

Evaluación del efecto de períodos de anegamiento y post-anegamiento en el crecimiento y desempeño bioquímico de plantas de Coffea arabica L variedad Cenicafé 1. en fase vegetativa

Paola Andrea Calderón Tulcán

Asesor

Manuel Francisco Polanco Puerta. PhD

Andrés Felipe León Burgos. MSc

Universidad Nacional Abierta y a Distancia UNAD

Escuela de Ciencias Agrícolas, Pecuarias y del Medio Ambiente ECAPMA

Agronomía

2026

Dedicatoria

Quiero dedicar este trabajo a mi hijo, mi compañero de vida y de batallas. Este logro no me pertenece solo a mí, sino a los dos. Dedico este trabajo a nuestra paciencia compartida y a tu capacidad de adaptación; gracias por crecer con amor en medio de mis libros y desvelos. Tu ternura ha sido el refugio donde recargue fuerzas, y este título es el testimonio de que todo esfuerzo vale la pena para nosotros.

Mi madre ha sido el ejemplo más puro de fortaleza y entrega. Gracias por ser una mujer luchadora e incansable, por depositar tu confianza ciega en mis capacidades y por enseñarme, con la dulzura de tus actos, que los sueños no se alcanzan con suerte, sino con honestidad y una voluntad inquebrantable; y a mi padre, mi apoyo y mi mayor admirador. Gracias por ese orgullo infinito que sientes por mí, sin importar la magnitud del paso que dé. Tu vida ha sido mi lección sobre la responsabilidad y perseverancia; valores que hoy llevo como bandera en este cierre de etapa.

Muy especialmente a mi abuelo Eduardo, caficultor de alma y esencia del sur de nuestro país. Dedico este esfuerzo a tu ejemplo; eres mi manual de vida sobre cómo ser una persona de bien.

Gracias por heredarme tus principios, tu honestidad sobre todas las cosas y, sobre todo, por enseñarme el valor del perdón, la sanación y el amor profundo. Te amo y te admiro por siempre.

Agradecimientos

A Dios, por ser el autor de mi vida y mi guía constante. Le agradezco infinitamente por concederme la sabiduría necesaria para enfrentar los retos, y la fortaleza y constancia para transformar mis sueños en metas cumplidas. Su gracia ha sido el motor que me permitió llegar al final de este camino.

A mi hijo, mi mayor tesoro y mi fuente inagotable de inspiración. Gracias por crecer a mi lado durante este proceso, por tu paciencia y por esas palabras llenas de orgullo que sanan cualquier cansancio. Cuando me dices que soy "la mejor mamá", elijo creerte, porque es por ti y para ti que me esfuerzo cada día en construir la mejor versión de mí misma.

A mis amigos y compañeros de trabajo, quienes se convirtieron en mi red de apoyo incondicional. Gracias por estar presentes en cada etapa, por los abrazos sinceros y por esas palabras de aliento. Su compañía hizo que este camino fuera mucho más ligero.

Al Centro Nacional de Investigaciones de Café (Cenicafé), en especial a su Dirección, por abrirme las puertas de tan prestigiosa institución y brindarme la oportunidad de desarrollar mi trabajo de investigación con su respaldo técnico y humano.

De manera muy profunda, a mi asesor y amigo, Andrés Felipe León-Burgos. Gracias por depositar su confianza en mis capacidades, por compartir sus conocimientos con generosidad y por brindarme una orientación que trascendió lo académico. Su apoyo fue fundamental para culminar con éxito este proceso.

Finalmente, expreso mi gratitud a la Universidad y al profesor Manuel Francisco Polanco, cuya asesoría, guía y rigor académico fueron piezas clave en la estructuración y culminación de este proyecto.

Resumen

Esta investigación evaluó el impacto de la variabilidad climática, específicamente el exceso hídrico asociado al fenómeno de "La Niña", sobre el desempeño fisiológico y bioquímico de la variedad de café Cenicafé 1. Ante el aumento de eventos de inundación en la zona cafetera colombiana, el estudio se centró en determinar la capacidad de resiliencia de esta variedad en etapa vegetativa bajo condiciones semicontroladas.

La metodología consistió en someter a las plantas a periodos de anegamiento de 4 y 8 días, seguidos de fases de recuperación de hasta 45 días. Se monitorearon variables de crecimiento y parámetros bioquímicos para identificar mecanismos de respuesta ante la hipoxia radical.

Los resultados revelaron que el anegamiento impacta negativamente el desarrollo, reduciendo la biomasa total entre un 11% y 15%. En términos bioquímicos, se observó un incremento estratégico de prolina y azúcares solubles, los cuales actúan como osmoprotectores para mitigar el estrés. Respecto a la recuperación, las plantas con estrés corto (4 días) lograron restablecerse totalmente a los 45 días; no obstante, el tratamiento de 8 días mostró un daño persistente, manteniendo un déficit del 10% al 16% en su desarrollo, estos resultados permiten concluir que aunque la variedad Cenicafé 1 posee mecanismos adaptativos para sobrevivir a inundaciones breves, su productividad a largo plazo depende de la duración del evento. Estos hallazgos son vitales para la selección de genotipos y la planificación de estrategias de mitigación frente al cambio climático en la caficultura nacional.

Palabras clave: Anegamiento, café, hipoxia, post-anegamiento, bioquímica.

Abstract

This research evaluated the impact of climate variability, specifically the water excess associated with the "La Niña" phenomenon, on the physiological and biochemical performance of the coffee variety Cenicafé 1 (*Coffea arabica* L.). Given the increasing frequency of flooding events in the Colombian coffee-growing region, this study focused on determining the resilience capacity of this variety during the vegetative stage under semi-controlled conditions.

The methodology involved subjecting the plants to waterlogging periods of 4 and 8 days, followed by recovery phases of up to 45 days. Growth variables and biochemical parameters were monitored to identify response mechanisms to root hypoxia.

The results revealed that waterlogging negatively impacts development, reducing total biomass by 11% to 15%. Regarding biochemical responses, a strategic increase in proline and soluble sugars was observed, acting as osmoprotectants to mitigate stress. Concerning recovery, plants under short-term stress (4 days) achieved full restoration after 45 days; however, the 8-day treatment exhibited persistent damage, maintaining a developmental deficit of 10% to 16%. These results allow us to conclude that while the Cenicafé 1 variety possesses adaptive mechanisms to survive brief flooding, its long-term productivity depends on the duration of the event. These findings are vital for genotype selection and the planning of mitigation strategies against climate change in national coffee farming.

Keywords: Waterlogging, coffee, hypoxia, post-waterlogging, biochemistry.

Tabla de Contenido

Introducción	11
Justificación	14
Objetivos	16
Objetivo General.....	16
Objetivos Específicos	16
Marco Teórico.....	17
Caficultura Colombiana.....	17
Cambio climático.....	23
El anegamiento (hipoxia en el suelo).	23
Materiales y métodos	26
Área de estudio y condiciones de crecimiento:	26
Diseño experimental y tratamientos:	27
Variables de respuesta.....	30
Medidas de crecimiento	30
Biomasa seca de las plantas	30
Altura	31
Número de hojas	31
Mediciones bioquímicas	31
Preparación de la muestra foliares	32
Pigmentos fotosintéticos	33
Azúcares solubles totales	35
Prolina.....	36
Contenido de Polifenoles totales	37
Análisis estadístico.....	40
Resultados y discusión	41
Resultados Descriptivos variables bioquímicas	42
Análisis de varianza por cada una de las variables.....	43
Pruebas de comparación de medias (TUKEY HSD, $\alpha = 0,05$).....	47

Interpretación de resultados prueba de Tukey	48
Respuestas fisiológicas generales por tratamiento	48
Efecto de los períodos de anegamiento y post-anegamiento en las variables fisiológicas de las plantas	50
Altura de las plantas.....	50
Número de hojas por planta	52
Biomasa seca total por planta	54
Pigmentos fotosintéticos (Clorofila Total)	55
Mecanismos de respuesta de las plantas a condiciones de anegamiento y post-anegamiento. .	57
Comportamiento del contenido de Carotenoides.....	57
Prolina y Azúcares solubles actuando como osmoprotectores ante estrés abiótico en las plantas.	59
Contenido de polifenoles totales en brotes nuevos y su comportamiento en plantas sometidas a periodos de estrés por anegamiento y post-anegamiento.....	62
Conclusiones	65
Referencias Bibliográficas	67
Apéndices.....	73

Lista de Figuras

Figura 1. <i>Estaciones meteorológicas convencionales</i>	22
Figura 2. <i>Secuencia de la aplicación de los tratamientos - Fase 1</i>	29
Figura 3. <i>Secuencia de aplicación de tratamientos - Fase 2</i>	30
Figura 4. <i>Diagrama para determinación de Biomasa total</i>	31
Figura 5. <i>Diagrama para preparación de muestras para análisis químicos</i>	33
Figura 6. <i>Ajuste de curva patrón de β-Carotenoides</i>	34
Figura 7. <i>Ajuste de curva patrón de azúcares solubles</i>	36
Figura 8. <i>Ajustes de curva patrón de prolina</i>	37
Figura 9. <i>Ajuste de curva patrón de Polifenoles totales</i>	39
Figura 10. <i>Efecto de la altura de la planta</i>	50
Figura 11. <i>Efecto del número de hojas de la planta</i>	52
Figura 12. <i>Efecto de biomasa seca de la planta</i>	54
Figura 13. <i>Efecto en el contenido de Clorofila expresada en mg/g</i>	56
Figura 14. <i>Efecto en el contenido de Carotenoides expresada en mg ml⁻¹</i>	58
Figura 15. <i>Efecto en el contenido de Prolina expresada en $\mu\text{mol.ml}^{-1}$</i>	60
Figura 16. <i>Efecto en el contenido de azúcares solubles expresada en mmol L⁻¹</i>	61
Figura 17. <i>Efecto en el contenido de Polifenoles totales expresada en mmol L⁻¹</i>	63

Lista de Tablas

Tabla 1. <i>Resultados descriptivos variables de crecimiento</i>	41
Tabla 2. <i>Resultados descriptivos de las variables bioquímicas.</i>	42
Tabla 3. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para altura total de las plantas (cm)</i>	43
Tabla 4. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para el número total de hojas</i>	43
Tabla 5. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para biomasa seca total (g)</i>	44
Tabla 6. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para Clorofila total (mg g⁻¹ MS)</i>	44
Tabla 7. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para Carotenoides totales (mg g⁻¹ MS)</i>	45
Tabla 8. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para Azúcares solubles totales (mmol L⁻¹)</i>	45
Tabla 9. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para Prolina (μmol g⁻¹ MS)</i>	46
Tabla 10. <i>Análisis de varianza (ANOVA) para Polifenoles totales (μg g⁻¹ MF)</i>	46
Tabla 11. <i>Comparación de medias (Tukey HSD, α = 0,05)</i>	47

Lista de Apéndices

Apéndices A. *Registro fotográfico del Montaje del experimento casa malla CENICAFE*

Apéndices B. Registro fotográfico seguimiento en campo de las plantas de café

Apéndices C. Registro fotográfico Preparación de muestras para análisis bioquímicos

Apéndices D. Registro fotográfico análisis de laboratorio

Introducción

La oferta ambiental de Colombia está determinada por la interacción de varios factores climáticos propios de la región tropical, específicamente la topografía andina, la altitud, y la influencia de los dos océanos. Entre otros factores globales, Colombia se ubica en la Zona de Convergencia Intertropical en donde los vientos Alisios del Noreste, y del sureste se reúnen, generando alta presión sobre el océano pacifico que al encontrarse con las cadenas montañosas genera las condiciones adecuadas para la creación de nubosidad y por consiguiente aumento en las precipitaciones, esta es la razón por la cual, en la zona cafetera colombiana, los niveles de precipitación son altos y frecuentes durante todo el año.

La zona cafetera colombiana posee condiciones atmosféricas que hacen que la producción de café tenga limitantes tanto en el crecimiento como en el desarrollo del cultivo, de igual manera se presentan condiciones óptimas para la propagación de plagas y proliferación de enfermedades que afectan severamente al cultivo, como son la broca del café y roya del cafeto.

Uno de los eventos climáticos que más ha afectado a la caficultura colombiana ha sido el fenómeno ENSO “La Niña”. Este fenómeno se hace evidente cuando pasan cinco trimestres consecutivos en donde la temperatura media del océano pacifico se encuentra $0,5^{\circ}\text{C}$ por debajo de la media normal y se caracteriza principalmente por el aumento en la intensidad y frecuencia de las lluvias. Algunas zonas de la región cafetera, reúnen condiciones muy especiales que hacen que las precipitaciones se presenten en cantidades máximas reportadas mayores a 2.500 mm/año.

Estas condiciones ambientales, generan condiciones de anegamiento o encharcamiento en el suelo, llevando a la planta a desatar mecanismos de tolerancia y aclimatación. Las plantas expuestas a hipoxia (anegamiento) pueden cambiar su metabolismo de respiración aeróbica a la

vía fermentativa, esto lo aplica como un mecanismo adaptativo a la carencia de oxígeno (Peña-Fronteras et al., 2008). Las plantas de café (principalmente *Coffea arabica* y *C. canephora*) responden al anegamiento con una rápida reducción en el intercambio de gases para conservar energía y limitar el daño, presentando cierres estomáticos, pérdida de turgencia, clorosis, disminución de área foliar, estrés oxidativo, aumento en la actividad de enzimas antioxidantes como la peroxidasa y la polifenol oxidasa, un indicador de la lucha de la planta contra el daño celular. (Toral-Juárez et al., 2021).

Cenicafé, como apoyo en investigación para los caficultores colombiano, en su programa de mejoramiento Genético, desarrolla variedades resistentes a la roya del cafeto, altamente productivas, con el perfil de taza característico del café de Colombia, porte bajo, uniformidad fenotípica razonable y adaptabilidad. Estas variedades son liberadas y hacen parte del parque cafetero del país. En 2017 fue liberadas la variedad Cenicafé 1, que posee como características un porte tipo variedad Caturra, resistencia a la roya del cafeto y a la enfermedad de las cerezas del café-CBD, y altamente productiva. (Cenicafé, 2016).

En este contexto, la presente investigación evaluó el efecto de distintos períodos de anegamiento y post-anegamiento en el crecimiento y desempeño bioquímico de plantas de *Coffea arabica* L. variedad Cenicafé 1 en fase vegetativa, con el fin de aportar información sobre sus mecanismos de recuperación y adaptación fisiológica.

Con los datos obtenidos se evalúan los mecanismos de respuesta de las plantas ante este estrés de tipo abiótico y estimar el tiempo de recuperación de las plantas según la intensidad del período de anegamiento definida con base en la investigación realizada por León-Burgos (2022). Esto con el propósito de entender el desarrollo bioquímico de las plantas frente a estrés abiótico,

como insumo para la generación de nuevos materiales genéticos que permitan más adaptación climática y tolerancia al estrés hídrico, mejorar la implementación de prácticas agronómicas claves para el manejo de agua, y el suelo, con el objetivo de evitar el anegamiento y la erosión.

