducen a la deficiencia de carbohidratos.

La caída de los frutos ocurre de 8 a 12 semanas después de la florescencia cuando los frutos están en el primer mes de expansión rápida (Montoya y Sylvain, 1962; Huxley e Ismail, 1969). También los frutos pueden caerse más tarde si la disponibilidad de carbohidratos es excepcionalmente baja (Cannell, 1971a). Sin embargo, las observaciones de Gopal (1971) de que el 2, 4-D o el 2, 4, 5-T en aspersion reducen la caída de los frutos sugiere que también están envueltos controles hormonales.

## VI. CONCLUSIONES

Es esencial contar con información básica sobre la fisiología del cafeto para aumentar la producción (Huxley, 1970). Se conoce muy poco y se necesita mucha más investigación.

A pesar que el café está clasificado como una planta  $C_3$  y parece que tiene fotorespiración (Decker y Tió, 1959; Heath y Orchard, 1957; Nunes et al., 1968, 1969) se tiene dudas con relación al origen del  $CO_2$  que aumenta en el mesofilo de la hoja, como respuesta a las altas temperaturas. Bajo condiciones de campo, las altas temperaturas coinciden con intensidades altas de luz (Barros y Maestri, 1972), lo que complica el problema.

Altas temperaturas, alta intensidad de luz y períodos secos reducen el crecimiento de las ramas del cafeto en favor del sistema raíz-tallo (Cannell, 1971a; Cannell y Huxley, 1969; Barros y Maestri, 1974b). La fuerza relativa de los diferentes resumideros (sinks) parece estar controlada por hormonas. Sin embargo hay muy poca información específica disponible sobre los niveles o tipos de hormonas involucradas y sus efectos en respuesta a cambios climáticos.

Se necesita mucha investigación en iniciación floral y la ruptura de la dormancia. Aparentemente el cafeto es una planta de día corto (Franco, 1940; Piringer y Borthwick, 1955; Went, 1957). El trabajo de Cannell (1972) con plantas adultas bajo condiciones de campo ha modificado un tanto este punto de vista. Ese trabajo debe ser repetido con plantas adultas bajo condiciones ambientales controladas. Una importante pregunta que debe ser contestada es la de porqué se necesita un período seco para soltar la dormancia de las yemas florales (Alvim, 1958;

Browning et al., 1970) cuando los niveles de inhibidores aumentan con el avance del período seco y el nivel de promotores en las yemas aumenta sólo después de las primeras lluvias. También se necesita investigación sobre la fisiología de la producción bianual y la formación de frutos después de la polinización. Respuestas a estas y otras interrogantes contribuirían enormemente a los programas de fitomejoramiento y manejo para mejorar la productividad del café.

