



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE FITOSANIDAD

FITOPATOLOGÍA

EPIDEMIOLOGÍA DE *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime y Phillips-Mora EN SEIS CLONES DE CACAO DE SANTANDER, COLOMBIA

ALBERT SNEYDER CARVAJAL RIVERA

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRO EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, ESTADO DE MÉXICO


2020

La presente tesis titulada: **Epidemiología de *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime y Phillips-mora en seis clones de cacao de Santander, Colombia**, realizada por el alumno: **Albert Sneyder Carvajal Rivera** bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRIA EN CIENCIAS
FITOSANIDAD
FITOPATOLOGÍA


CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



Dr. Remigio A. Guzmán Plazola

DIRECTOR DE TESIS



Dra. Yeirme Y. Jaimes Suárez

ASESOR



Dr. Carlos Fredy Ortiz García

ASESOR



Dr. José Sergio Sandoval Islas

Montecillo, Texcoco, Estado de México, julio de 2020

EPIDEMIOLOGIA DE *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime y Phillips-Mora EN SEIS CLONES DE CACAO DE SANTANDER, COLOMBIA

Albert Sneyder Carvajal Rivera M. en C.

Colegio de posgraduados, 2020

RESUMEN

La escoba de bruja, causada por el hongo *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime y Phillips-Mora, es la segunda enfermedad más importante en cuanto a pérdidas de producción para el cultivo de cacao. Se encuentra en 12 países de América del Sur y en la parte central de Panamá. En Bahía, Brasil, este patógeno ha causado pérdidas de rendimiento superiores al 70%. En México, se encuentra catalogada como plaga cuarentenaria no presente. Este trabajo se llevó a cabo en el Centro de Investigación La Suiza, perteneciente a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia) en Santander (Colombia). Se evaluaron la incidencia de escoba de bruja en cojines florales (CF) y yemas vegetativas (YV) en seis clones de cacao, bajo un arreglo factorial de 2 x 6 x 2 x 26 (sombreado, clones, años y semana de evaluación) con 10 repeticiones. En cada árbol se llevaron registros cada dos semanas, desde febrero de 2017 a octubre de 2018. Se detectó interacción significativa para Clon x Exposición x Semana de evaluación, y Clon x Año x Semana para número de escobas de bruja en cojines flores (ECF) y YV; además de interacción Clon x Exposición x Año para escobas de bruja en yemas vegetativas (EYV). Estas interacciones indican que existen diferencias significativas entre clones en el número de CF y YV afectados por *M. perniciosa* y que la exposición al sol favoreció un incremento en la incidencia, pero la cantidad de escobas de bruja formadas por árbol varió según la semana del año en que se hizo la evaluación. Se detectó resistencia contra *M. perniciosa* en los clones CCN 51 e ICS 95, y susceptibilidad en el SCC 61 para CF y el ICS 60 para YV. Mediante el análisis de regresión multivariado, por mínimos cuadrados parciales, se determinó que el sombreado propicia condiciones ideales para la germinación de las esporas de *M. perniciosa*, lo cual se manifestó con coeficientes positivos para las horas con humedad relativa superior a 40%, humedad relativa máxima y con coeficientes negativos para la desviación estándar de la humedad relativa diaria. En contraste, condiciones de temperatura de 26° a 30° C influyeron positivamente, mientras que la lluvia y velocidad del viento máximos afectaron

negativamente la incidencia de la enfermedad. Estas condiciones dieron lugar a que los clones EET 8, ICS 60, ICS 1 y SCC 61 tuvieran mayor número de ECF en exposición directa al sol. El análisis de la relación entre la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva del progreso de la formación de ECF y EYV arrojó valores negativos de correlación lineal en todos los casos; sin embargo, solamente resultaron significativas las correlaciones entre producción de frutos y el área bajo la curva del progreso de la formación de escobas de bruja en cojines (valores no acumulados), con $r = -0.9$ y $P=0.014$, y para el área bajo la curva generada a partir de datos acumulados, con $r = -0.85$ y $P=0.03$. En ambos casos para árboles cultivados bajo sombra. Nuestros resultados dan sustento epidemiológico a medidas sanitarias potenciales para manejar la enfermedad y prevenir su introducción en zonas con condiciones de riesgo para el desarrollo de la escoba de bruja.