Justificación

El exceso de precipitaciones puede alterar los ciclos biológicos y alterar las condiciones físicas (porosidad) y químicas (disponibilidad de oxígeno, cambio de pH) del suelo. Marco (2021), reporta que el anegamiento del suelo afecta negativamente a las plantas por la reducción de la disponibilidad de oxígeno en la rizosfera. León-Burgos (2022), menciona que el encharcamiento del suelo es una limitación ambiental que se promueve por los cambios en los patrones de precipitación y afecta negativamente la fisiología, el crecimiento y desarrollo de las plantas, así como la producción y las exportaciones de café en Colombia.

Las plantas expuestas a hipoxia pueden cambiar su metabolismo de respiración aeróbica a la vía de la fermentación, esto lo aplica como un mecanismo adaptativo a la carencia de oxígeno. En los procesos fermentativos se utiliza glucosa como sustrato, para llevar a cabo los procesos metabólicos, esto obliga a la planta a generar más glucosa, energía de consumo rápido para asegurar su supervivencia. Un aumento en el almacenamiento de carbohidratos como azúcares simples, puede ser un mecanismo importante para sobrevivir a las condiciones de anegamiento (Peña-Fronteras et al., 2008). El estrés por inundación genera en la planta cambios que pueden tanto fisiológicos como bioquímicos estos relacionados con permeabilidad de las membranas, peroxidación de lípidos, degradación de proteínas clorofilas, disminución de la expansión foliar y cierre estomático.

La variedad Cenicafé 1, fue liberada por Cenicafé en el año 2017, Las ocho progenies F4 seleccionadas provienen de tres progenitores F1 y siete familias F3, con lo cual se estaría preservando la diversidad como base para una resistencia durable contra la roya del cafeto Cenicafé. (2016), Sin embargo, se recomienda acompañarla con un buen manejo agronómico, ya

que es una variedad susceptible a condiciones ambientales adversas. En Colombia algunas zonas cafeteras, presentan zonas susceptibles al encharcamiento del suelo y con el aumento en los niveles de precipitación se hace necesario evaluar si las variedades sembradas en el país, ofrecen una tolerancia a esta condición.

De esta manera, el desarrollo de este trabajo permitirá determinar el efecto sobre medidas de crecimiento y bioquímicas de las plantas de café variedad Cenicafé 1 sometidas a diferentes condiciones de anegamiento y post-anegamiento como insumo para entender los diferentes mecanismos de aclimatación de las plantas de café sometidas a estas condiciones de estrés y, de este modo, esta información servirá como una herramienta para la selección asistida de cultivares tolerantes y para la búsqueda de prácticas agronómicas adaptadas a condiciones de encharcamiento promovidas por los escenarios climáticos ENOS “La niña” que afectan la zona cafetera colombiana.

Objetivos

Objetivo General

Evaluar el efecto de períodos de anegamiento y post-anegamiento en el crecimiento y desempeño bioquímico de plantas de *Coffea arabica* L, variedad Cenicafé 1 en fase vegetativa bajo condiciones semicontroladas.

Objetivos Específicos

Evaluar variables de crecimiento para entender las respuestas fisiológicas de las plantas como indicadores de estrés bajo condiciones de anegamiento y post-anegamiento.

Determinar el comportamiento bioquímico de las plantas para explorar los mecanismos de aclimatación y tolerancia en períodos de anegamiento y post-anegamiento.

Estimar el grado y tiempo de recuperación fisiológica de las plantas en función de las variables de crecimiento y desempeño bioquímico tras los tratamientos de anegamiento.

Marco Teórico

Caficultura Colombiana

Según Gast et al (2013), por décadas, la cultura cafetera ha forjado el entorno social y económico del país, no solo en el plano del desarrollo rural, sino también como ventana de inserción de la economía local en el contexto internacional y fuente importante de divisas, que contribuyó de manera decisiva al crecimiento y modernización de la industria y el comercio nacional. La producción de café en Colombia ha ocupado un lugar importante en la historia, alrededor de este cultivo se han construido territorios con características sociales, culturales, históricas específicas. Es decir, el café no solo representa uno de los principales productos de exportación del país, sino que también ha estado ligado a la dinámica sociedad de las regiones productoras.

Actualmente, Colombia es el tercer productor de café del mundo con 13,8 millones de sacos, seguido de Vietnam (31,1 millones de sacos) y Brasil (56,3 millones de sacos) (FAO, 2022). La producción nacional está distribuida entre sistemas tradicionales y tecnificados con sombra y a libre exposición.

En general, según Jaramillo y Ramírez (2010), la producción agrícola por su naturaleza están expuesta a condiciones variables de clima, las cuales no siempre son favorables para la producción y productividad. Un ejemplo de ello es lo ocurrido en la zona cafetera colombiana donde debido a la presencia del evento climático de “La Niña”, se generaron condiciones atmosféricas poco favorables para el crecimiento y desarrollo del cultivo del café.

La agricultura en Colombia, tiene un área sembrada de café aproximadamente de 842.000 a 877.000 hectáreas, según la fuente (FNC/DANE). La renovación y nuevas siembras (a

septiembre de 2024) son constantes, buscando mantener la productividad en el área existente, con más de 67.000 hectáreas, este aumento en la renovación de siembra se debe al apoyo constante de la gerencia técnica de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia que junto al servicio de extensión y los procesos investigativos de Cenicafé, permiten dar soluciones oportunas y certeras a las familias caficultoras, con el objeto de aumentar la productividad, la rentabilidad y la calidad del café de Colombia.

Históricamente, el café ha sido uno de los principales productos de exportación de Colombia, siendo clave para la generación de divisas, goza de un alto prestigio (especialmente la marca Café de Colombia), lo que le permite alcanzar mejores precios en los mercados internacionales, diferenciándose de cafés de otras procedencias. Bajo la asesoría técnica el café representa un impacto ambiental positivo, la caficultura tecnificada a menudo bajo sombra (sistemas agroforestales), contribuye a la captura de carbono y al mantenimiento de la biodiversidad en las áreas de cultivo.

Condiciones climáticas en Colombia

En Colombia, según IDEAM (2022), El ciclo conocido como el efecto de “La Niña” en nuestro país se caracteriza por un aumento considerable de las precipitaciones y una disminución de las temperaturas en las regiones Andina, Caribe y Pacífica, así como en áreas del piedemonte de los Llanos orientales, mientras que en la zona oriental (Orinoquía y Amazonía), dichas variables tienden a un comportamiento cercano a lo normal, sin ser muy claro el patrón climatológico ante la presencia de un evento frío.

Dadas la variabilidad de las condiciones agroecológicas en las diferentes zonas cafeteras de Colombia, el efecto de ENOS la niña, no tiene el mismo impacto en los cultivos, esto

relacionado directamente con las precipitaciones registradas para cada región. Según Jaramillo, en regiones con baja lluvia anual (menor a los 1.500 mm), el aumento en las cantidades de lluvia favorece el desarrollo y crecimiento de los cultivos, entre ellos el café. En las regiones donde normalmente se presentan altas cantidades de lluvia anual (mayor a los 2.500 mm) los excedentes de lluvia y la disminución del brillo solar pueden ejercer una acción perjudicial en la producción de café y, adicionalmente, un aumento en la incidencia y la severidad de las enfermedades.

La Niña es un fenómeno de variabilidad climática en la escala interanual con ciertas características entre las que sobresalen las anomalías de la temperatura superficial del mar en el Pacífico tropical, siendo fundamental para su desarrollo que persista un acoplamiento entre las diferentes variables oceánicas y atmosféricas que intervienen en el proceso. Fondo Adaptación. (2023). El clima del país se ha visto influenciado por la presencia del fenómeno de La Niña en los últimos años, principalmente por los excesos de precipitaciones reportadas por IDEAM y FNC, esto ha desatado una serie de sucesos extremos como inundaciones, movimientos de masa, crecientes súbitos de los ríos y pérdidas económicas para el sector agrícola.

La precipitación juega un papel importante para el análisis del efecto del clima en la agricultura dado que de su disponibilidad depende el desarrollo de un sin número de actividades de trascendencia económica para el país. La variabilidad de la precipitación, incluidas sus fluctuaciones extremas: excesos (inundaciones) y déficits (sequías) afecta de forma directa y muchas veces catastrófica la actividad humana, produciendo impactos no solo en la economía sino también en el ambiente y en la sociedad en general.

El exceso de precipitación y disminución de brillo solar, genera condiciones poco favorables para el desarrollo fisiológico, y bioquímicos de la planta de café (*Coffea arabica* L). , cuando los niveles de agua en el suelo aumentan de forma excesiva, se produce una condición denominada anegamiento, que se caracteriza principalmente por que el nivel del agua en el suelo alcanza o se acerca a la saturación, se cataloga como un estrés abiótico el cual disminuye gradualmente los niveles de oxígeno en el suelo (hipoxia) y afecta procesos radiculares importantes como el crecimiento, la absorción de agua, la absorción de nutrientes y el transporte por el suelo. León-Burgos (2022).

En condiciones de almácigo, los colinos de café son altamente susceptibles a cualquier alteración del ambiente en donde se desarrolla. Los altos niveles de agua en el suelo disminuyen la cantidad de oxígeno disponible, por tanto, la absorción de nutrientes y demás procesos metabólicos se vuelven deficientes para responder a las necesidades fisiológicas propias de la planta. En etapas posteriores se afirma que el exceso de agua generalmente reduce la productividad y la calidad en el campo, y también puede causar retraso en la maduración de los frutos, lixiviación de nutrientes solubles (principalmente nitrógeno y potasio), caída de flores, mayor incidencia de enfermedades del suelo y alteraciones fisiológicas, mayores costos de energía y desgaste en el riego. (Folegatti et al., 2003).

En Colombia, no se implementan sistemas de riego en cultivos de café bajo condiciones normales, pero cabe resaltar que algunas zonas productoras bajo un escenario climático ENOS el Niño, presentan niveles de precipitación muy bajo y no cumplen con las necesidades del cultivo en las diferentes etapas de desarrollo. El 70% de los productores colombianos son pequeños, con áreas menores a 5 ha, la generación de ingresos está directamente relacionada con la cantidad de

árboles de café y el manejo agronómico que le den al cultivo, por ello, este sistema de producción a baja escala, no permite que se establezcan sistemas de riego que demandan más inversión, sin contar que en las muchas áreas productoras los niveles de precipitación son acordes a los requerimientos del cultivo.

Importancia y vulnerabilidad del Café Colombiano frente al cambio climático.

En Colombia, la importancia del cultivo de café para Colombia es fundamental, abarcando dimensiones económicas, sociales, ambientales y de imagen a nivel internacional. Colombia es reconocida mundialmente como el mayor productor de café arábigo lavado suave de alta calidad. Esta especie es vulnerable al cambio climático debido a su alta sensibilidad a variaciones de temperatura, humedad y precipitación, que pueden provocar menores cosechas y pérdida de zonas aptas de cultivo. (FNC).

El ciclo hidrológico anual de Colombia, está controlado por la oscilación de la zona de convergencia intertropical, superpuesta a patrones regionales causados por la influencia orográfica de los Andes, la evapotranspiración en la cuenca del Amazonas, las interacciones continente-atmósfera y la dinámica de las corrientes de viento del oeste de Colombia. (Poveda, G. 2004).

Los impactos que tiene el cultivo del café ante anomalías en los patrones climáticos incluyen mayor afectación por plagas, menor producción por hectárea y la necesidad de desplazar cultivos a altitudes mayores para el año 2050. Para enfrentar esto, se están implementando estrategias de adaptación como sistemas agroforestales, el uso de tecnologías como "filtros verdes" y el desarrollo de variedades resistentes a la Roya (como Castillo, Cenicafé

1, y otras) son la principal estrategia de adaptación, ya que el clima cálido y húmedo aumenta la presión de esta enfermedad. CENICAFE.

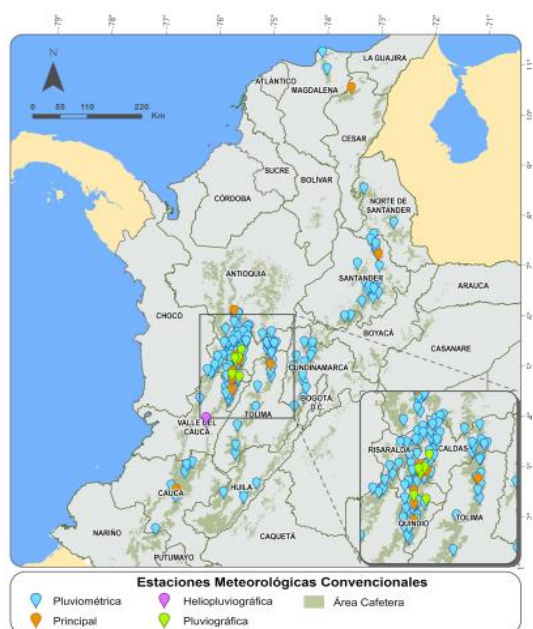
Boletín Agrometeorológico Cafetero

El Boletín Agrometeorológico Cafetero es una publicación periódica y estratégica elaborada por el Centro Nacional de Investigaciones de Café (Cenicafé), la rama científica de la Federación Nacional de Cafeteros de Colombia (FNC). Su objetivo principal es traducir la información climática compleja en recomendaciones agronómicas prácticas para los caficultores.

En esta publicación mensual podrá encontrar la información climática para la región cafetera de Colombia para cada uno de los meses del año, y su relación con las prácticas agronómicas para el cultivo del café, dependiendo de la región cafetera y el estado de crecimiento del cultivo.

Figura 1.

Estaciones meteorológicas convencionales



Nota: Esta imagen proviene del Anuario meteorológico cafetero. (2023)

Para la divulgación de esta información, Cenicafé cuenta con una página web llamada agroclima.cenicafe.org, en donde se puede consultar datos climáticos, históricos de cada zona cafetera, condiciones en tiempo real, recomendaciones y demás herramientas que ayudan a los caficultores y extensionistas en la toma de decisiones agronómicas en el cultivo.

Cambio climático

El cambio climático, se refiere a un fenómeno global, causado principalmente por la acción humana, las manifestaciones son cambios extremos de clima, aumento de la temperatura, patrones de precipitación, aumento del nivel del mar causado por el deshielo de los glaciares, entre otros.

Estos cambios en los patrones meteorológicos representan una problemática para la agricultura y la explotación del campo, también es una de las mayores amenazas a la caficultura mundial, y Colombia no es la excepción, el impacto al cultivo del café en nuestro país se centra principalmente en la especie que se cultivó. Debido a que la *Coffea arabica* L. es altamente sensible a las variaciones de temperatura y precipitación, el aumento de la temperatura global y la alteración de los regímenes hídricos impactan directamente la calidad y la viabilidad económica del cultivo.

El anegamiento (hipoxia en el suelo).

El anegamiento ocurre cuando el agua satura los poros del suelo, desplazando el aire. El problema principal es la escasez o ausencia de oxígeno (hipoxia o anoxia) en la zona de las raíces. Esto inhibe la respiración celular normal, forzando a la planta a recurrir a la respiración anaeróbica (fermentación). Ashraf, M. A. (2012).