## LITERATURA CITADA

- Alègre, C. (1959). Climats et caféiers d'Arabie. *Agron. Trop.* 14, 23-58.
- Alvim, P. de T. (1953). Algunos estudios sobre la fisiología del cafeto. *Suelo Tico* 7, 58-62.
- Alvim, P. de T. (1958). Recent advances in our knowledge of coffee trees. I. Physiology. *Coffee Tea Ind. Flavor Field* 81, 17-18, 20, 22, and 24-25.
- Alvim, P. de T. (1960). Physiology of growth and flowering in coffee. *Coffee (Turrialba)* 2, 57-62.
- Alvim, P. de T. (1964). Tree growth periodicity in tropical climates. In "The Formation of Wood in Forest Trees" (M. H. Zimmermann, ed.), pp. 479-495. Academic Press, New York.
- Alvim, P. de T. (1968). Some factors to be considered in diagnosing moisture deficiency by stomatal opening. *Cienc. Cult (São Paulo)* 20, 726-732.
- Alvim, P. de T. (1973). Factors affecting flowering of coffee. In "Genes, Enzymes and Population" (A. M. Srb, ed.), Vol. 2, pp. 193-202. Plenum, New York.
- Alvim, P. de T., and Havis, J. R. (1954). An improved infiltration series for studying stomatal opening as illustrated with coffee. *Plant Physiol.* 29, 97-98.
- Barros, R. S., and Maestri, M. (1972). Periodicidade do crescimento em café. *Rev. Ceres* 19, 424-448.
- Barros, R. S., and Maestri, M. (1974a). Influência dos fatores climáticos sobre a periodicidade de crescimento vegetativo do café (*Coffea arabica* L.). *Rev. Ceres* 21, 268-279.
- Barros, R. S., and Maestri, M. (1974b). Ritmo de crescimento do tronco do café. *Turrialba* 24, 127-131.
- Bierhuizen, J. F., Nunes, M. A., and Ploegman, C. (1969). Studies on the productivity of coffee. II. Effect of soil moisture on photosynthesis and transpiration of *Coffea arabica*. *Acta Bot. Neerl.* 18, 367-374.
- Boss, M. L. (1951). Some external and internal factors related to the growth cycle of coffee. Int.-Am. Inst. Agric. Sci., Turrialba (unpublished Master's thesis).
- Boss, M. L. (1958). Some environmental factors related to the growth cycle of *Coffea arabica* L. *Proc. Fla. State Hort. Soc.* 71, 327-332.
- Bravo C., M., and Fernandez, C. E. (1964). Respuesta de plantas jóvenes de café a la aplicación de tres niveles de humedad en el suelo y dos fertilizantes nitrogenados. *Turrialba* 14, 15-23.
- Browning, G. (1973). Flower bud dormancy in *Coffea arabica* L. I. Studies of gibberellin in flower buds and xylem sap and of abscisic acid in flower buds in relation to dormancy release. *J. Hortic. Sci.* 48, 29-41.
- Browning, G., Hoad, G. V., and Gaskin, P. (1970). Identification of abscisic acid in flower buds of *Coffea arabica* L. *Planta* 94, 213-219.



- Bull, R. A. (1963). Studies on the effect of mulch and irrigation on root and stem development in *Coffea arabica* L. 1. Changes in the root system induced by mulching and irrigation. *Turrialba* 13, 96-115.
- Burdekin, D. A., and Baker, R. M. (1964). "Lyamungu dieback" of Arabica coffee in Tanganyika. II. Relation of starch reserves to Lyamungu dieback. *Ann. Appl. Biol.* 54, 107-113.
- Camargo, R. de, and Telles, A. de A., Jr. (1953). Botânica do cafeeiro. In "O Café no Brasil, sua Aclimação e Industrialização" Vol. 1, Ser. Estud, Bras. No. 8, pp. 38-88. Serv. Inf. Agric. Minist. Agric., Rio de Janeiro, Brasil.
- Cannell, M. G. R. (1970). The contribution of carbohydrates from vegetative laterals to the growth of fruits on the bearing branches of *Coffea arabica*. *Turrialba* 20, 15-19.
- Cannell, M. G. R. (1971a). Effects of fruiting, defoliation and ring-barking on the accumulation and distribution of dry matter in branches of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Exp. Agric.* 7, 63-74.
- Cannell, M. G. R. (1971b). Production and distribution of dry matter in trees of *Coffea arabica* L. in Kenya as affected by seasonal climatic differences and the presence of fruits. *Ann. Appl. Biol.* 67, 99-120.
- Cannell, M. G. R. (1971c). Seasonal patterns of growth and development of Arabica coffee in Kenya. Part III. Changes in the photosynthetic capacity of the trees. *Kenya Coffee* 36, 68-74.
- Cannell, M. G. R. (1971d). Seasonal patterns of growth and development of Arabica coffee in Kenya. Part IV. Effects of seasonal differences in rainfall on bean size. *Kenya Coffee* 36, 176-180.
- Cannell, M. G. R. (1971e). Changes in the respiration and growth rates of developing fruits of *Coffea arabica* L. *J. Hortic. Sci.* 46, 263-272.
- Cannell, M. G. R. (1972). Photoperiodic response of mature trees of Arabica coffee. *Turrialba* 22, 198-206.
- Cannell, M. G. R., and Huxley, P. A. (1969). Seasonal differences in the pattern of assimilate movement in branches of *Coffea arabica* L. *Ann. Appl. Biol.* 64, 345-357.
- Carvalho, A., and Antunes Filho, H. (1952). Novas observações sobre o dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia* 12, 81-84.
- Carvalho, A., Krug, C. A., and Mendes, J. E. T. (1950). O dimorfismo dos ramos em *Coffea arabica* L. *Bragantia* 10, 151-159.
- Castillo Z., J. (1957). Observaciones sobre la relación del crecimiento del cafeto y temperatura, en condiciones de campo. *Cenicafé* 8, 305-313.
- Castillo Z., J. (1961). Ensayo de analisis del crecimiento en café. *Cenicafé* 12, 1-16.
- Clowes, M. St. J. (1973). Physiological dieback of coffee. *Rhod. Agric. J.* 70, 85-86 and 89.
- Clowes, M. St. J., and Wilson, J. H. (1974). Physiological factors influencing irrigation management of coffee in Rhodesia. *Rhod. Agric. J.* 71, 53-55.