Palabras claves: Escoba de bruja, *Theobroma cacao* L, cojines florales, yemas vegetativas, sombra

EPIDEMIOLOGY OF *Moniliophthora perniciosa* (STAHSEL) AIME & PHILLIPS-MORA IN SIX COCOA CLONES OF SANTANDER, COLOMBIA

Albert Sneyder Carvajal Rivera M. en C.

Colegio de posgraduados, 2020

ABSTRACT

The witch's broom, caused by the fungus *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime and Phillips-Mora, is the second most important disease in terms of production losses for the cultivation of cocoa. It is found in 12 countries in South America and in the central part of Panama. In Bahia, Brazil, this pathogen has caused yield losses of over 70%. In Mexico, it is classified as a quarantine pest not present. This work was carried out at the La Suiza Research Center, belonging to the Colombian Corporation for Agricultural Research (Agrosavia) in Santander (Colombia). The incidence of witch's broom in flower cushions (CF) and vegetative flushes (YV) was evaluated in six cocoa clones, under a factorial arrangement of 2 x 6 x 2 x 26 (shade, clones, years and week of evaluation) with 10 repetitions. Records were kept in each tree every two weeks, from February 2017 to October 2018. Significant interaction was detected for Clone x Exposition x Evaluation week, and Clone x Year x Week for number of witch's brooms in flower cushions (ECF) and YV; in addition to Clone x Exposition x Year interaction for witch brooms in vegetative flushes (EYV). These interactions indicate that there are significant differences between clones in the number of CF and YV affected by *M. perniciosa* and that sun exposure favored an increase in incidence, but the number of witch's brooms formed by tree varied according to the week of the year in which the evaluation was made. Resistance against *M. perniciosa* was detected in clones CCN 51 and ICS 95, and susceptibility in SCC 61 for CF and ICS 60 for YV. Through of the multivariate regression analysis, by partial least squares, it was determined that the shade favors ideal conditions for the germination of the spores of *M. perniciosa*, which was manifested with positive coefficients for the hours with relative humidity greater than 40%, the maximum relative humidity and with negative coefficients for the standard deviation of the daily relative humidity. In contrast, temperature conditions of 26° to 30°C positively influenced, while maximum rainfall and wind speed negatively affected the incidence of the disease. These conditions resulted in the EET 8, ICS 60, ICS 1 and SCC 61 clones having a higher number of ECFs in direct

sun exposure. The analysis of the relationship between the accumulated production of fruits and the area under the curve of the progress of the formation of ECF and EYV yielded negative values of linear correlation in all cases; however, only the correlations between fruit production and the area under the curve of the progress of the formation of witch's brooms in cushions (values not accumulated) were significant, with $r = -0.9$ and $P = 0.014$, and for the low area the curve generated from accumulated data, with $r = -0.85$ and $P = 0.03$. In both cases for trees grown under shade. Our results give epidemiological support to potential sanitary measures to manage the disease and prevent its introduction in areas with risk conditions for the development of witch's broom.

Key words: Witch's brooms, *Theobroma cacao L*, flower cushions, vegetative flushes, shade.

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología de México (CONACYT), la Organización de los Estados Americanos (OEA), la Agencia Mexicana de Cooperación Internacional para el Desarrollo (AMEXCID) por haberme asignado una beca completa, para realizar mis estudios de maestría en ciencias.

Al colegio de Postgraduados, Institución de Enseñanza e Investigación en Ciencias Agrícolas, por todas las enseñanzas y conocimientos adquiridos en mi etapa de formación académica.

A la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia), por los años que me permitió laborar, aprender y generar la información necesaria para mi investigación.