Entre las consecuencias que tiene la planta al estar sometida a períodos prolongados de anegamiento se encuentran, fallas fisiológicas, metabólicas y estructurales que comprometen seriamente su supervivencia, crecimiento y rendimiento; Los cambios bioquímicos en las plantas son usualmente inducidos por un periodo corto de inundación mientras que los cambios anatómicos y morfológicos están involucrados con aclimatación a largos periodos de inundación (Chen et al., 2002).

Las consecuencias inmediatas del estrés por anegamiento son principalmente asfixia radicular y producción de toxinas que provocan la muerte radicular. Lo anterior, se evidencia en una reducción del potencial hídrico foliar y la marchitez de las hojas. Otros factores están asociados a la fotosíntesis, en donde se reportan cierre estomático, daño clorofílico desencadenando reacciones químicas debido al estrés oxidativo indirecto causan la degradación de los pigmentos fotosintéticos (clorofilas y carotenoides), lo que se manifiesta como el amarillamiento de las hojas y posteriormente muerte de la planta.

Las plantas bajo estrés abiótico sobre producen especies reactivas de oxígeno en el cloroplasto, específicamente en la cadena transportadora de electrones de los fotosistemas I y II, a través de la reacción de Mehler (Sachdev et al., 2021). En el estrés por inundación o anegamiento se ha reportado la sobreacumulación del radical superóxido y de peróxido de hidrógeno como respuesta a la deficiencia de oxígeno (Huang, et al., 2019).

El ajuste osmótico es el proceso activo mediante el cual la planta disminuye el potencial hídrico osmótico dentro de sus células. La planta acumula solutos para lograr este ajuste como osmolitos compatibles entre los que podemos encontrar prolina, glicina y azúcares solubles, estos

mecanismos los emplea la planta porque pueden acumularse a altas concentraciones sin interferir con las funciones enzimáticas y el metabolismo celular. (Taiz, L. et al. 2010).

El sistema antioxidante de la planta es la primera línea de defensa celular contra el estrés oxidativo, una condición desencadenada por casi cualquier tipo de estrés abiótico (sequía, anegamiento, salinidad, temperatura extrema, etc.). Este sistema es clave para neutralizar las especies reactivas de oxígeno, que se sobre producen en las mitocondrias y cloroplastos durante el estrés.

Materiales y métodos

Área de estudio y condiciones de crecimiento:

El experimento se llevó a cabo bajo condiciones semicontroladas en invernadero con plantas de la variedad Cenicafé 1, establecidas en la sede Plan alto del Centro Nacional de Investigaciones del Café-Cenicafé, localizado en Manizales, Caldas, Colombia (04° 59' 26.83'' N; 75° 35' 27.09'' W), ubicada a una altitud de 1.384 m. El material vegetal reporta resistencia a la roya del cafeto (*Hemileia vastatrix*) y a la enfermedad de la cereza (*Colletotrichum Kahawae*). La temperatura y humedad relativa se registraron a través del sensor HMP60, y la radiación fotosintéticamente activa-RFA mediante el sensor SQ-110. Todos estos sensores estaban conectados a un sistema de transmisión de datos de forma automática con una frecuencia de cada cinco minutos.

Las plantas se trasplantaron a los 75 días después de la siembra de las semillas en la etapa fenológica BBCH10, donde las hojas cotiledonares están completamente expandidas según los reportes por Arcila-Pulgarín et al. (2002). Posteriormente, las plantas se establecieron en bolsas de polietileno de dimensiones 17 cm x 23 cm, con mezcla de suelo solarizado y pulpa de café descompuesta en una relación 3:1 (v/v). La fertilización se realizó con 2,0 g de DAP (18-46-0), los cuales, se aplicaron a los dos y cuatro meses después del trasplante como lo reporta Sadeghian (2004).

También se realizaron prácticas agronómicas para el control de mancha de hierro (*Cercospora Coffeicola*), las cochinillas de las raíces del café, especialmente las especies *Puto barberi*, *Dismyococcus* spp., *Neochavesia caldasiae*, (Gaitán et al. 2011), y plagas como el

minador del café (*leucoptera coffeella*) y la araña roja, los cuales, son las principales limitantes para el crecimiento de las plantas durante esa etapa.

A los seis meses después del trasplante, nuevamente se trasplantaron a contenedores de dimensiones 25 cm de diámetro x 20 cm de altura (una planta por contenedor), con suelo de textura franco-arcillosa-FAr. El suelo se agregó a los contenedores hasta una longitud entre 15 a 17 cm. Cuando las plantas se sometieron a los períodos de anegamiento, se instalaron tensiómetros (Model SR, Irrrometer Company, Riverside, CA, USA) para realizar monitoreo de la humedad del suelo y así determinar el momento de aplicar el riego para conservar la humedad del suelo a capacidad de campo (entre 0 a 33 KPa).

Diseño experimental y tratamientos:

Para el establecimiento de esta investigación, se utilizó material vegetal, proveniente de las variedades mejoradas del Centro nacional de investigación de café, se seleccionó variedad Cenicafé 1, con el objetivo de dar alcance a las necesidades actuales de la caficultura colombiana. Los resultados caracterizan la respuesta de esta variedad específica y proponen variables útiles para futuros ensayos comparativos.

En vigencia del 2017 al 2023, la variedad liberada y recomendada por la federación nacional de Cafeteros fue Cenicafé 1, en 2023 reporta una densidad de siembra de 5.323 árboles por hectáreas donde un 87% se atribuye a las variedades resistentes por Cenicafé. (FNC, 2023).

La variedad Cenicafé 1, fue liberada en el 2017, con características como alta productividad, porte bajo, resistencia a la roya y la enfermedad de la cereza de café (CBD). Fue creada para mejorar la rentabilidad de los caficultores y es adaptable a todas las regiones

cafeteras del país; está conformada por 8 progenies seleccionadas por su resistencia a roya, adaptabilidad y otras características agronómicas importantes. Cenicafé. (2016).

El efecto del estrés por anegamiento en plantas de café, se realizó bajo un diseño de bloques completos al azar con 10 repeticiones para cada tratamiento. La unidad experimental se conformó una planta por tratamiento debido a la oferta genética que tienen las plantas de variedad Cenicafé 1. Posteriormente a los 30 días después del trasplante a los contenedores; periodo en el cual, por lo menos se han desarrollado un par de hojas (Arcila-Pulgarín et al., 2002). El experimento se establece en condiciones semicontroladas en casa malla, bajo techo, con el objetivo de controlar la precipitación, se realizó monitoreo de condiciones ambientales la temperatura y humedad relativa se registró a través del sensor HMP60, y la radiación fotosintéticamente activa-RFA mediante el sensor SQ-110, la información registrada servirá como insumo para entender los cambios dados en cada tratamiento evaluado.

Los períodos de anegamiento se seleccionaron tomando como base un estudio realizado por el investigador León-Burgos AF 2023 en Cenicafé, en donde se evaluaron 4 períodos de anegamiento 4, 8, 12, 16 días respectivamente, reporta que a los 4 y 8 días los síntomas de muerte celular son moderados, a partir de los 12 días se registran más acentuados los síntomas de clorosis en toda la planta con muerte celular en las hojas, esta condición no resultaba favorable para la evaluación de periodos de post-anegamiento.




























En los tratamientos por anegamiento se inundaron diariamente los contenedores hasta obtener una lámina de agua de 3,0 cm por encima del suelo según la intensidad del estrés, y los periodos de post-anegamiento se seleccionaron tomando como base el estudio realizado por Toral-Juárez et al., (2021). En donde evaluó condiciones de recuperación en *Coffea Canephora*.

Los contenedores fueron ajustados con bolsas plásticas para prevenir la filtración y garantizar los niveles de saturación de agua en el suelo para cada tratamiento. La secuencia de aplicación de los tratamientos, se realizó con base en la duración de los períodos de anegamiento, para garantizar que las plantas evaluadas estuvieran sometidas a las mismas condiciones de tiempo y climáticas (Figuras 2 y 3).

La evaluación de los tratamientos se dividió en dos fases. En la fase 1 se aplican los períodos de anegamiento, correspondiente a los tratamientos 2 y 3, los cuales consisten en 4 y 8 días bajo condición de estrés por anegamiento, respectivamente. Una vez finalizado el período de anegamiento se inició la fase 2, en donde se evaluó el comportamiento de las plantas en post-anegamiento, esta fase consta de los tratamientos 4, 5, 6, 7, 8 y 9 en donde se evaluó la respuesta de la planta en 15, 30 y 45 días posteriores a la terminación de la condición de anegamiento. (Figura 2 y 3).

Figura 2.






















Secuencia de la aplicación de los tratamientos - Fase 1

	Días de Anegamiento								
	1	2	3	4	5	6	7	8	
TTO 1 (Testigo)									
TTO 2									
TTO 3									

Nota: La figura muestra la secuencia de aplicación de los tratamientos en los períodos de anegamiento, también denominados fase 1.

Figura 3.

Secuencia de aplicación de tratamientos - Fase 2

	Anegamiento		Post-Anegamiento		
	4 Días	8 Días	15 Días	30 Días	45 Días
TTO 4					
TTO 6					
TTO 8					
TTO 5					
TTO 7					
TTO 9					

Nota: La figura muestra la secuencia de aplicación de los tratamientos en los períodos de post-anegamiento, también denominada fase 2.

Variables de respuesta

Medidas de crecimiento

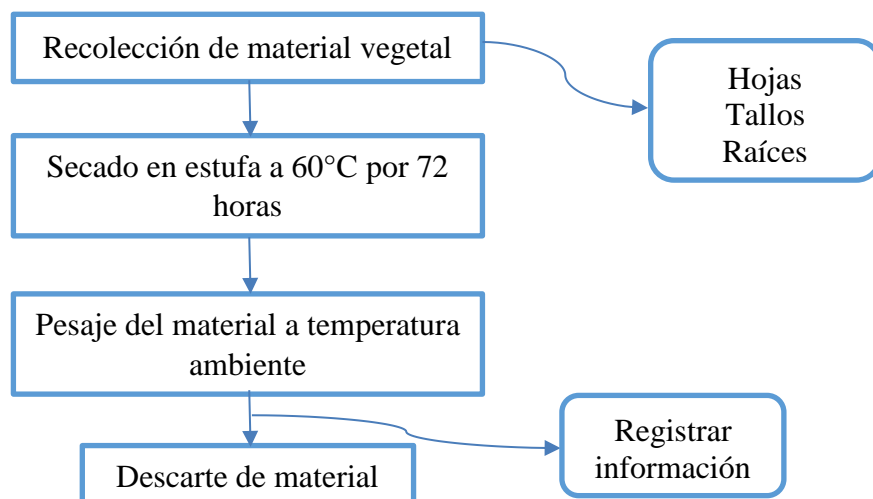
Biomasa seca de las plantas

Para el peso seco de los órganos de las plantas, se tomaron las muestras correspondientes para cada tratamiento (método destructivo). Luego, se separaron los diferentes órganos de las plantas (hojas, tallo y raíces) y se depositaron en bolsas de papel. En el laboratorio, las muestras se dejaron en una estufa a 60 °c por 72 horas; hasta peso constante. Posteriormente, las muestras

se pesaron en una balanza analítica, para determinar el peso de cada órgano seco y se calculó la biomasa de cada órgano (Ver figura 4).

Figura 4.

Diagrama para determinación de Biomasa total



Nota: La figura muestra el procedimiento de laboratorio realizado para la determinación de biomasa total (método destructivo).

Altura

La altura de las plantas se estimó midiendo desde la base hasta el ápice del tallo principal, con un flexómetro.

Número de hojas

El número de hojas se determinó por conteos directos en las plantas.

Mediciones bioquímicas

Para la evaluación de los períodos de anegamiento y post-anegamiento en este estudio, se tomaron como variables de respuesta, los pigmentos fotosintéticos entre ellos clorofilas y

carotenoides, azúcares solubles, prolina, y polifenoles totales, estas variables se seleccionaron debido a porque son indicadores directos y sensibles de la respuesta de la planta a nivel celular y metabólico frente al estrés, en este caso, el estrés por hipoxia (falta de oxígeno) causado por el anegamiento.

La prolina y las azúcares solubles, son osmoprotectores, ayudando a mantener el potencial hídrico y la turgencia celular. La prolina en particular también puede servir como una fuente de carbono y nitrógeno disponible y como antioxidante para mitigar el daño oxidativo cuando la planta se recupera.

El anegamiento limita la absorción de agua y nutrientes y reduce la respiración de la raíz, afectando el metabolismo general. Esto se refleja rápidamente en una disminución de los pigmentos. Los carotenoides son importantes porque actúan como pigmentos accesorios y protegen a la clorofila del daño por exceso de luz (fotooxidación) que puede ocurrir cuando la fotosíntesis se ve obstaculizada.

Por otra parte, los polifenoles totales se contemplaron en este estudio porque son componentes utilizados por las plantas como una estrategia de defensa antioxidante para neutralizar las especies reactivas de oxígeno generadas por el estrés. Las plantas pueden aumentar o reducir el contenido de polifenoles como parte de su estrategia de defensa antioxidante. El comportamiento dinámico de este componente proporciona información sobre el estado de salud y la capacidad de la planta para manejar el estrés oxidativo a lo largo del tiempo.

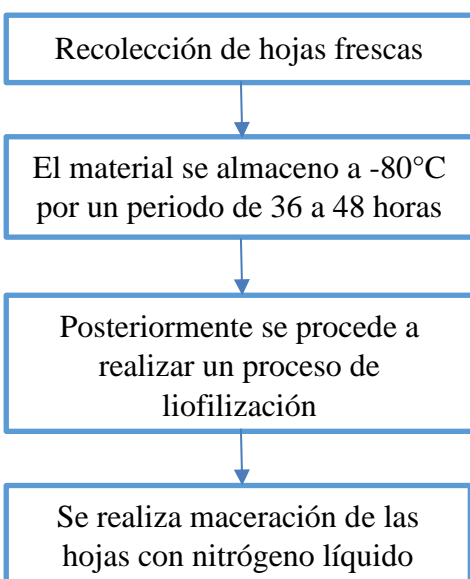
Preparación de la muestra foliares

Las hojas frescas una vez recolectadas de campo, se limpiaron con agua destilada y se almacenaron en un freezer a una temperatura de -80°C por un periodo de 36 a 48 horas.

Posteriormente se sometieron a un proceso de liofilización y se maceran en nitrógeno líquido hasta polvo fino. Una vez maceradas, empacadas y rotuladas, las muestras se llevaron a almacenamiento a temperatura de -20°C a -80°C . (Ver diagrama figura 5)

Figura 5.

Diagrama para preparación de muestras para análisis químicos



Nota: La figura muestra el procedimiento de laboratorio para la preparación de las muestras para los análisis químicos.