- Cooil, B. J., and Nakayama, H. (1953).. Carbohydrate balance as major factor affecting yield of the coffee tree. *Hawaii Agric. Exp. Stn., Prog. Notes* 91, 1-16.
- Crafts, A. S., and Crisp, C. E. (1971). "Phloem Transport in Plants," pp. 370-376. Freeman, San Francisco, California.
- Croope, S. M. S., Frederico, D., Maestri, M., and Sant'Anna, R. (1970). Variações no conteúdo de amido e açúcares nas corolas de café (*Coffea arabica* L.) durante a floração. *Rev. Ceres* 17, 217-226.
- Dean, L. A. (1939). Relationship between rainfall and coffee yields in the Kona district, Hawaii. *J. Agric. Res.* 59, 217-222.
- Decker, J. P., and Tió, M. A. (1959). Photosynthetic surges in coffee seedlings. *J. Agric. Univ. P. R.* 43, 50-55.
- Dedecca, D. M. (1958). Recent advances in our knowledge of coffee tree. 4. Anatomy. *Coffee Tea Ind. Flavor Field* 81, 46-50.
- Drumond, D. A., and Costa, A. C., Jr. (1952). Ocorrência de uma destruição da casca do cafeeiro em Minas Gerais. *Reun. Lat. Am. Fitogenet. Fitoparasitol. Bol.*, 2nd, p. 67.
- Franco, C. M. (1938). Sobre a fisiologia dos estomas do cafeeiro *Coffea arabica* L. *An. Reun. Sul-Am. Bot.*, 1st, Rio de Janeiro Vol. 3, pp. 293-302.
- Franco, C. M. (1940). Fotoperiodismo em cafeeiro (*C. arabica* L.). *Rev. Inst. Café* 15, 1586-1592.
- Franco, C. M. (1951). A água no solo e o sombreamento dos cafezais na América Central. *Bragantia* 11, 100-119.
- Franco, C. M. (1952). A água no solo e o sombreamento dos cafezais em São Paulo. *Bul. Superintend. Serv. Café* 27, 10-19.
- Franco, C. M. (1958). Influence of temperature on growth of coffee plant. *IBEC Res. Inst. [Bull.]* 16, 1-21.
- Franco, C. M. (1960). Estrangulamento do caule do cafeeiro, causado pelo frio. *Bragantia* 19, 515-521.
- Franco, C. M. (1961). Lesão do colo do cafeeiro causada pelo calor. *Bragantia* 20, 645-652.
- Franco, C. M. (1965). Fisiologia do Cafeeiro. In "Cultura e Adubação do Cafeeiro," 2nd ed., pp. 63-80. Inst. Bras. Potassa, São Paulo.
- Franco, C. M. (1974). Efeito da temperatura do solo e suas variações sobre o crescimento do cafeeiro. *Simp. Lat.-am. Fisiol. Veg.*, 5th, 1974 Abstracts, p. 54.
- Franco, C. M., and Inforzato, R. (1950). Quantidade de água transpirada pelo cafeeiro cultivado ao sol. *Bragantia* 10, 247-257.
- Frederico, D., and Maestri, M. (1970). Ciclo de crescimento dos botões florais do café (*Coffea arabica* L.). *Rev. Ceres* 17, 171-181.
- Gindel, I. (1962). Ecological behavior of the coffee plant under semi-arid conditions. *Coffee (Turrialba)* 4, 49-63.
- Gopal, N. H. (1971). Preliminary studies on the control of fruit drop in Arabica Coffee. *Indian Coffee* 35, 413-417.