Al Dr. Remigio A. Guzmán Plazola, quien antes de mi llegada a tierras mexicanas, me dio toda su confianza, apoyo y me impartió sus conocimientos, por el acompañamiento en todo el proceso de formación tanto académico como personal, los cuales me permitieron llevar a cabo este trabajo de investigación.

A la Dra. Yeirme Y. Jaimes Suarez, quien me dio la oportunidad de trabajar a su lado durante muchos años, en los cuales gracias a su ejemplo y orientación pude llegar a concebir esta meta académica y personal para mi vida.

A los Dr. Sergio Sandoval islas, Dr. Fredy Ortiz, por su aportes y consejos en el desarrollo del trabajo de investigación.

A mis compañeros y amigos, Diego, Elsa, Elideth, Valentina, Kari, Gelasino, Marco, Eugenia, por bríndame siempre una palabra, un consejo, una ayuda y su apoyo incondicional. Además del pueblo de México, por su hospitalidad y cariño a quienes somos foráneos.

Al mi familia y amigos en Colombia, por creer en mí y darme su apoyo desde la distancia.

Mis sinceros agradecimientos...

DEDICATORIA

Primero quiero dedicar este título a Dios, por permitirme llegar a esta nueva etapa de mi vida, por darme cada día una oportunidad para conseguir nuevas metas y logros; por darme una familia maravillosa. Familia a quien, en segunda instancia dedico este logro. A mis padres Dora Aleyda Rivera Leal y Luis Alberto Carvajal Pabón, quienes han dado todo de sí, para formarme como persona, estudiante, trabajador y que hasta el día de hoy siguen haciéndolo.

A mi hermana Aylin Yilvana Carvajal Rivera, por ser mi ejemplo y por estar a mi lado en cada paso que doy.

A mi hermana Mayra, mi tía Carmen, tía Nidia, tía Liliana, tío Omar, tío Ángel, tía Nora madrina Luz, primo Anir, primos y amigos quienes me han apoyado hasta ahora.

A mi nonita Salome, ser de amor, de luz, de alegría, de fuerza y quien me ha demostrado cada día su aprecio y amor.

Con cariño, Albert Sneyder Carvajal Rivera...

CONTENIDO

RESUMEN.....	iii
ABSTRACT.....	v
AGRADECIMIENTOS.....	vii
DEDICATORIA.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	xi
LISTA DE CUADOS.....	xiv
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 HIPÓTESIS.....	2
1.2 OBJETIVO GENERAL.....	2
1.3 OBJETIVO ESPECÍFICO.....	2
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1 Generalidades del cultivo de cacao.....	3
2.2 Principales enfermedades del cacao.....	4
2.3 Escoba de bruja (<i>Moniliophthora perniciosa</i> (stahel) Aime y Phillips-Mora.....	5
2.3.1 Síntomas de la enfermedad.....	6
2.3.2 Ciclo de vida.....	7
2.3.3 Control.....	9
2.4. Materiales genéticos de cacao.....	12
2.5 Epidemiología.....	13
2.5.1 Epidemiología de escoba de bruja.....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	15
3.1. Área de estudio.....	15
3.2. Evaluación del clima.....	15
3.3 Material vegetal.....	16
3.4 Diseño experimental.....	16
3.5 Variables evaluadas.....	17
3.5.1 Número de escobas de bruja en cojines florales.....	17
3.5.2 Número de escobas de bruja en yema vegetativa.....	18
3.5.3 Número de frutos sanos a cosecha.....	18
3.6. Análisis estadísticos.....	18
3.6.1. Análisis de varianza y comparaciones de medias.....	18