Pigmentos fotosintéticos

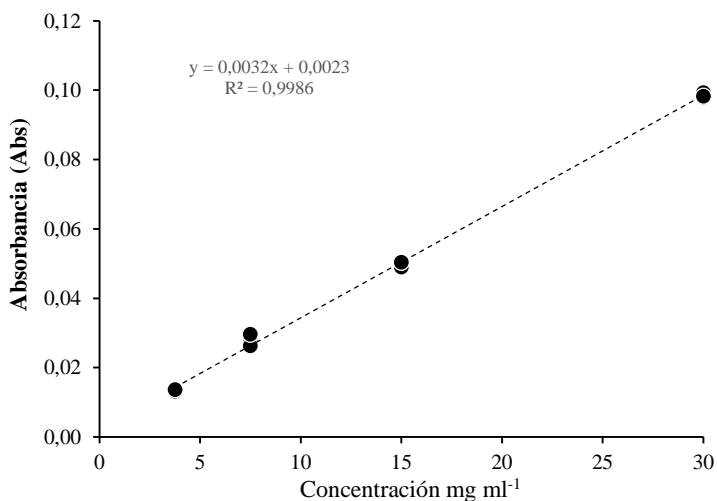
El procedimiento de extracción para la determinación de los pigmentos clorofila y carotenoides totales se llevó a cabo según la metodología descrita por Lichtenthaler (1988). Se tomaron 500 mg de muestra foliar diluido en 10 ml de etanol al 80 %, se llevó a Vórtex para agitar a 1.000 rpm, posteriormente se llevó al baño María a 40°C por 25 minutos y se dejó enfriar. Esta solución se midió en absorbancias a las longitudes de onda (λ nm) de 450, 645 y 663 nm usando un espectrofotómetro UV-Vis (BECKMAN), con etanol al 80 % como blanco.

Las concentraciones Clorofila a (Chlo a; mg g⁻¹), Clorofila b (Chlo b;mg g⁻¹) y Clorofila total (Chlo t; mg g⁻¹) para cada planta efectiva se determinaron con ecuaciones desarrolladas por Lichtenthaler (1988). En el caso de los carotenoides, la concentración fue determinada con una curva de calibración realizada con seis soluciones de β -caroteno (0, 4, 8, 12, 16 y 20 μ g g⁻¹) y medidas a una λ de 450 nm (ver Figura 6).

Estos valores se implementaron en una regresión entre la concentración del β -caroteno en el eje “x” vs la absorbancia a λ 450nm en el eje “y” para calcular el intercepto (b) y la pendiente (m). Los carotenoides totales (Caro t = mg g⁻¹ peso seco) se calcularon mediante la ecuación para cada λ 450nm medida en la solución del exocarpio por planta efectiva.

Figura 6.

Ajuste de curva patrón de β -Carotenoides



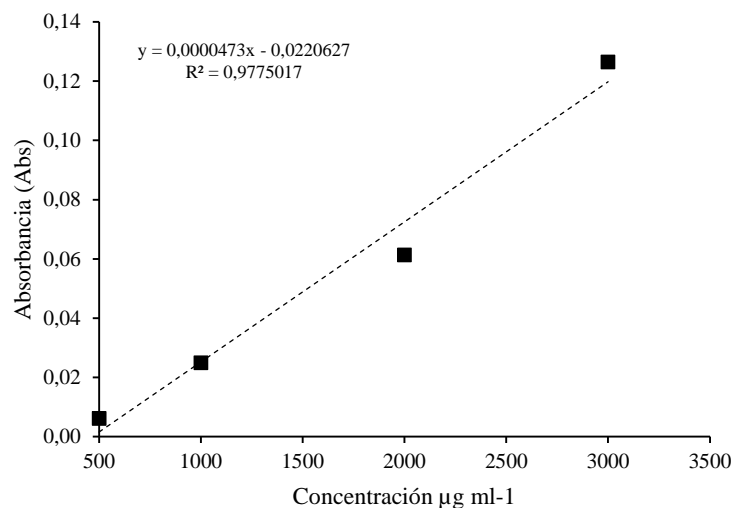
Nota: la figura muestra los datos obtenidos de la lectura del estándar utilizado para el ajuste de la curva patrón para determinación de β -Carotenoides.

Azúcares solubles totales

Los azúcares solubles (como la sacarosa) se acumulan porque su exportación de la hoja a otras partes de la planta se ve inhibida, ya que las raíces sumergidas ya no los demandan eficientemente.

Se agregaron 10 ml de metanol: agua 80% (v:v) a 500 mg de material vegetal, La mezcla se agitó con vórtex y se centrifugó a temperatura ambiente a 4000 rpm por 8 min. La extracción se repite 2 veces. Los sobrenadantes se colectan, unifican y filtran con papel de filtro. La fase etanólica se elimina a vacío en el rotoevaporador. La fase acuosa se recolecta para las cuantificaciones.

La concentración de carbohidratos se determinó de acuerdo al método de Dubois et al., (1956). A 1,0 ml de extracto, se adiciona 0,5 ml de mezcla fenol: agua 5% (v:v) y 2,5 ml de H₂SO₄ concentrado cuidadosamente. Se incubó por 30 min a temperatura ambiente. La medición de la coloración desarrollada se realizó en espectrofotómetro a 492 nm. La concentración de carbohidratos totales se expresa en µg.g⁻¹ MF, equivalente a una curva patrón de glucosa (ver Figura 7).

Figura 7.*Ajuste de curva patrón de azúcares solubles*

Nota: la figura muestra los datos obtenidos de la lectura del estándar utilizado para el ajuste de la curva patrón para determinación de azúcares solubles totales.

Prolina

La prolina también se acumula en respuesta a la imposición de una amplia gama de respuestas de estrés en las plantas. Su papel se ha centrado en la capacidad de la prolina para mediar el ajuste osmótico, estabilizar las estructuras subcelulares y eliminar los radicales libres en casos de estrés vegetal. Delauney, AJ et al. (1993).

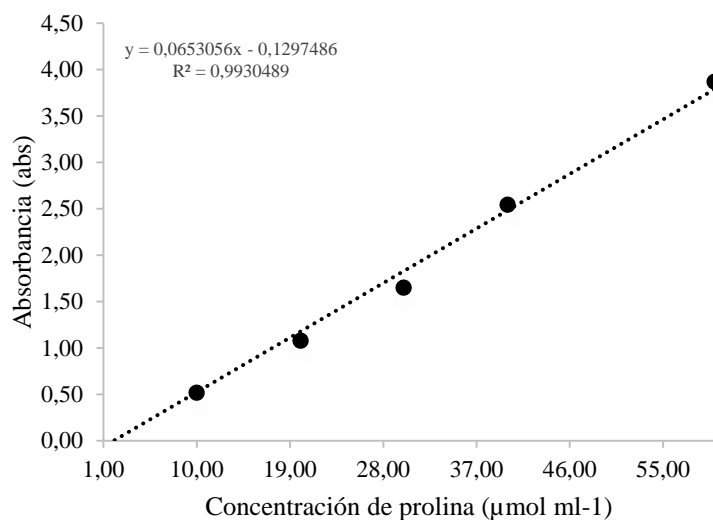
Para el desarrollo de este estudio, se utilizó la metodología Bates, et al. (1973) con modificaciones. Se pesaron en promedio 150 mg de material vegetal seco, el cual se homogeneizó en 10 ml de solución acuosa de ácido sulfosalicílico 3% y el homogeneizado se filtró a través de papel whatman. 2 ml del filtrado se hacen reaccionar con 2 ml de ácido ninhidrina y 2 ml de ácido acético glacial en un tubo de ensayo durante 1 h a 100°C, la reacción se detuvo en un baño con hielo. La mezcla se extrajo con 4,0 ml de tolueno, se mezcló

vigorosamente con un vórtex durante 20 s. El cromóforo que contiene tolueno se aspira de la fase acuosa, se llevó a una temperatura ambiente y se leyó la absorbancia a 520 nm utilizando tolueno como blanco. Bates, L. S. et al. (1973). La concentración de prolina se determinó a partir de una curva patrón previamente establecida (Ver Figura 8, y se calculó sobre una base de peso de la muestra de acuerdo con la siguiente fórmula (1).

$$\left(\frac{\mu\text{mol prolina}}{\text{g material vegetal fresco}} \right) = \left[\frac{\left(\frac{\mu\text{g}^{\text{prolina}}}{\text{mL}} \times \text{mL tolueno} \right)}{115,5 \mu\text{g}/\mu\text{mol}} \right] \quad (1)$$

Figura 8.

Ajustes de curva patrón de prolina



Nota: la figura muestra los datos obtenidos de la lectura del estándar utilizado para el ajuste de la curva patrón para determinación de prolina.

Contenido de Polifenoles totales

La extracción y determinación de fenoles se desarrolló de acuerdo al método de Friend, (1992) con modificaciones. Se pesaron 100 mg por triplicado de la mezcla de hojas de cada material vegetal y se extrajo tres veces con metanol hasta volumen final 1 ml (fenoles solubles).

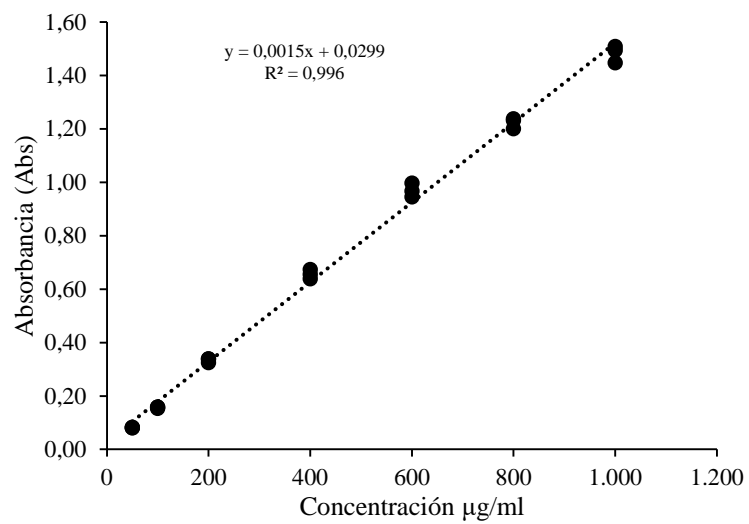
Los residuos se secan y se hidrolizan con 0,25 ml de NaOH 2 M, 16 h a 70 °C. Posteriormente se adiciona 0,25 ml HCl 2 M. La mezcla se centrifugó a 15000 g por 5 min y se colectó el sobrenadante (fenoles ligados a la pared). El residuo se lava con 7,0 ml de agua destilada, se ajusta a pH 7,5 (con NaOH/HCl) y se afora a 10 ml con agua destilada (ligninas).

Los fenoles solubles y ligados a la pared se determinan con el reactivo Folin-Ciocalteu. Una alícuota de cada extracto se diluyó a 1 ml con agua destilada y se adicionaron 0,1 ml de reactivo Folin-Ciocalteu. Después de 5 min se adiciona 0,6 ml de Na₂CO₃ saturado en NaOH 1 mol.L⁻¹. Se incubó 60 min en la oscuridad. La medición de la coloración desarrollada se realizó en espectrofotómetro a 725 nm. La concentración de fenoles se expresa en mg. g⁻¹ de masa fresca (MF), equivalente a una curva patrón de ácido clorogénico. Los fenoles totales se calculan con la sumatoria de los fenoles solubles y los ligados a la pared.

Se realizó la curva patrón de ajuste para la determinación de las concentraciones de polifenoles totales con el reactivo de Folin-Ciocalteu, utilizando 12 concentraciones diferentes (ver figura 9).

Figura 9.

Ajuste de curva patrón de Polifenoles totales



Nota: la figura muestra los datos obtenidos de la lectura del estándar utilizado para el ajuste de la curva patrón para determinación de prolina.

Análisis estadístico

Los datos fueron analizados mediante un Diseño de Bloques Completamente al Azar (DBCA), considerando los tratamientos como factor fijo y los bloques como factor aleatorio. Previamente al análisis, se verificaron los supuestos de normalidad de los residuos mediante la prueba de Shapiro–Wilk y la homogeneidad de varianzas mediante la prueba de Levene. Para cada variable evaluada se realizó un análisis de varianza (ANOVA) y, cuando se detectaron diferencias significativas entre tratamientos ($p \leq 0,05$), se aplicó la prueba de comparación de medias de Tukey HSD.

Las variables medidas repetidamente en el tiempo fueron analizadas mediante modelos lineales mixtos, incorporando el efecto de tiempo y la interacción tratamiento \times tiempo, considerando bloque y planta como efectos aleatorios. Los análisis se realizaron en el software R (versión ≥ 4.0).

Los análisis fueron realizados en el software R versión 4.0.4 (R Development Core Team, 2021) y para las gráficas se usó Sigmaplot versión 10.0 (Inpixon, Systat Software Inc., USA).

Resultados y discusión

Los resultados descriptivos de las variables de crecimiento y bioquímicas evaluadas durante los períodos de anegamiento y post-anegamiento se presentan en las Tablas 1 y 2. En estas tablas se observa el comportamiento general de todas las variables bajo los períodos de anegamiento y post-anegamiento evaluados, lo cual permite identificar tendencias iniciales asociadas a la intensidad del estrés hídrico y a la capacidad de recuperación fisiológica de las plantas. Estos resultados descriptivos constituyen la base para la posterior interpretación inferencial, ya que evidencian variaciones en la magnitud de las respuestas bioquímicas entre tratamientos y períodos de evaluación

Tabla 1.

Resultados descriptivos variables de crecimiento

TTO	Altura		Número de hojas Total		Biomasa seca Total	
	Mean	Std	Mean	Std	Mean	Std
T1	53,3	1,86	32,6	1,20	43,61	1,31
T2	46,9	1,43	30,6	1,15	42,54	1,53
T3	45,1	1,70	25,5	1,38	38,82	1,94
T4	57,4	2,05	32,7	1,38	45,15	1,58
T5	57,8	1,43	29,7	1,02	43,58	2,59
T6	52,2	0,85	25,1	1,07	39,24	2,21
T7	58,4	1,29	33,3	0,83	50,06	1,82
T8	56,95	1,56	26,6	0,87	48,17	0,96
T9	54,8	0,86	27,1	1,80	44,11	1,21
T10	59,7	1,59	37,7	1,34	57,15	1,56
T11	58	1,41	35,2	1,29	55,31	1,73
T12	55,6	2,16	31,5	1,18	53,53	2,11

Nota: La tabla muestra el análisis estadístico (media, desviación estándar) de las variables fisiológicas evaluadas en el estudio en los períodos de anegamiento y post-anegamiento correspondientes.

Resultados Descriptivos variables bioquímicas

Tabla 2.

Resultados descriptivos de las variables bioquímicas.