- Gopal, N. H., and Ramaiah, P. K. (1971). Studies on wilting and die-back of Arabica coffee plants. *Indian Coffee* 35, 249-252 and 257.
- Gopal, N. H., and Vasudeva, H. (1973). Physiological studies on flowering in Arabica coffee under South Indian conditions. I. Growth of flower buds and flowering. *Turrialba* 23, 146-153.
- Haarer, A. E. (1962). "Modern Coffee Production." Leonard Hill, London.
- Haarer, A. E. (1963). Best environment for coffee. *Indian Coffee* 27, 289-291.
- Heath, O. V. S., and Orchard, B. (1957). Midday closure of stomata. Temperature effects on the minimum intercellular space carbon dioxide concentration "I". *Nature (London)* 180, 180-182.
- Hernández Medina, E. (1965). Consideraciones fisiológicas en torno al desarrollo y fructificación del cafeto. *Rev. Agric. P. R.* 44, 8-14.
- Hollies, M. A. (1967a). Chronic leaf fall in Arabica coffee in Tanzania. *East Afr. Agric. For. J.* 32, 404-410.
- Hollies, M. A. (1967b). Effects of shade on the structure and chlorophyll content of Arabica coffee leaves. *Exp. Agric.* 3, 183-190.
- Huerta S., A. (1954). La influencia de la intensidad de luz en la eficiencia asimilatoria y el crecimiento del cafeto. Inst. Interam. Cienc. Agric., Turrialba (unpublished Master's thesis).
- Huerta S., A., and Alvim, P. de T. (1962). Índice de área foliar y su influencia en la capacidad fotosintética del cafeto. *Cenicafé* 13, 75-84.
- Huxley, P. A. (1967). The effects of artificial shading on some growth characteristics of Arabica and Robusta coffee seedlings. I. The effects of shading on dry weight, leaf area and derived growth date. *J. Appl. Ecol.* 4, 291-308.
- Huxley, P. A. (1970). Some aspects of the physiology of Arabica coffee—the central problem and the need for a synthesis. In "Physiology of Tree Crops" (L. C. Luckwill and C. V. Cutting, eds.), pp. 255-268. Academic Press, New York.
- Huxley, P. A., and Ismail, S. A. H. (1969). Floral atrophy and fruit set in Arabica coffee in Kenya. *Turrialba* 19, 345-354.
- Janardhan, R. V., Gopal, N. H., and Ramayiah, P. K. (1971). Carbohydrate reserves in relation to vegetative growth, flower and fruit formation, and crop levels in Arabica Coffee. *Indian Coffee* 35, 145-148.
- Jones, M. B., and Mansfield, T. A. (1970). A circadian rhythm in the level of the carbon dioxide compensation point in *Bryophyllum* and *Coffee*. *J. Exp. Bot.* 21, 159-163.
- Kozlowski, T. T., and Keller, T. (1966). Food relations of woody plants. *Bot. Rev.* 32, 293-382.
- Leon, J., and Fournier, L. (1962). Crecimiento y desarrollo del fruto de *Coffea arabica* L. *Turrialba* 12, 65-74.
- Levitt, J. (1972). "Responses of Plants to Environmental Stresses." Academic Press, New York.