3.6.2	Análisis de correlación Pearson entre la formación de escobas y rendimiento.....	18
3.6.3	Análisis multivariado de regresión por mínimos cuadrados parciales	19
6.	RESULTADOS.....	22
6.1	Escoba de bruja en cojines florales.....	22
6.1.1	Interacción Clon x Exposición x Semana	23
6.1.2	Interacción Clon x Año x Semana.....	26
6.2	Escoba de bruja en yemas vegetativas	31
6.2.1	Interacción Clon x Exposición x Semana	31
6.2.2.	Interacción Clon x Año x semana	34
6.2.3	Interacción Clon x Exposición x Año	37
6.3	Producción de frutos.....	39
6.4.	Correlación entre rendimiento y enfermedad.	40
6.5.	Efecto de las condiciones climáticas en el comportamiento de la enfermedad.....	43
6.5.1.	Estimación con diferentes períodos de datos climáticos.	43
6.5.2.	Contribución de las variables climáticas a la predicción del número de escobas de bruja	45
5.	DISCUSIÓN.....	59
6.	CONCLUSIONES.....	66
7.	LITERATURA CITADA	68
	ANEXOS	77

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.** Pérdidas de producción de cacao en países productores, causadas por plagas y enfermedades. Mazorca negra (*Phytophthora* sp), Barrenador del fruto de cacao (*Conopomorpha cramerella*), Escoba de bruja (*Moniliophthora perniciosa*),--- --Monilia (*Moniliophthora roreri*), Roedores y Míridos (Hebbar, 2007). 4
- Figura 2.** Sintomatología de *Moniliophthora perniciosa* en diferentes órganos de la planta. **a.** Síntoma en cojín floral, **b.** Síntoma en yema vegetativa terminal. **c.** Presencia de basidiocarpo en escoba de bruja necrótica. Fuente: Fotografías tomadas por el autor en el área experimental (Centro de investigación La suiza, AGROSAVIA, Colombia). 6
- Figura 3.** Ciclo de vida de 8
- Figura 4.** Ubicación geográfica del área experimental, Centro de investigación La Suiza (AGROSAVIA), Rionegro, Santander, Colombia. 15
- Figura 5.** Esquema del diseño experimental en campo 16
- Figura 6.** Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado () o exposición directa a la luz solar (). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). 24
- Figura 7.** Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (– – –) o exposición directa a la luz solar (). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). 25
- Figura 8.** Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (– – –) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (). Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana)..... 28
- Figura 9.** Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (– – – –) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (). Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). ... 29
- Figura 10.** Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas vegetativas de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (– – –) o exposición directa a la luz solar (). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). 32

Figura 11. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en yemas vegetativas de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (– – –) o exposición directa a la luz solar (). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana).	33
Figura 12. Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en yemas vegetativas de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (– – – –) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (). Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). ...	35
Figura 13. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en yemas vegetativas de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 () y datos semanales de enero a agosto de 2018 (). Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). ...	36
Figura 14. Efecto del sombreado sobre la producción de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en yemas de seis clones de cacao, durante dos años de evaluación (Interacción Exposición x Clon x Año, Promedios de 190 repeticiones).	38
Figura 15. Diagrama de dispersión de la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja en cojines florales de cacao, causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> . Datos de la interacción Clon X Exposición X Semana.	41
Figura 16. Diagrama de dispersión de la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja en yemas vegetativas de cacao, causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> , con datos de la Interacción Clon X Año X Semana.	43
Figura 17. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) sin árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.	46
Figura 18. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) sin árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. datos climáticos de veinticuatro días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.	47
Figura 19. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) sin árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para	

variables escaladas y centradas. Datos climáticos de veintiocho días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.....	48
Figura 20. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad	53
Figura 21. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de veinticuatro días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.....	54
Figura 22. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (<i>Theobroma cacao</i>) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de veintiocho días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.....	55