TTO	Clorofila mg/g				Carotenos mg ml ⁻¹				Azúcares solubles mmol L ⁻¹				Prolina μmol.ml ⁻¹				Polifenoles Totales μg\g-1			
	Mean	Std	Mín	Máx	Mean	Std	Mín	Máx	Mean	Std	Mín.	Máx.	Mean	Std	Mín.	Máx.	Mean	Std	Mín.	Máx
T1	13,27	1,13	11,97	14,72	0,38	0,02	0,32	0,39	10,75	0,89	9,81	13,45	4,46	0,53	3,97	7,83	104,12	2,43	101,42	106,83
T2	9,21	0,92	8,11	10,18	0,28	0,02	0,25	0,30	14,56	0,86	13,44	15,50	6,15	0,16	4,75	6,35	106,61	2,76	102,76	109,28
T3	8,02	1,22	7,03	9,55	0,21	0,01	0,20	0,35	13,63	1,22	12,32	14,99	6,00	0,65	5,12	7,61	77,16	2,35	74,43	79,80
T4	11,02	0,33	10,55	11,33	0,30	0,01	0,29	0,31	14,70	0,15	14,52	14,87	4,51	0,30	4,23	6,48	105,21	3,22	102,76	109,89
T5	8,40	1,11	7,13	9,82	0,26	0,02	0,22	0,36	17,81	0,36	17,42	18,28	8,37	0,48	6,53	9,02	83,72	1,68	81,32	85,10
T6	11,15	0,79	10,08	11,97	0,34	0,01	0,28	0,35	14,83	0,48	14,26	17,37	7,02	0,70	6,27	7,95	85,71	2,01	82,82	87,44
T7	8,40	0,83	7,17	8,91	0,25	0,01	0,20	0,26	16,11	0,85	14,48	16,90	4,74	0,28	3,85	5,09	95,64	2,76	92,00	98,47
T8	6,64	0,80	5,49	7,23	0,20	0,01	0,16	0,20	14,49	0,94	13,37	15,34	5,27	0,47	4,63	5,71	86,56	2,42	83,61	89,38
T9	10,01	0,40	9,48	10,44	0,27	0,01	0,19	0,30	15,76	0,28	15,41	16,01	5,03	0,57	4,59	5,83	97,25	1,97	94,65	99,10
T10	11,89	1,24	10,70	13,10	0,31	0,01	0,29	0,36	15,06	0,49	10,03	15,64	4,77	0,40	4,44	5,35	112,11	3,06	109,65	116,39
T11	13,32	1,42	12,21	15,36	0,35	0,01	0,34	0,43	13,93	0,67	13,12	14,75	6,64	0,97	4,23	7,69	123,60	2,91	120,28	127,36
T12	12,05	0,52	11,54	12,77	0,33	0,01	0,32	0,47	14,60	1,09	13,30	15,96	4,81	0,44	4,30	5,36	131,17	4,63	126,59	137,36

Nota: La tabla muestra el análisis estadístico (media, desviación estándar, valores mínimos y máximos) de cada una de las variables bioquímicas analizadas en los períodos de anegamiento y post-anegamiento.

Análisis de varianza por cada una de las variables

El efecto del anegamiento y post-anegamiento sobre las variables fisiológicas fue analizado mediante un análisis de varianza (ANOVA). En este sentido, la Tabla 3 muestra los resultados del ANOVA para la altura total de las plantas, evidenciando diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos, lo que indica que los períodos de anegamiento influyeron de manera directa en el crecimiento longitudinal de las plantas de café. Esta reducción en altura es consistente con la limitación metabólica generada por la hipoxia radicular.

Tabla 3.

Análisis de varianza (ANOVA) para altura total de las plantas (cm)

Fuente	SC	gl	CM	F	Probabilidad	p-valor
Tratamiento	2259,32	11	205,39	6,10	1,04468E-07	0,000000104
Bloque	1,77	3	0,59	0,39		
Total	5892,74	119				

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

En la Tabla 4 presenta el análisis de varianza para el número total de hojas por planta. Los resultados reflejan un efecto significativo del anegamiento, lo cual sugiere que el estrés hídrico afecta la emisión y permanencia de hojas, posiblemente como una estrategia de la planta para reducir la demanda metabólica y transpiratoria bajo condiciones adversas.

Tabla 4.

Análisis de varianza (ANOVA) para el número total de hojas

Fuente	SC	gl	CM	F	Probabilidad	p-valor
Tratamiento	1530,89	11	139,17	3,07	0,001264086	0,00126
Bloque	4886,1	108	45,24			
Total	6416,99	119				

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

En cuanto a la acumulación de biomasa, la Tabla 5 evidencia diferencias significativas en la biomasa seca total entre tratamientos. Este resultado confirma que el anegamiento limita la producción y asignación de fotoasimilados, afectando negativamente el crecimiento estructural de las plantas, incluso durante los períodos de post-anegamiento en los tratamientos de mayor duración del estrés.

Tabla 5.

Análisis de varianza (ANOVA) para biomasa seca total (g)

Fuente	SC	gl	CM	F	Probabilidad	p-valor
Tratamiento	4071,82	11	370,16	8,60063644	9,3823E-11	0,0000000000938
Bloque	4648,24	108	43,039			
Total	8720,06	119				

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

El comportamiento de los pigmentos fotosintéticos fue evaluado a través del ANOVA presentado en la Tabla 6, correspondiente a la clorofila total. Los resultados indican un efecto significativo del anegamiento, lo cual refleja una alteración en la capacidad fotosintética de las plantas, asociada a procesos de degradación clorofílica inducidos por el estrés oxidativo generado bajo condiciones de hipoxia.

Tabla 6.

Análisis de varianza (ANOVA) para Clorofila total (mg g⁻¹ MS)

Fuente	SC	gl	CM	F	p-valor
Tratamiento	60,57	2	30,29	20,09	0,0022
Bloque	1,77	3	0,59	0,39	0,7636
Error	9,04	6	1,51		
Total	71,39	11			

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

En la Tabla 7 se muestra el análisis de varianza para los carotenoides totales. Las diferencias significativas observadas sugieren una respuesta diferencial de este pigmento accesorio, el cual cumple un papel fundamental en la fotoprotección del aparato fotosintético, especialmente bajo condiciones de estrés ambiental.

Tabla 7.

Análisis de varianza (ANOVA) para Carotenoides totales (mg g⁻¹ MS)

Fuente	SC	gl	CM	F	p-valor
Tratamiento	0,0568	2	0,0284	71,40	<0,001
Bloque	0,0007	3	0,0002	0,58	0,647
Error	0,0024	6	0,0004		
Total	0,0599	11			

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

La respuesta osmótica de las plantas frente al anegamiento se evidencia en la Tabla 8, donde se presentan los resultados del ANOVA para el contenido de azúcares solubles totales. El efecto significativo del tratamiento indica una acumulación de estos compuestos, los cuales actúan como osmoprotectores y fuentes de energía de rápida disponibilidad durante períodos de estrés y recuperación.

Tabla 8.

Análisis de varianza (ANOVA) para Azúcares solubles totales (mmol L⁻¹)

Fuente	SC	gl	CM	F	p-valor
Tratamiento	31,55	2	15,78	10,76	0,0104
Bloque	0,22	3	0,07	0,05	0,984
Error	8,80	6	1,47		
Total	40,56	11			

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

La Tabla 9 muestra el análisis de varianza correspondiente al contenido de prolina. Los resultados confirman diferencias significativas entre tratamientos, lo que resalta el papel de este aminoácido como un indicador bioquímico clave de estrés abiótico, asociado tanto a la protección celular como al ajuste osmótico y antioxidante.

Tabla 9.
Análisis de varianza (ANOVA) para Prolina ($\mu\text{mol g}^{-1} \text{MS}$)

Fuente	SC	gl	CM	F	p-valor
Tratamiento	6,98	2	3,49	13,52	0,0060
Bloque	0,63	3	0,21	0,82	0,530
Error	1,55	6	0,26		
Total	9,16	11			

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

La Tabla 10 presenta los resultados del ANOVA para el contenido de polifenoles totales. Las diferencias observadas evidencian que el anegamiento induce modificaciones en la síntesis de compuestos fenólicos, los cuales están estrechamente relacionados con los mecanismos de defensa antioxidante y la mitigación del daño oxidativo durante y después del estrés.

Tabla 10.
Análisis de varianza (ANOVA) para Polifenoles totales ($\mu\text{g g}^{-1} \text{MF}$)

Fuente	SC	gl	CM	F	p-valor
Tratamiento	2133,13	2	1066,57	161,72	<0,001
Bloque	17,52	3	5,84	0,89	0,500
Error	39,57	6	6,60		
Total	2190,22	11			

Nota: SC: Suma de cuadrados; gl: grados de libertad; CM: cuadrado medio. Nivel de significancia $\alpha = 0,05$.

El análisis de varianza (ANOVA) reveló que, a un nivel de confianza del 95% ($\alpha = 0.05$), los Tratamiento aplicado (implícito en la comparación de grupos) tuvo un efecto altamente

significativo (p -valor=0) sobre todas las variables bioquímicas evaluadas: Clorofila, Carotenos, Azúcares solubles totales, Prolina y Polifenoles totales. Esto indica que la aplicación de los diferentes tratamientos (T1 a T12) se pudo evidenciar que los niveles de los componentes bioquímicos evaluados presentaron efecto por tratamientos. Dado que el ANOVA arrojó efectos significativos, se realizaron Pruebas Tukey HSD, $\alpha = 0,05$ de comparación de medias para determinar exactamente qué pares de tratamientos difieren entre sí.

Pruebas de comparación de medias (TUKEY HSD, $\alpha = 0,05$)

Tabla 11.

Comparación de medias (Tukey HSD, $\alpha = 0,05$)

TTO	Altura de las plantas cm	Números de hojas totales	Biomasa seca total	Clorofila (mg g^{-1} MS)	Carotenoides (mg g^{-1} MS)	Azúcares solubles (mmol L^{-1})	Prolina ($\mu\text{mol g}^{-1}$ MS)	Polifenoles ($\mu\text{g g}^{-1}$ MF)
T1	53,3 b	32,6 b	43,61 b	13,27 b	0,378 c	10,75 a	4,46 a	77,16 a
T2	46,9 a	30,6 b	42,54 b	9,21 a	0,277 b	14,56 b	6,00 b	104,12 b
T3	45,1 a	25,5 a	38,82 a	8,02 a	0,211 a	13,63 b	6,15 b	106,61 b
T4	57,4 b	32,7 b	45,15 b	11,02 b	0,300 b	14,70 a	4,51 a	83,72 a
T5	57,8 b	29,7 a	43,58 b	8,40 a	0,259 a	17,81 b	7,02 b	85,71 a
T6	52,2 a	25,1 a	39,24 a	11,15 b	0,336 c	14,83 a	8,15 c	105,21 b
T7	58,4 b	33,3 b	50,06 c	8,40 b	0,252 b	16,11 b	4,74 a	86,56 a
T8	56,95 b	26,6 a	48,17 b	6,64 a	0,203 a	14,49 a	5,03 a	95,64 b
T9	54,8 a	27,1 a	44,11 b	10,01 b	0,268 b	15,76 ab	5,27 a	97,25 b
T10	59,7 b	37,7 c	57,15 c	11,89 a	0,311 a	15,06 a	4,77 a	112,11 a
T11	58 b	35,2 c	55,31 c	13,32 a	0,347 b	13,93 a	4,81 a	123,60 b
T12	55,6 a	31,5 b	53,53 c	12,05 a	0,331 ab	14,60 a	6,64 b	131,17 c

Nota: Letras iguales en una misma columna indican ausencia de diferencias estadísticas (Tukey, $p \leq 0,05$). El sombreado de las celdas indica que son los tratamientos que conforman cada bloque

Interpretación de resultados prueba de Tukey

La comparación de medias mediante la prueba de Tukey ($\alpha = 0,05$) evidenció que el anegamiento y post-anegamiento afectó significativamente las variables de crecimiento evaluadas. La altura de planta y el número total de hojas fueron mayores en el tratamiento control, mientras que la biomasa seca total presentó una disminución progresiva a medida que aumentó el tiempo de anegamiento, diferenciándose estadísticamente los tres tratamientos.

El período de post-anegamiento permitió evaluar la capacidad de recuperación fisiológica y de crecimiento de las plantas tras la remoción del estrés por exceso de agua. Esta fase es clave para diferenciar resiliencia frente a daño irreversible, especialmente en variables de crecimiento y acumulación de biomasa.

Respuestas fisiológicas generales por tratamiento

Tratamiento control: Las plantas del tratamiento control mantuvieron un comportamiento estable durante el post-anegamiento, sin evidenciar cambios abruptos en las variables evaluadas. Esto confirma que las variaciones observadas en los tratamientos con anegamiento se deben al efecto del estrés hídrico y no a factores ambientales externos.

Tratamientos con post-anegamiento: Durante el post-anegamiento se evidenció una recuperación parcial de las plantas previamente sometidas a estrés, con respuestas diferenciadas según la duración del anegamiento:

- Las plantas sometidas a 4 días de anegamiento mostraron una mayor capacidad de recuperación, reflejada en una tendencia a normalizar su crecimiento vegetativo.
- Las plantas sometidas a 8 días de anegamiento presentaron una recuperación más lenta y limitada, lo que sugiere la presencia de daños fisiológicos acumulados.

En la variable altura de planta en el periodo de post-anegamiento, mostró una tendencia a la recuperación en los tratamientos anegados, especialmente en el tratamiento de 4 días. Sin embargo, los valores no alcanzaron los observados en el tratamiento control, indicando que el anegamiento generó una restricción persistente del crecimiento longitudinal. El número de hojas presentó una recuperación parcial, atribuible a la emisión de nuevas hojas una vez restablecidas las condiciones aeróbicas del suelo. No obstante, en plantas sometidas a 8 días de anegamiento, la recuperación fue limitada, posiblemente asociada a senescencia prematura y pérdida foliar inducida por el estrés.

La variable biomasa seca total fue la variable más sensible durante el post-anegamiento. Aunque se observó una recuperación en los tratamientos anegados, esta fue insuficiente para compensar las pérdidas acumuladas durante el estrés, especialmente en el tratamiento de 8 días. Esto indica que el anegamiento afectó de forma duradera la asimilación de carbono y la eficiencia fotosintética.

El comportamiento observado durante el post-anegamiento sugiere que el anegamiento provocó:

- Hipoxia radicular durante el estrés
- Reducción temporal de la absorción de nutrientes
- Alteraciones en la fotosíntesis y en el balance fuente–sumidero

La recuperación parcial indica la activación de mecanismos de plasticidad fisiológica, aunque insuficientes cuando el estrés fue prolongado.