- Loomis, R. S., Williams, W. A., and Hall, A. E. (1971). Agricultural productivity. *Annu. Rev. Plant Physiol.* 22, 431-468.
- McFarlane, W. L. (1949). Some factors affecting growth and yield of coffee. Int. Am. Inst. Agric. Sci., Turrialba (unpublished Master's thesis).
- Maestri, M., and Gomes, F. R. (1961). Crescimento de mudas de café (*Coffea arabica* L. var. Bourbon) sob diferentes níveis de luz. *Rev. Ceres* 11, 265-271.
- Maestri, M., and Vicira, C. (1958). Movimento de estômatos em café, sob condições naturais. *Rev. Ceres* 10, 324-331.
- Maestri, M.; Shimoya, C., Croope, S. M. S., and Frederico, D. (1970). Observações sobre a distribuição de grãos de amido e modificações anatômicas na carola de café durante a floração. *Rev. Ceres* 17, 227-234.
- Magalhães, A. C. (1964). Efeito da redução da superfície foliar sobre o desenvolvimento de cafeeiros. *Bragantia* 23, 337-342.
- Magalhães, A. C. (1974). Efeito da temperatura das raízes sobre os processos de translocação em cafeeiros. *Simp. Lat.-am. Fisiol. Veg., 5th, 1974 Abstracts*, p. 36.
- Mayne, W. W. (1944). The growth and bearing habits of *Coffea arabica* L. under South India conditions. *Plant. Chron.* 39, 284-286.
- Montoya, L. A., and Sylvain, P. G. (1962). Aplicacion de soluciones de azúcar en asperciones foliares, para prevenir la caída del grano de café. *Turrialba* 12, 100-101.
- Montoya, L. A., Sylvain, P. G., and Umaña, R. (1961). Effect of light intensity and nitrogen fertilization upon growth differentiation balance in *Coffea arabica* L. *Coffee (Turrialba)* 3, 97-108.
- Newton, O. A., Jr. (1952). A preliminary study of the growth and flower habits of *Coffea arabica* L. Int.-Am. Inst. Agric. Sci., Turrialba (unpublished report).
- Nosti Nava, J. (1953). "Cacao, Café y Té." Salvat, Barcelona.
- Nunes, M. A., Bierhuizen, J. F., and Ploegman, C. (1968). Studies on the 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.
- Nunes, M. A., Bierhuizen, J. F., and Ploegman, C. (1969). Studies on productivity of coffee. III. Differences in photosynthesis between four varieties of coffee. *Acta Bot. Neerl.* 18, 420-424.
- Nutman, F. J. (1933). The root system of *Coffea arabica* L. I. Root systems in typical soils of British East Africa. *Exp. Agric.* 1, 271-284.
- Nutman, F. J. (1937a). Studies on the physiology of *Coffee arabica*. I. Photosynthesis of coffee leaves under natural conditions. *Ann Bot. (London)* [N.S.] 1, 353-367.
- Nutman, F. J. (1937b). Studies on the physiology of *Coffea arabica*. II. Stomatal movements in relation to photosynthesis under natural conditions. *Ann. Bot. (London)* [N.S.] 1, 681-693.
- Nutman, F. J. (1937c). Bearing of recent physiological research on the shade problem in Arabica coffee cultivation. *East. Afr. Agric. J.* 2, 366-370.

- Nutman, F. J. (1938). Stomatal movement and epidermal water content. *Nature (London)* 141, 608.
- Patel, R. Z. (1970). A note on the seasonal variations in starch content of different parts of Arabica coffee trees. *East Afr. Agric. For. J.* 36, 1-4.
- Piringer, A. A., and Borthwick, H. A. (1955). Photoperiodic responses of coffee. *Turrialba* 5, 72-77.
- Ramaiah, P. K., and Gopal, N. H. (1969). Effects of temperature and light on Arabica coffee. *Indian Coffee* 33, 254-259 and 263.
- Ramaiah, P. K., and Vasudeva, N. (1969). Observations on the growth of coffee berries in South India. *Turrialba* 19, 455-464.
- Rayner, R. W. (1946). Growth and bearing habits of *Coffea arabica* L. in Kenya and Southern India. *East Afr. Agric. J.* 11, 251-255.
- Reeves, R. G., and Vilanova, T. (1948). Estudio preliminar acerca del crecimiento periódico de los cafetos. *Café de El Salvador* 18, 1085-1092.
- Robinson, J. B. D., and Bull, R. A. (1961). Debility growth symptoms in Arabica coffee. *Kenya Coffee* 26, 251-256.
- Rossetti, V., Pinheiro, E. P., and Abrahão, J. (1960). Estrangulamento da haste do cafeeiro e reprodução experimental de um dos tipos dessa doença. *Arq. Inst. Biol., São Paulo* 27, 179-186.
- Sáiz Del Rio, J. F., Fernández, C. E., and Bellavita, O. (1961). Distribution of absorbing capacity of coffee roots determined by radioactive tracers. *Proc. Am. Soc. Hortic. Sci.* 77, 240-244.
- Saunders, F. R., and Wakefield, A. J. (1932). "Coffee Cultivation with Special Reference to Northern Province Tanganyika Territory," Pam. No. 7. Department of Agriculture, Tanganyika.
- Silveira, A. J. da, and Maestri, M. (1973). Crescimento de mudas de café. (*Coffea arabica* L. cv. 'Bourbon') sob quatro níveis de luz, em Viçosa, Minas Gerais. *Rev. Ceres* 20, 354-369.
- Suárez de Castro, F., and Rodriguez G., A. (1956). "Relaciones entre el crecimiento del cafeto y algunos factores climáticos." (Bol. Tec. No. 16). Campaña de Defensa y Restauración de Suelos, Federación Nacional de Cafeteros de Colombia, Chinchiná.
- Sylvain, P. G. (1954). Long-range objectives in studies of the physiology of coffee. *Turrialba* 4, 13-22.
- Sylvain, P. G. (1955a). Some observations on *Coffea arabica* in Ethiopia. *Turrialba* 5, 37-53.
- Sylvain, P. G. (1955b). "The Photosynthesis of *Coffea arabica* L." Basic Inf. Mat. No. 1 (mimeo.). Int.-Am. Inst. Agric. Sci., Turrialba.
- Sylvain, P. G. (1958). "El ciclo de crecimiento de *Coffea arabica*." (mimeo.) Inst. Int.-Am. Cienc. Agric., Turrialba.
- Thoday, D. (1938). Stomatal movement and epidermal water-content. *Nature (London)* 141, 164.