LISTA DE CUADOS

Cuadro 1. Factores considerados en el análisis del comportamiento temporal de la escoba de bruja en cojines y yemas vegetativas de plantas de cacao.....	17
Cuadro 2. Descripción de cada una de las variables climáticas derivadas de registros cada 15 min, tomados por una estación meteorológica, marca WatchDog, modelo 2000, ubicada a 50 m del experimento.	20
Cuadro 3. Resultado de las interacciones significativas detectadas en el análisis de varianza del número de escobas de bruja (<i>Moniliophthora perniciosa</i>) en cojines florales y yemas vegetativas.....	22
Cuadro 4. Área bajo la curva de la formación de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en cojines florales y yemas de plantas de cacao (Interacción Clon x Exposición x Semana).....	26
Cuadro 5. Área bajo la curva de la formación de escobas de bruja causadas por <i>Moniliophthora perniciosa</i> en cojines florales y yemas de plantas de cacao (Interacción Clon x Año x Semana).....	30
Cuadro 6. Producción acumulada anual de frutos por árbol de seis clones de cacao, con o sin sombreado.	39
Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson entre la producción acumulada de frutos de cacao y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja por <i>Moniliophthora perniciosa</i> , bajo condiciones de sombra, derivada de la interacción Clon X Exposición X Semana (Datos normalizados).	40
Cuadro 8. Coeficientes de correlación de Pearson entre la producción acumulada de frutos de cacao y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja por <i>Moniliophthora perniciosa</i> , derivada de la interacción Clon X Año X Semana (Datos normalizados).....	41
Cuadro 9. Comparación de la suma de cuadrados de residuales entre modelos de regresión por mínimos cuadrados parciales, generados para diferentes clones de cacao, con datos climáticos de dos, tres y cuatro semanas previas al conteo de escobas de bruja en cojines florales y yemas vegetativas.	44

1. INTRODUCCIÓN

La escoba de bruja, causada por el hongo *Moniliophthora perniciosa* (stahel) Aime y Phillips-Mora, es la segunda enfermedad más importante del cultivo de cacao (*Theobroma cacao L.*) (Aime y Phillips-Mora, 2005). En Bahía, Brasil, este patógeno ha causado pérdidas de rendimiento superiores al 70% (Ploetz, 2016; Dos Santos *et al.*, 2020), con lo cual se redujo la producción de 390 000 t en el año 1988 hasta 123 000 t en el año 2000, tras su llegada en 1989 (Amorim *et al.*, 2011). Este patógeno se ha establecido en 13 países de América del Sur y en la parte central de Panamá, sin avanzar por más de 30 años hacia la principal zona productora y otros países Centroamericanos (Evans, 2016b; Ploetz, 2016). El hongo invade los meristemos de plántulas y plantas adultas; una vez dentro de la planta induce hipertrofia (fase biotrófica) y forma las escobas características de la enfermedad, que luego se secan y marchitan (fase necrotrófica). En los cojines florales causa hipertrofias, donde genera una proliferación masiva de flores, ramas y frutos; en yemas vegetativas genera engrosamiento de tallo y pedúnculo debido a los desequilibrios hormonales. Estos tejidos posteriormente se necrosan. Al presentarse intermitencia entre días secos y húmedos, se generan basidiocarpos tanto en las ramas como en los cojines necrosados (Souza *et al.*, 2009., Aime y Phillips-Mora, 2005., Amorim *et al.*, 2011; Evans, 2016b).

El Departamento de Santander es la principal zona productora de cacao en Colombia. Los primeros brotes de la escoba de bruja en esta demarcación ocurrieron a finales de los años ochenta, causando pérdidas de rendimiento, situación que ya había ocurrido en otras regiones productoras de Colombia (Tovar, 1991; Agronet, 2018). En México, el principal productor es el estado de Tabasco (SIAP, 2020). Aunque la enfermedad de la escoba de bruja no se ha reportado, se encuentra catalogada como cuarentenaria, por su alto riesgo de establecimiento en sus zonas cacaoteras (SENASICA, 2019). Marelli *et al.*, (2019) enfatizan que se deben implementar planes de acción en áreas donde esta enfermedad no tiene presencia y/o medidas a corto plazo tan pronto sea detectada. Por ello, es relevante conocer el comportamiento de la enfermedad en las áreas donde se encuentra, con el fin de dar sustento epidemiológico a las medidas de exclusión.