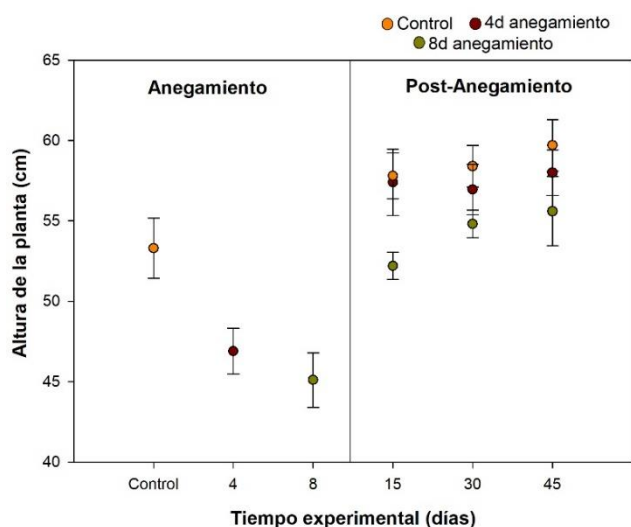
Efecto de los períodos de anegamiento y post-anegamiento en las variables fisiológicas de las plantas

Altura de las plantas

En la Figura 10 se muestra como la altura de la planta (cm) se ve afectada por los períodos de anegamiento y como durante el post-anegamiento se puede observar una recuperación progresiva de las plantas estresadas, aunque depende de la intensidad o duración del estrés. Cuando las plantas están sometidas a 4 días de anegamiento hay una disminución alrededor de un 11% en la altura promedio, mientras que a los 8 días de anegamiento se registra una reducción del 15% en comparación a plantas control (sin estrés) que reportan en promedio 53 cm. Esto indica que la condición de anegamiento detiene o retrasa el crecimiento ortotrópico de las plantas de café. También con estos datos podemos concluir que a medida que los períodos de anegamiento son más prolongados la planta reduce su velocidad de crecimiento vegetativo.

Figura 10.

Efecto de la altura de la planta



Nota: La figura muestra los datos de la variable altura de la planta (cm). Los puntos son los datos promedios $n=10 \pm$ error estándar.

En cuanto a los periodos de Post-anegamiento evaluados se demostró que hay una recuperación gradual a medida que avanza el tiempo. En relación a los 15 días de post-anegamiento podemos observar que el control mantiene una altura aproximada de 58 cm. En el tratamiento de 4 días de anegamiento tenemos una rápida recuperación, alcanzando una altura similar a la del control (57 cm aproximadamente), mientras que en el tratamiento de 8 días de anegamiento se observa menor altura de las plantas (52 cm aproximadamente).

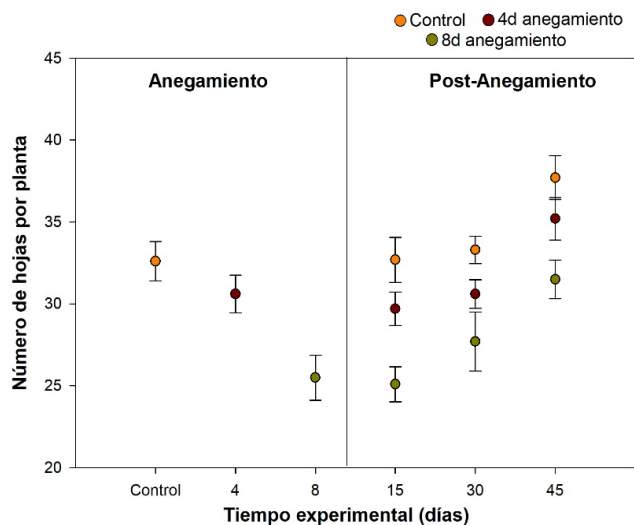
Esto sugiere que, a los 15 días de post-anegamiento, las plantas estresadas por 4 días de anegamiento logran compensar su crecimiento en comparación con los 8 días de anegamiento que se conserva un retraso significativo.

En los tratamientos evaluados de 30 y 45 días post-anegamiento podemos observar una evolución de la recuperación de las plantas relacionando un aumento en la altura. A los 4 días de anegamiento, las plantas mantienen una altura similar al control, mostrando una recuperación casi total en el crecimiento a largo plazo; mientras que las plantas anegadas 8 días, si bien presentan un aumento en la altura estas se mantienen por debajo respecto al control.

Número de hojas por planta

Figura 11.

Efecto del número de hojas de la planta



Nota: la figura muestra los datos de la variable número de hojas por plantas. Los puntos son los datos promedios $n=10 \pm$ error estándar.

En la fase de anegamiento podemos observar que el tratamiento control inician con un promedio de aproximadamente 32 hojas, a los 4 días de anegamiento el número de hojas disminuye ligeramente hasta aproximadamente 30 hojas mostrando una disminución del 6%, en el tratamiento de 8 días de anegamiento la reducción es de un 21% aproximadamente con alrededor de 25 hojas. Esto indica que el anegamiento prolongado provoca una significativa senescencia o pérdida de hojas en la planta.

Con respecto a esta variable podemos concluir de manera parcial que el anegamiento afecta negativamente la producción y/o retención de hojas, presentando una menor cantidad de hojas en los árboles anegados 8 días.

En la fase de post-anegamiento evaluamos 15, 30 y 45 días post-anegamiento se puede observar que todos los tratamientos muestran un incremento constante en el número de hojas, indicando que las plantas reanudan su crecimiento.

Los tratamientos control (sin estrés) de cada uno de los periodos de post-anegamiento mantienen la mayor producción de hojas durante toda la fase aproximadamente 38 hojas. El tratamiento que fue anegado 4 días muestra una buena tasa de recuperación, registrando aproximadamente 35 hojas a los 45 días post-anegamiento muy similar al control, lo que sugiere una recuperación efectiva de la capacidad de producción de hojas.

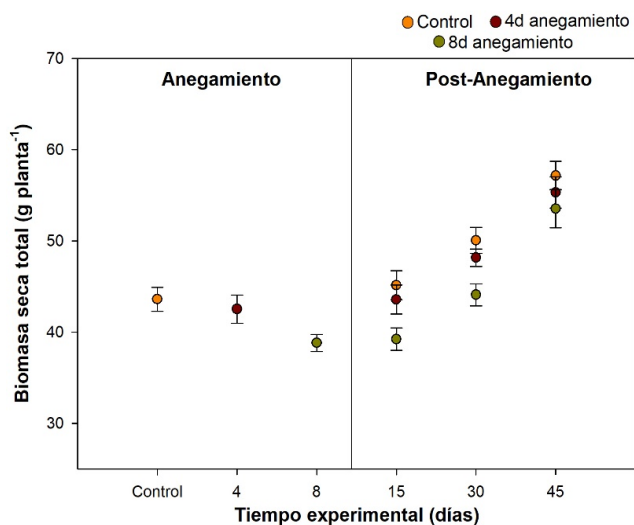
Por otra parte, registramos que plantas anegadas 8 días, presentan un déficit significativo. A pesar de presentar un incremento en el número de hojas, se mantiene consistentemente por debajo del control, con un número menor de hojas, aproximadamente 31 hojas a los 45 días post-anegamiento con respecto al control (sin estrés) que registra 37 hojas, esto representando un 16% menos.

Podemos concluir que las plantas sometidas a períodos de anegamiento de 4 días presentan un impacto temporal, sin embargo, las plantas tienen una alta capacidad de recuperación, logrando casi igualar los datos obtenidos del tratamiento control (sin estrés) al final del experimento. Por otra parte, el anegamiento de 8 días causa un daño más severo en el número de hojas.

Biomasa seca total por planta

Figura 12.

Efecto de biomasa seca de la planta



Nota: La figura muestra los datos obtenidos de la variable biomasa seca total. Los puntos son los datos promedios $n=10 \pm$ error estándar.

En la fase de anegamiento, la biomasa de la muestra control (sin estrés) es en promedio 43 g/planta, las plantas anegadas 4 días registran aproximadamente 41 g/planta, similar a los datos obtenidos del control lo que sugiere que no se presenta un efecto en este período de anegamiento, por otra parte, a los 8 días de anegamiento la biomasa disminuye de manera consistente hasta 39 g/planta, representando una disminución del aproximadamente 10%. Esto indica que los períodos de anegamiento prolongados sí afectan negativamente la acumulación de materia seca de la planta.

En los periodos de post-anegamiento evaluados las plantas presentan una recuperación y aumento de biomasa después de finalizar la condición de estrés. Mostrando un incremento constante respecto a esta variable. También podemos observar que las plantas anegadas 4 días presentan datos similares que el control, evidenciando una resiliencia y adaptación en los

periodos de post-anegamiento de este estudio, los tratamientos anegados 8 días, presentan un aumento en la biomasa total, manteniendo los valores por debajo del control, esto demuestra que las plantas que sufren períodos de anegamiento prolongados tienen una disminución en su desarrollo vegetativo, reflejando un déficit de crecimiento que no se compensa en los periodos de recuperación evaluados.

En conclusión, durante el período de post-anegamiento se evidenció una recuperación parcial de las plantas previamente sometidas a exceso de agua, siendo más marcada en el tratamiento de 4 días de anegamiento. No obstante, las plantas sometidas a 8 días de anegamiento presentaron una recuperación limitada, lo que sugiere la presencia de daños fisiológicos persistentes. Estos resultados indican que la duración del anegamiento condiciona la capacidad de recuperación y el crecimiento posterior de las plantas.

Pigmentos fotosintéticos (Clorofila Total)

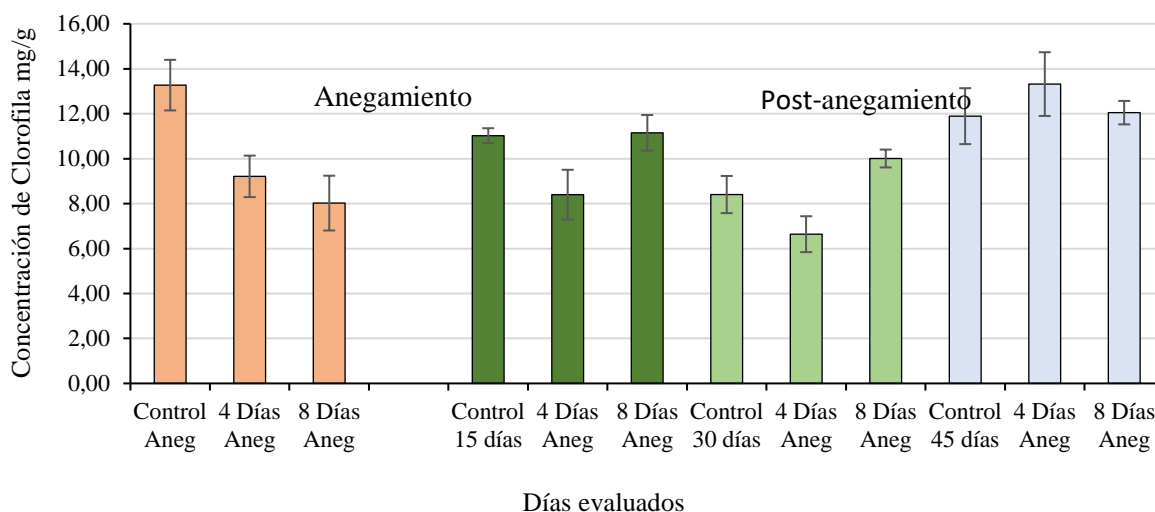
La figura 13, muestra la concentración de clorofila expresada en mg/g de masa seca en dos fases, la primera corresponde a la fase de anegamiento (estrés), y la segunda a la fase de post-anegamiento (Recuperación).

En la fase de anegamiento se muestra la respuesta inmediata de la planta a la falta de oxígeno (O_2) en la raíz observando una reducción significativa en la concentración de clorofila a medida que aumenta la duración del anegamiento, pasando de 13.3 mg/g en las muestras control a 8.0 mg/g después de 8 días de anegamiento; esta disminución refleja el deterioro de la maquinaria fotosintética y el inicio de la senescencia foliar inducida por estrés, esto relacionado con los resultados obtenidos en los análisis fisiológicos en la variable número de hojas. (Figura 11), en donde se presentó una disminución significativa en el número de hojas a medida que aumentan los periodos de estrés.

La hipoxia en las raíces restringe la absorción de nutrientes esenciales como Magnesio (Mg) y Nitrógeno (N), componentes clave de la molécula de clorofila y esto afecta el suministro de citoquininas desde la raíz, lo que acelera la degradación de la clorofila. (Pan, J., et al. 2021). Esto reduce drásticamente la síntesis de citoquininas (CKs) y su transporte vía xilema hacia la parte aérea, esta disminución rompe el equilibrio hormonal en las hojas, acelerando la degradación de la clorofila como se observa en la figura 13, en el período de anegamiento.

Figura 13.

Efecto en el contenido de Clorofila expresada en mg/g



Nota: Los puntos son los datos promedios $n=4 \pm$ error estándar.

En los periodos de post-anegamiento de 15 y 30 días se puede observar que las plantas anegadas 4 días presentan una reducción en los niveles de clorofila significativamente menores al control (sin estrés), esto sugiere que la recuperación fotosintética es lenta e incompleta en este periodo. El daño estructural y bioquímico acumulado en las membranas celulares durante el anegamiento, junto con la necesidad de reasignar recursos para reparar el sistema radicular y reanudar la absorción de nutrientes, retrasa la resíntesis de clorofila. (Ashraf, M. A. 2012).

A los 45 días post-anegamiento la concentración de clorofila en los tratamientos 4, 8 días de anegamientos son similares al control presentando valores ligeramente mayores, esto demuestra una recuperación fisiológica completa a largo plazo. La planta ha logrado restablecer la homeostasis, reparado el daño oxidativo, reanudado la síntesis de N y Mg, y ha superado el impacto del estrés inicial. Los niveles altos de clorofila en tratamiento de 45 días post-anegamiento sugieren un efecto de compensación en la actividad fotosintética tras la liberación del estrés. (Yeung, H. K. et al. 2019).

Mecanismos de respuesta de las plantas a condiciones de anegamiento y post-anegamiento.

Comportamiento del contenido de Carotenoides

Durante el anegamiento, la concentración de carotenoides disminuye progresivamente a medida que el estrés se prolonga, los tratamientos anegados presentan una disminución del 26 y 32% respectivamente con referencia al control.

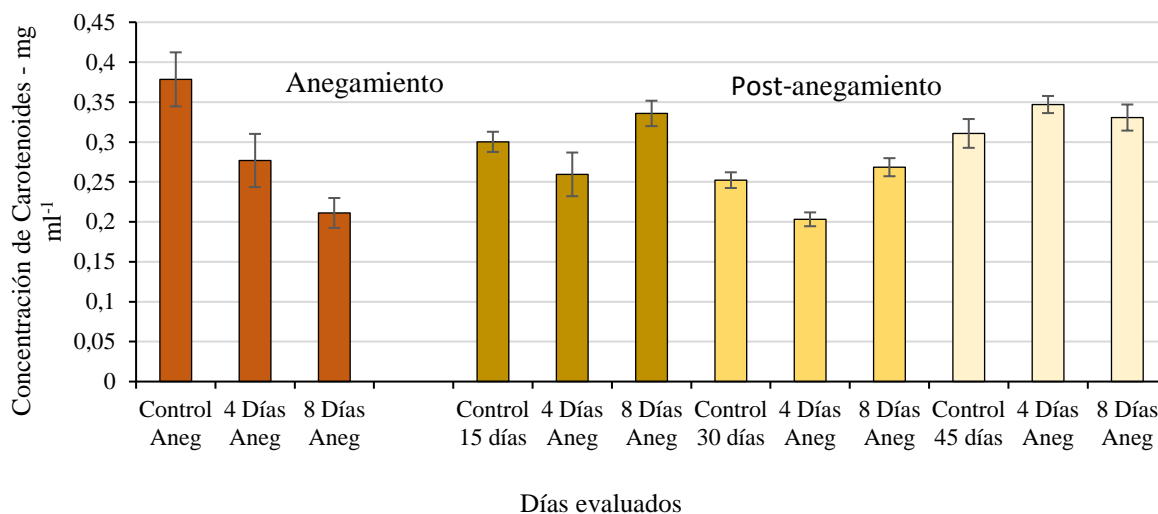
El anegamiento restringe el intercambio gaseoso, llevando al cierre estomático y reduciendo la captación de O₂. Esto inactiva el aparato fotosintético y por tanto los carotenoides junto con los polifenoles, son la primera línea de defensa en la hoja contra el daño por especies reactivas de oxígeno (ROS). Estos son pigmentos liposolubles cruciales en los cloroplastos, indica fotooxidación como se puede inferir indirectamente al asociar las condiciones de los 8 días de anegamiento.