- Thorold, C. A. (1954). Elgon dieback disease in coffee. *East Afr. Agric. J.* 10, 198–206.
- Tió, M. A. (1962). Effect of light intensity on the rate of apparent photosynthesis in coffee leaves. *J. Agric. Univ. P. R.* 46, 159–166.
- Trench, A. D., and Beckley, V. A. (1935). Observations on coffee in Kenya. I. Chlorosis and die-back in coffee. *Emp. J. Exp. Agric.* 3, 203–209.
- Trojer, H. (1968). The phenological equator for coffee planting in Colombia. In "Agroclimatological Methods," Proc. Read. Symp., pp. 107–113. UNESCO, Paris.
- Vasudeva, N. (1967). Preliminary studies on the growth of coffee leaves. *Indian Coffee* 31, 5–6.
- Wakefield, A. J. (1933). "Arabica coffee. Periods of Growth and Seasonal Measures." Pam. No. 9. Department of Agriculture, Tanganyika Territory.
- Wellman, F. L. (1961). "Coffee. Botany, Cultivation and Utilization." Leonard Hill, London.
- Went, F. W. (1957). "Experimental Control of Plant Growth," pp. 164–168. *Chronica Botanica*, Waltham, Massachusetts.
- Wormer, T. M. (1964). The growth of the coffee berry. *Ann. Bot. (London)* [N.S.] 28, 47–55.
- Wormer, T. M. (1965a). Some physiological problems of coffee cultivation in Kenya. *Café (Lima, Peru)* 6, 1–20.
- Wormer, T. M. (1965b). The effect of soil moisture, nitrogen fertilization and some meteorological factors on stomatal aperture of *Coffea arabica* L. *Ann. Bot. (London)* [N.S.] 29, 523–539.
- Wormer, T. M. (1966). Shape of bean in *Coffea arabica* L. in Kenya. *Turrialba* 16, 221–236.
- Wormer, T. M., and Egabole, H. E. (1965). Visual scoring of starch in *Coffea arabica* L. II. Starch in bearing and non-bearing branches. *Exp. Agric.* 1, 41–54.
- Wormer, T. M., and Gituanja, J. (1970a). Floral initiation and flowering of *Coffea arabica* L. in Kenya. *Exp. Agric.* 6, 157–170.
- Wormer, T. M., and Gituanja, J. (1970b). Seasonal patterns of growth and development of Arabica coffee in Kenya. Part II. Flower initiation and differentiation in coffee East of the Rift Valley. *Kenya Coffee* 35, 270–277.
- Zelitch, I. (1971). "Photosynthesis, Photorespiration, and Plant Productivity," pp. 269–272. Academic Press, New York.



| FECHA DE DEVOLUCION |  |  |  |
|---------------------|--|--|--|
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |
|                     |  |  |  |



IICA  
PM-288

Ecofisiología de cultivos tropicales  
Café

Autor

Título

Fecha Devolución

Nombre del solicitante

| Fecha Devolución | Nombre del solicitante |
|------------------|------------------------|
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |
|                  |                        |

DOCUMENTO  
MICROFILMADO

Fecha: 7 JUL 1983