El estudio epidemiológico de una enfermedad vegetal se enfoca en el análisis de la interacción del patógeno con poblaciones hospederas, bajo la influencia del ambiente y la interferencia del hombre (Kranz, 1974). Mediante el conocimiento integrado de la interacción de factores tales como el patógeno (*M. pernicioso*), el hospedante (cacao) y la enfermedad, sumado a las condiciones ambientales y la mano del hombre (manejo agronómico), podemos tener un conocimiento holístico del patosistema, de tal manera que podamos generar estrategias de control, tales como prácticas agrícolas, aplicación de fungicidas, materiales genéticos y esquemas de manejo integrado (Tovar, 1991 y Alves *et al.*, 2006).

En el presente trabajo se realizó el análisis de la dinámica temporal de la escoba de bruja, causada por *M. pernicioso*, en seis clones de cacao cultivados en el Centro de Investigación La Suiza (Colombia), con el fin de aportar información al conocimiento del patosistema, que sirva de base para la integración y aplicación de medidas fitosanitarias conducentes para mejorar el manejo de la enfermedad en Colombia, así como, para evitar su introducción, establecimiento o diseminación a nuevos países, como México.

1.1 HIPÓTESIS

La dinámica temporal de la escoba de bruja del cacaotero, causada por *Moniliophthora pernicioso*, varía con el tipo de exposición al sol (con o sin sombreado), el material genético de cacao (clon) y el tiempo de evaluación (semanas, años).

1.2 OBJETIVO GENERAL

Analizar la dinámica temporal de la escoba de bruja en seis clones de cacao en el Departamento de Santander, Colombia, con o sin sombreado.

1.3 OBJETIVO ESPECÍFICO

Analizar el comportamiento temporal de la formación de escobas en cojines florales y yemas vegetativas causadas por *M. pernicioso* en seis clones de cacao, con o sin condiciones de sombreado, así como su correlación con las variables climáticas del área de estudio.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Generalidades del cultivo de cacao

El cacao (*Theobroma cacao L.*), es una planta originaria de las cuencas altas del río Amazonas. Generalmente es cultivado en pequeñas extensiones y es el sustento de 5.5 millones familias campesinas a nivel mundial y 350 mil familias en América. El cultivo de cacao es de gran valor ecológico, económico y social desde la época prehispánica (Arvelo *et al.*, 2016; ICCO, 2019). Este cultivo se ha manejado tradicionalmente en América Latina bajo sistemas agroforestales, su formación se genera al eliminar el sotobosque y dejar complejos de múltiples capas de diferentes especies arbóreas para sombra. En Brasil, en el estado de Bahía, a este tipo de sistema se le acuñó el nombre de “Cabruca” (Sambuichi *et al.*, 2012). Actualmente, se han incorporado diferentes tecnologías donde se pueden hacer arreglos agroforestales más tecnificados utilizando maderas de importancia económica, hasta llegar al caso de sembrar cacao sin ningún tipo de sombra, lo cual genera mayores gastos de energía en la planta, aunque aumenta la producción, requiriendo al mismo tiempo mayores cantidades de nutrientes y agua y acortando la vida útil del árbol (De Almeida y Valle, 2010). En México este cultivo es el sustento para 50,000 familias productoras. Se cultiva en 59,655 ha. El estado de Tabasco es el principal productor con 40,923 ha, donde destacan los municipios de Cárdenas, Comalcalco, Cunduacán y Huimanguillo. En segundo lugar, en el estado de Chiapas se cultivan 18,476 ha (Tapachula, Pichucalco y Palenque) y en tercer lugar, el estado de Guerrero, con 256 ha. La producción en total es de 28,473 t, con un rendimiento de 0.486 t ha⁻¹ de almendra seca por año (Barrón García *et al.*, 2018; SIAP, 2020).