En el periodo de post-anegamiento a los 15 días podemos observar que el contenido de carotenoides aumenta de forma exponencial alcanzando los niveles del control, esto nos indica que la sobreacumulación inicial podría ser un intento de fotoprotección al reactivar la fotosíntesis. Los carotenoides ayudan a disipar el exceso de energía lumínica por medio de calor

térmico que puede ocasionar afectaciones en la maquinaria fotosintética a nivel de los fotosistemas al principio de la recuperación. (Choudhury, S., et al. 2017). (Ver figura 14)

Figura 14.

Efecto en el contenido de Carotenoides expresada en mg ml⁻¹



Nota: Los puntos son los datos promedios $n=4 \pm$ error estándar.

A los 45 días post-anegamiento, los niveles en los tratamientos anegados 4 y 8 días se han estabilizado y recuperado, acercándose a los niveles del control. Esto confirma que el aparato fotosintético se ha restaurado con éxito y la planta ha recuperado su capacidad de producir y mantener los pigmentos esenciales. La planta ha entrado en una fase de aclimatación completa con una tasa fotosintética funcional, este comportamiento en el contenido de carotenoides se ve respaldado con los datos obtenidos en la variable clorofilas en donde los niveles se estabilizan al final de los periodos evaluados mostrando un efecto de compensación en la actividad fotosintética. (Lichtenthaler, H. K. 1987).

Prolina y Azúcares solubles actuando como osmoprotectores ante estrés abiótico en las plantas.

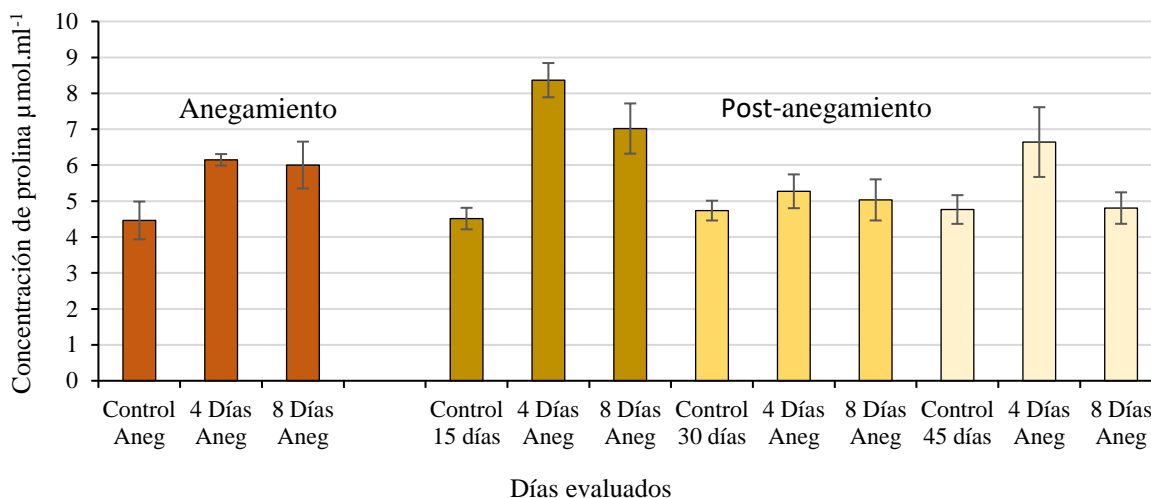
La prolina y las azúcares son solutos compatibles que las plantas acumulan en grandes cantidades en respuesta al estrés (hídrico, salino o por hipoxia/anegamiento). Su función es clave en la osmorregulación y la protección celular ayudando a mantener el potencial hídrico y la turgencia celular evitando pérdida del estatus hídrico de los tejidos. La prolina en particular puede servir como una fuente de carbono y nitrógeno disponible y como antioxidante para mitigar el daño oxidativo cuando la planta se recupera. (Verbruggen, N. et al 2008).

En la figura 15, podemos observar los contenidos de prolina en plantas de café variedad Cenicafé 1, expresado en $\mu\text{mol ml}^{-1}$. En la fase de anegamiento, podemos relacionar que la concentración de prolina se incrementa entre un 33 hasta 36% en los tratamientos de 4 y 8 días de anegamiento en comparación con el tratamiento control. Esta información confirma que la prolina se acumula rápidamente como una respuesta de defensa clave de la planta de café contra el estrés por hipoxia (anegamiento). Esta es la manifestación bioquímica de la activación de los mecanismos osmoprotectores de la planta y de esta manera la prolina se acumula para ayudar a

mantener la turgencia celular, estabilizar proteínas y membranas y contrarrestar el desequilibrio osmótico generado por la hipoxia en las raíces. Verbruggen, N. et al (2008).

Figura 15.

Efecto en el contenido de Prolina expresada en $\mu\text{mol.ml}^{-1}$



Nota: Los puntos son los datos promedios $n=4 \pm$ error estándar.

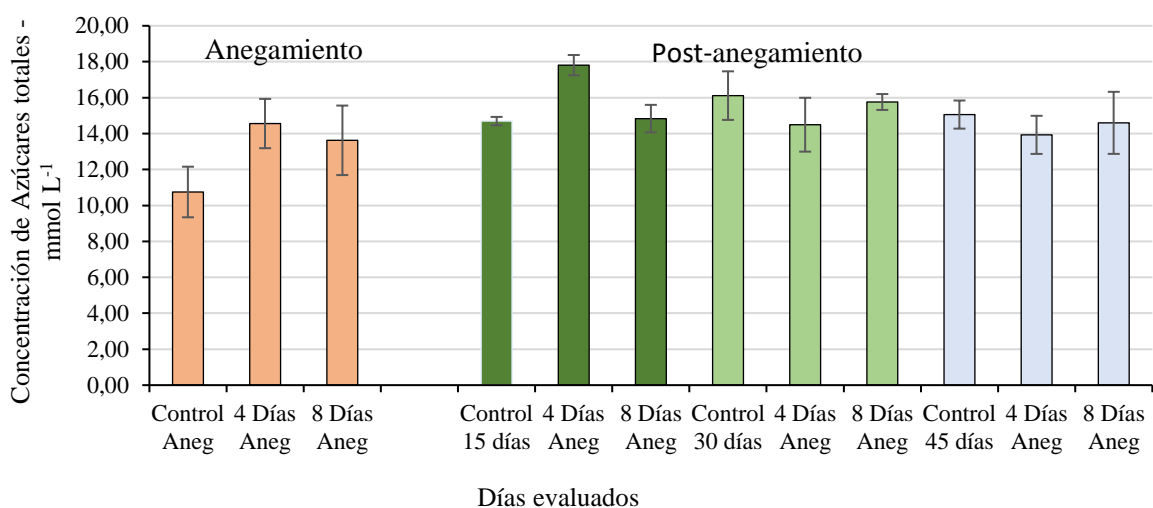
En el periodo de post-anegamiento, en los tratamientos anegados 4 días, podemos observar que la concentración de prolina reporta los niveles más altos en toda la fase de recuperación, lo que indica que las plantas que son sometidas a estos períodos de anegamiento presentan una respuesta inmediata al estrés. La planta utiliza la prolina acumulada como una fuente de carbono y nitrógeno para impulsar el nuevo crecimiento y la reparación metabólica, volviendo a un nivel más cercano al control a medida que avanza la fase de recuperación, lo que se puede relacionar con la variable biomasa total (Figura 12), que muestra una recuperación progresiva a medida que avanzan los tratamientos de post-anegamiento.

Por otra parte, las plantas que fueron anegadas 8 días, muestran una concentración de prolina elevada a los 15 días de recuperación, estos contenidos disminuyen parcialmente a

medida que avanza los días de post-anegamiento como indicador de estrés persistente lo que nos demuestra que la planta aún necesita el ajuste osmótico para lidiar con el daño remanente causado en las raíces al haber sido sometida a períodos de anegamiento más prolongados. La prolina acumulada en los periodos de post-anegamiento está siendo utilizada continuamente para mitigar el daño oxidativo y la reparación (Verbruggen, N. et al (2008), lo que coincide con el déficit de crecimiento observado en la variable altura de la planta (figura 10).

Figura 16.

Efecto en el contenido de azúcares solubles expresada en mmol L⁻¹



Nota: Los puntos son los datos promedios $n=4 \pm$ error estándar.

Durante la fase de anegamiento, se observa un aumento en la concentración de azúcares totales en comparación con el tratamiento control, la concentración de azúcares solubles pasa de 10.8 mmol L⁻¹ en el control a 14.5 mmol L⁻¹ a los 4 días y 13.8 mmol L⁻¹ a los 8 días de anegamiento. Esto representa un aumento de aproximadamente el 34% y 28%, respectivamente. Esto nos indica que al igual que la prolina, los azúcares solubles actúan como solutos compatibles, aumentando la presión osmótica interna para mantener la turgencia celular y

proteger las estructuras macromoleculares contra el daño causado por el estrés. (Munns, R. 2002).

En la fase de post-anegamiento podemos observar que la dinámica de los azúcares refleja la activación de las rutas metabólicas para la reparación y el nuevo crecimiento. A los 15 y 30 días de recuperación, la concentración de azúcares es alta, Esta tendencia inicial sugiere que, al restablecerse el drenaje y la oxigenación, la planta dirige los recursos de carbono (azúcares) a la reparación activa y a la reconstrucción de biomasa (como se puede observar en la figura 13). El metabolismo de las hojas vuelve a ser eficiente (reanudación de la fotosíntesis), y la alta concentración de azúcares y prolina proporcionan el combustible necesario para el crecimiento compensatorio. (Lunn, J. E. et al 2014).

A los 45 días de post-anegamiento, los niveles de azúcares de los tratamientos anegados, alcanzan valores similares al tratamiento control, Esto nos indica que el metabolismo de la planta se está normalizando. El transporte de azúcares a las raíces se ha restablecido, y los azúcares se están consumiendo de forma más eficiente para el crecimiento vegetativo, esto es una señal de aclimatación de las plantas y tolerancia de las plantas frente a los periodos de estrés a los cuales se sometieron.

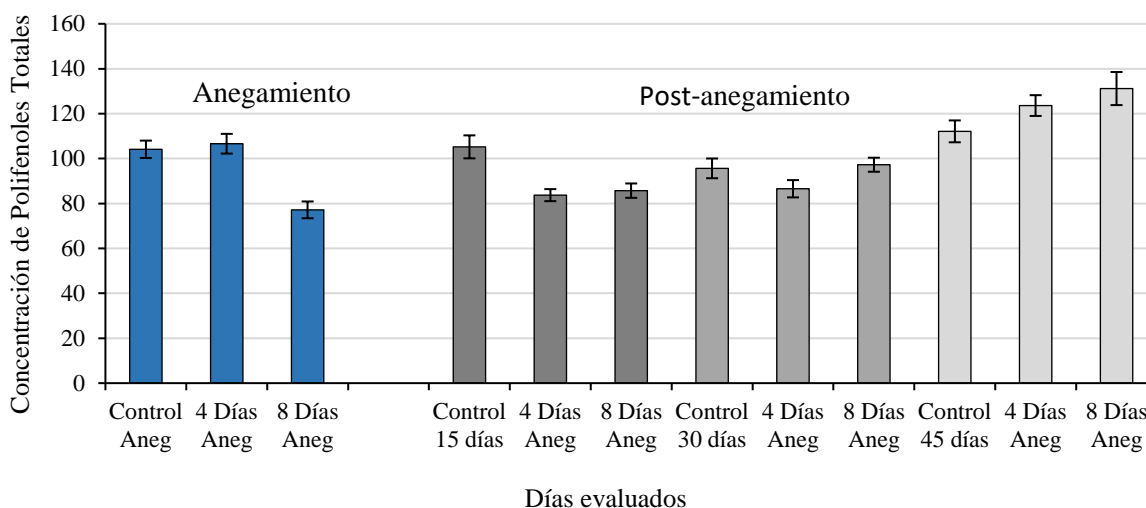
Contenido de polifenoles totales en brotes nuevos y su comportamiento en plantas sometidas a periodos de estrés por anegamiento y post-anegamiento

Durante la fase de anegamiento, el comportamiento de los polifenoles es inverso al comportamiento registrado de la prolina y los azúcares totales, Esto indica que los polifenoles se están consumiendo activamente para neutralizar las especies reactivas de oxígeno (ROS) generadas por el desequilibrio metabólico inicial en las raíces y la respuesta sistémica al estrés.

En la figura 17, podemos observar la concentración de polifenoles totales en el tratamiento de 4 días es $107 \mu\text{g}\text{g}^{-1}$, y los 8 días de anegamiento $78 \mu\text{g}\text{g}^{-1}$ este valor es significativamente más baja que el tratamiento control que reporta $104 \mu\text{g}\text{g}^{-1}$. Esto indica que los períodos de anegamiento prolongados provocan un colapso metabólico debido a la falta de oxígeno, inhibiendo las vías biosintéticas complejas necesarias para la producción de nuevos polifenoles. (Pang, J. y Chen, H. 2020).

Figura 17.

Efecto en el contenido de Polifenoles totales expresada en mmol L^{-1}



Nota: Los puntos son los datos promedios $n=4 \pm$ error estándar.

En contraste con la caída inicial en la concentración de polifenoles totales, en la fase de recuperación se caracteriza por una acumulación masiva y sostenida de polifenoles, especialmente en el tratamiento de 8 días de anegamiento. Esto nos indica que al restablecerse la oxigenación y reactivarse el metabolismo aeróbico, la planta prioriza la síntesis de polifenoles como un mecanismo de defensa antioxidante y utiliza como sustratos de carbono y las azúcares acumuladas para la síntesis de metabolitos secundarios, como los polifenoles, que se depositan

en los nuevos tejidos para mejorar la resistencia estructural y la defensa contra el estrés futuro, interpretados como mecanismos de tolerancia y aclimatación. (Taiz, L., et al. 2015).

La disminución de polifenoles totales en los períodos de anegamiento especialmente a los 8 días, nos indica una defensa antioxidante inmediata por el consumo activo y acelerado de polifenoles, lo que corrobora que es un mecanismo desencadenado por la planta para neutralizar las especies reactivas de oxígeno (ROS) generadas por la transición al metabolismo anaeróbico (fermentación), causado por el exceso de agua en el suelo que reduce drásticamente el oxígeno disponible para las raíces (hipoxia) (Shao, H. B., et al. 2015).

Dentro de los mecanismos de aclimatación, podemos interpretar la acumulación de prolina y azúcares totales en la fase de anegamiento, esto nos indica que la planta moviliza las reservas de carbono como combustible para conservar el metabolismo celular, la reparación de tejidos y la compensación en el crecimiento vegetativo (Couée, I. et al. 2006).

Conclusiones

Los períodos de anegamiento afectaron significativamente el crecimiento de las plantas de *Coffea arabica* L. variedad Cenicafé 1, evidenciándose más notoriamente en las medidas de la altura, número de hojas y biomasa seca total. Los tratamientos de 4 y 8 días de anegamiento provocaron disminuciones promedio del 11 % y 15 % en altura, y del 6 % y 21 % en número de hojas, respectivamente. Estas reducciones reflejan la inhibición del crecimiento vegetativo causada por la hipoxia en las raíces.

Las plantas sometidas a estrés por anegamiento presentaron alteraciones en sus parámetros bioquímicos, con una disminución inicial de los pigmentos fotosintéticos tanto clorofilas totales como carotenoides, pero hubo un incremento de compuestos osmoprotectores como la prolina y azúcares solubles totales. El comportamiento de los azúcares solubles es un excelente bioindicador de la respuesta al estrés y la capacidad de recuperación de las plantas de café variedad Cenicafé 1, confirmando su doble función como agente osmoprotector durante el anegamiento y como fuente energética crucial para la recuperación metabólica y el crecimiento post-anegamiento.

Asimismo, se observaron variaciones en el contenido de polifenoles totales como indicadores de estrés oxidativo. Estos resultados evidencian la activación de mecanismos de defensa metabólica que permiten mitigar los efectos del anegamiento sobre los tejidos vegetales.

Durante el periodo de post-anegamiento, las plantas mostraron una recuperación progresiva de las variables evaluadas. Las sometidas a 4 días de anegamiento lograron restablecer sus valores de crecimiento y composición bioquímica similares al control a los 45 días, lo que evidencia una alta capacidad de resiliencia. En contraste, las plantas expuestas a 8

días de anegamiento mantuvieron déficits del 10 %–16 % en altura y biomasa, lo que sugiere daños fisiológicos más persistentes y una recuperación parcial.

Los resultados confirman que la variedad Cenicafé 1, presenta tolerancia moderada al anegamiento por cuatro días, sustentada en mecanismos de ajuste osmótico y restauración metabólica. Esta información contribuye al conocimiento sobre las respuestas fisiológicas del café ante condiciones de hipoxia, aportando insumos valiosos para programas de mejoramiento genético y estrategias de manejo agronómico adaptadas a escenarios de alta pluviosidad en la caficultura colombiana.

Referencias Bibliográficas

- Arcila-Pulgarín, J., et al . (2002). Application of the extended BBCH scale for the description of the growth stages of coffee (*Coffea* spp.). *Annals of Applied Biology*, 141(1), 19-27. <https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2002.tb00191.x>
- Almeida, W. L., Ávila, R. T., Pérez-Molina, J. P., Barbosa, M. L., Marçal, D. M. S., de Souza, R. P. B., Martino, P. B., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V, DaMatta, F. M. (2021). The interplay between irrigation and fruiting on branch growth and mortality, gas exchange and water relations of coffee trees. *Tree Physiology*, 41(1), 35-49. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpaa116>
- Ashraf, M. A. (2012). Waterlogging stress in plants: A review. *African Journal of Agricultural Research*, 7(13), 1976-1981. <https://doi.org/10.5897/AJARX11.084>
- Barickman, T. C., Simpson, C. R., & Sams, C. E. (2019). Waterlogging Causes Early Modification in the Physiological Performance, Carotenoids, Chlorophylls, Proline, and Soluble Sugars of Cucumber Plants. *Plants*, 8(6), 160. <https://doi.org/10.3390/plants8060160>
- Bates, L. S., Waldren, R. P., & Teare, I. D. (1973). Rapid determination of free proline for water-stress studies. *Plant and Soil*, 39(1), 205–207. <https://doi.org/10.1007/BF00018060>
- Cenicafé. (2016). Cenicafé 1: Nueva variedad de porte bajo, altamente productiva, resistente a la roya y al CBD, con mayor calidad física del grano (Avances Técnicos No. 469). *Federación Nacional de Cafeteros de Colombia*. <https://doi.org/10.38141/10779/0469>
- Choudhury, S., et al . (2017). Estrés oxidativo en plantas y defensa antioxidante. *The Botanical Review*, 83(4), 309–349.
- Chen, S. L., Chen, C. R., & Kao, C. H. (2002). Physiological responses of rice seedlings to waterlogging and subsequent recovery. *Physiologia Plantarum*, 114(4), 540–545.
- Couée, I., Davey, M. W., Stas, A., & L. H. B. (2006). Non-enzymatic protection against oxidative stress in plants: *chemical complexity, synergism and biological roles*. *Comptes Rendus Biologies*, 329(9), 742-756.
- DaMatta, F. M., Avila, R. T., Cardoso, A. A., Martins, S. C. V., & Ramalho, J. C. (2018). Physiological and Agronomic Performance of the Coffee Crop in the Context of Climate Change and Global Warming: A Review. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 66(21), 5264-5274. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.7b04537>

- DaMatta, F. M., et al . (2016). Sustained enhancement of photosynthesis in coffee trees grown under free-air CO₂ enrichment conditions: Disentangling the contributions of stomatal, mesophyll, and biochemical limitations. *Journal of Experimental Botany*, 67(1), 341-352. <https://doi.org/10.1093/jxb/erv463>
- Delauney, AJ; Verma,. (1993). DPS Biosíntesis de prolina y osmorregulación en plantas. *Plant J.* 1993 , 4 , 215–223. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.1993.04020215.x>
- Folegatti, MV; blanco, FF; silva, LBD Gestión del riego Piracicaba: Esalq/USP/LER, 2003.
- Fondo Adaptación. (2023). Evaluación de daños, pérdidas, impactos y necesidades asociados a la ocurrencia del fenómeno La Niña en Colombia 2021-2023. *Gobierno de Colombia.* https://www.fondoadaptacion.gov.co/images/2024/Gestion_del_Conocimiento/Estudios_Investigaciones_Publicaciones/Evaluacion_Danos_Perdidas_e_Impactos_Fenomeno_d_e_la_Nina_2021_2023.pdf
- Federación Nacional de Cafeteros de Colombia. (2025, 7 de abril). La producción de café colombiano aumentó 36% en el año corrido. *Federación Nacional de Cafeteros.* <https://federaciondefcafeteros.org/wp/listado-noticias/produccion-de-cafe-colombiano-aumento-36-en-el-ano-corrido/>
- Friend, A. D. (1992). The prediction of the effects of global environmental change on forest growth. *The Journal of Experimental Botany*, 43(7), 903–910. <https://doi.org/10.1093/jxb/43.7.903>
- Gaitán, E., Guzmán, O., & Jaramillo, A. (2011). Efecto de la variabilidad climática en la productividad del café en la Zona Central Cafetera de Colombia. *Revista Cenicafé*, 62(1), 7–16.
- Gast, F., Benavides, P., Sanz, J. R., Herrera, J. C., Ramirez, V. H., Cristancho, M. A., & Marin, S. M. (2013). Manual del Cafetero Colombiano, Investigación y Tecnología para la Sostenibilidad de la Caficultura. Federación Nacional de Cafeteros, *Cenicafé*.

- Genty, B., Briantais, J.-M., & Baker, N. R. (1989). The relationship between the quantum yield of photosynthetic electron transport and quenching of chlorophyll fluorescence. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA) - General Subjects*, 990(1), 87-92. [https://doi.org/10.1016/S0304-4165\(89\)80016-9](https://doi.org/10.1016/S0304-4165(89)80016-9)
- Huang, K., et al . (2019). Physiological and molecular mechanisms of plant responses to waterlogging stress: a review. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(14), 3465.
- Hunt, R. (1979). Plant Growth Analysis: The Rationale Behind the Use of the Fitted Mathematical Function. *Annals of Botany*, 43(2), 245-249. JSTOR.
- Hunt, R. (1990). *Basic Growth Analysis: Plant growth analysis for beginners*. Springer Netherlands. <https://doi.org/10.1007/978-94-010-9117-6>
- IDEAM. (2022). Tiempo y clima. Recuperado de: <http://www.ideam.gov.co/web/tiempo-y-clima/clima>
- Jaramillo, R.A. (2018). El clima de la caficultura en Colombia. Federación Nacional de Cafeteros.
- Lichtenthaler, H. K. (1987). Chlorophylls and carotenoids: Pigments of photosynthetic biomembranes. *Methods in Enzymology*, 148, 350–382. [https://doi.org/10.1016/0076-6879\(87\)48036-1](https://doi.org/10.1016/0076-6879(87)48036-1)
- León-Burgos AF, Unigarro CA, Balaguera-López HE. Soil waterlogging conditions affect the growth, water status and chlorophyll “a” fluorescence of coffee seedlings (*Coffea arabica* L) *Agronomía*. 2022; 12(6):1270. <https://doi.org/10.3390/agronomy12061270>
- Lunn, J. E., Stitt, M., & E. S. (2014). Sugar-induced changes in the plant transcriptome, proteome, and metabolome. *En Plant secondary metabolism* (pp. 53–75). Wiley-Blackwell.

- Maldonado, C. E. M., & Giraldo, L. Á. (2020). Resistencia genética a la enfermedad de la cereza del café en variedades cultivadas en Colombia. *Revista Cenicafé*, 71(1), 69-90.
<https://doi.org/10.38141/10778/1121>
- Munns, R. (2002). Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment*, 25(2), 239–250.
- Organización de las Naciones Unidas para la Alimentación y la agricultura. FAO. (2024). Café.
<https://www.fao.org/markets-and-trade/commodities-overview/beverages/coffee/es>
- Pan, J., Sharif, R., Xu, X., & Chen, X. (2021). Mechanisms of Waterlogging Tolerance in Plants: Research Progress and Prospects. *Frontiers in Plant Science*, 11, 627331.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2020.627331>
- Pang, J., & Chen, H. (2020). Metabolic Responses to Flooding Stress in Plants: A Mini Review. *Frontiers in Plant Science*, 11, 569.
- Peña-Fronteras, J. T., et al . (2008). Adaptation to flooding in upland and lowland ecotypes of *Cyperus rotundus*, a troublesome sedge weed of rice: tuber morphology and carbohydrate metabolism. *Annals of Botany*, 103(2), 295–302.
- Poorter, H. (1989). Plant growth analysis: Towards a synthesis of the classical and the functional approach. *Physiologia Plantarum*, 75(2), 237-244. <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1989.tb06175.x>
- Poveda, G. (2004). La hidroclimatología de Colombia: Una síntesis desde la escala inter decadal hasta la escala diurna. *Revista de la Academia Colombiana de Ciencias Exactas, Físicas y Naturales*, 28(107), 201–222.
- Quiñones Galvez, J., et al . (2015). Caracterización bioquímica de hojas de clones de *Theobroma cacao* y su relación con los tricomas. *Revista Colombiana de Biotecnología*, 17(2), 33–43. <https://doi.org/10.15446/rev.colomb.biote.v17n2.54265>

- Sadeghian, S. (2004). Efecto de la fertilización con nitrógeno, fósforo y potasio sobre la producción de café en diferentes localidades de la zona cafetera de Colombia. *Revista Cenicafé*, 55(3), 175–190.
- Sachdev, S., Ansari, S. A., Ansari, M. I., Fujita, M., & Abraham, J. (2021). Abiotic Stress and Reactive Oxygen Species: Generation, Signaling, and Defense Mechanisms. *Antioxidants*, 10(2), 277.
- Silveira, H. R. de O., Santos, M. de O., Alves, J. D., Souza, K. R. D. de, Andrade, C. A., & Alves, R. G. M. (2014). Growth effects of water excess on coffee seedlings (*Coffea arabica* L.). *Acta Scientiarum. Agronomy*, 36, 211-218.
<https://doi.org/10.4025/actasciagron.v36i2.17557>
- Silveira, H. R. de O., Souza, K. R. D. de, Alves, J. D., Santos, M. de O., Andrade, C. A., & Bomfim, S. C. (2015). Gas exchange and carbohydrate partitioning in coffee seedlings under waterlogging. *Ciência e Agrotecnologia*, 39, 138-146.
<https://doi.org/10.1590/S1413-70542015000200005>.
- Singleton, V. L., Orthofer, R., & Lamuela-Raventós, R. M. (1999). Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of Folin-Ciocalteu reagent. *Methods in Enzymology*, 299, 152–178. [https://doi.org/10.1016/S0076-6879\(99\)990171](https://doi.org/10.1016/S0076-6879(99)990171)
- Shao, H. B., Chu, L. Y., Jaleel, C. A., & Zhao, C. X. (2015). Understanding waterlogging stress and its biochemical responses in plants. *Journal of Plant Interactions*, 10(1), 1–11.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2010). *Fisiología Vegetal* (5ª ed.). Sunderland, MA: Sinauer Associates.
- Toral-Juárez, M. A., et al . (2021). Drought-tolerant coffee plants display increased tolerance to waterlogging and post- waterlogging reoxygenation. *Environmental and Experimental Botany*, 182,104311. <https://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2020.104311>.
- Taiz, L., Zeiger, E., Møller, I. M., & Murphy, A. (2015). *Plant physiology and development* (6.^a ed.). Sinauer Associates.

- Tounekti, T., Mahdhi, M., Al-Turki, T. A., & Khemira, H. (2018). Water relations and photo-protection mechanisms during drought stress in four coffee (*Coffea arabica*) cultivars from southwestern Saudi Arabia. *South African Journal of Botany*, 117, 17-25.
<https://doi.org/10.1016/j.sajb.2018.04.022>
- Verbruggen, N., Hermans, C. (2008). Acumulación de prolina en plantas: una revisión. *Amino Acids* 35, 753–759. <https://doi.org/10.1007/s00726-008-0061-6>
- Yeung, H. K., Visser, E. J. W., & Sasidharan, R. (2019). Flooding: the role of oxygen in regulating plant life in the O² starved and post-flood aerobic environment. *Plant Biology*, 21(S1), 32–41. <https://doi.org/10.1111/plb.12879>

Apéndices

Apéndices A. Registro fotográfico del Montaje del experimento casa malla CENICAFE



Apéndices B. Registro fotográfico seguimiento en campo de las plantas de café



Apéndices C. Registro fotográfico Preparación de muestras para análisis bioquímicos



Apéndices D. *Registro fotográfico análisis de laboratorio*