El rendimiento del cacao es fuertemente influenciado por las condiciones climáticas, quienes le generan respuestas diferenciales en su período de floración y brotación foliar. Por ejemplo, Soria citado por Tovar (1991) reporta períodos de brotación en Brasil en septiembre-octubre y febrero-marzo; en febrero-marzo y septiembre-octubre en Costa Rica y en abril-mayo y septiembre en Trinidad; En Colombia, para el año 1984 el comportamiento de la brotación foliar tuvo cuatro picos en marzo, abril, agosto y diciembre-enero; el año 1985 tuvo seis picos en abril, mayo, julio, septiembre, octubre y diciembre. La floración se concentró en el primer semestre del año en marzo (1984) y abril (1985) y en el segundo semestre de estos años no formo picos considerables (Tovar,

1991). El comportamiento de la floración en la principal zona productora (Tabasco) en México, tiene tres picos de acuerdo a la concentración de cosechas en tres épocas del año, las cuales comprenden de junio a septiembre, septiembre a febrero, febrero a junio (Torres de la Cruz *et al.*, 2011).

2.2 Principales enfermedades del cacao

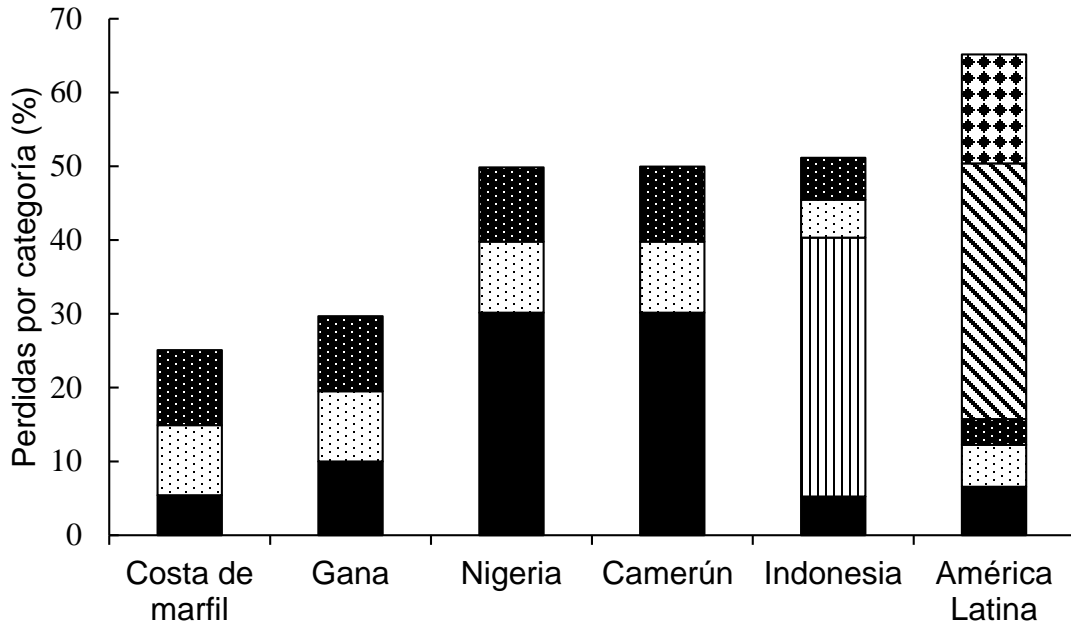


Figura 1. Pérdidas de producción de cacao en países productores, causadas por plagas y enfermedades. ■ Mazorca negra (*Phytophthora* sp), ▨ Barrenador del fruto de cacao (*Conopomorpha cramerella*), ▩ Escoba de bruja (*Moniliophthora perniciosa*), ▤ Monilia (*Moniliophthora roreri*), ■ Roedores y ▨ Míridos (Hebbar, 2007).

De las enfermedades que afectan al cultivo del cacao a nivel mundial (Figura 1), las causadas por los hongos del género *Moniliophthora* son las más perjudiciales (Aime y Phillips-Mora, 2005); en combinación pueden causar hasta 80 % de pérdidas de producción (Tirado-Gallego *et al.*, 2016). En la región de Bahía (Brasil), *M. perniciosa* causó pérdidas superiores al 70% (Silva *et al.*, 2002), con ello la producción bajó de 390,000 t en el año 1988 a 123,000 t en el año 2000, después de su aparición en el año 1989 (Amorim *et al.*, 2011). Esta enfermedad se ha reportado desde el sur de Panamá hasta Bolivia, abarcando 13 países (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador, Guayana Francesa, Granada, Guyana, Panamá, Perú, Trinidad, St. Lucia, St. Vicente, Surinam y

Venezuela). Por su parte, *Moniliophthora roreri*, ha sido reportada en 14 países de América Latina, entre ellos México (Phillips-Mora *et al.*, 2006), y causa daños que van desde el 25% hasta el total de la cosecha (Luz *et al.*, 2006; Evans, 2016b; Ploetz, 2016).

2.3 Escoba de bruja (*Moniliophthora perniciosa* (stahel) Aime y Phillips-Mora

La escoba de bruja (*Moniliophthora perniciosa*) es una de las enfermedades más destructivas del cacao y puede llegar a acabar con plantaciones, como ha ocurrido en Venezuela y Brasil donde, después de su establecimiento, en tan solo 4 y 10 años causó 97% y 70% de pérdidas de rendimiento respectivamente. De igual manera, su llegada a zonas costeras de Ecuador causó pérdidas de 50% y en Surinam causó el abandono de este cultivo. El panorama del cultivo del cacao en Colombia no es ajeno a esta situación, puesto que después de su llegada en 1929 las pérdidas estimadas fueron del 50 al 90% de la producción (Evans, 2016b).

Existen cuatro biotipos diferentes de *M. perniciosa*, el biotipo C parasita géneros de la familia *Malvaceae* (Meinhardt *et al.*, 2008; Patrocínio *et al.*, 2017), dentro del género *Theobroma* ataca especies tales como *T. grandiflorum*, *T. bicolor*, *T. obovatum*, *T. microcarpum*. Por su parte en el género *Herrania* infecta a *H. albiflora* y *H. nitida*, entre otras. El biotipo S infecta a miembros de la familia *Solanaceae*, dentro del género *Solanum* las especies *S. gilo*, *S. melongena*, *S. lycopersicum* *S. lycocarpum*, *S. paniculatum*, *S. stipulaceum*, así como el género *Capsicum*, infectando a *C. annum*, *C. frutescens*. El biotipo L que infecta las especies del género *Arrabidaea* spp, dentro de la familia *Bignoniaceae* como a *A. verrucosa* y el biotipo H que parasita *Heteropterys acutifolia*, perteneciente a la familia *Malpighiaceae* (Meinhardt *et al.*, 2008; Amorim *et al.*, 2011;). Estos hallazgos se detectaron en el suroeste de la amazonia, especialmente en Ecuador y los estados de Acre, Rondonia en Brasil (Meinhardt *et al.*, 2008; Artero *et al.*, 2017), además de los estados de Bahia y Minas Gerais (Patrocínio *et al.*, 2017); por esta razón se deben realizar estudios en todos los países donde se encuentre presente *M. perniciosa* con el fin de encontrar el rango de hospedantes, diferentes biotipos del hongo y su potencial de daño emergente (Evans, 2016b; Patrocínio *et al.*, 2017).

2.3.1 Síntomas de la enfermedad

Moniliophthora perniciosa ataca los tejidos de las plantas en desarrollo (meristemos), brotaciones en cualquier edad, cojines florales y frutos (Meinhardt *et al.*, 2008), provocando una gama de síntomas, tales como hipertrofias, marchitamiento y chancros, dependiendo del lugar de ataque, debido a desequilibrios hormonales inducidos por el hongo (Aime y Phillips-Mora, 2005., De Souza Cabral *et al.*, 2009; Amorim *et al.*, 2011).

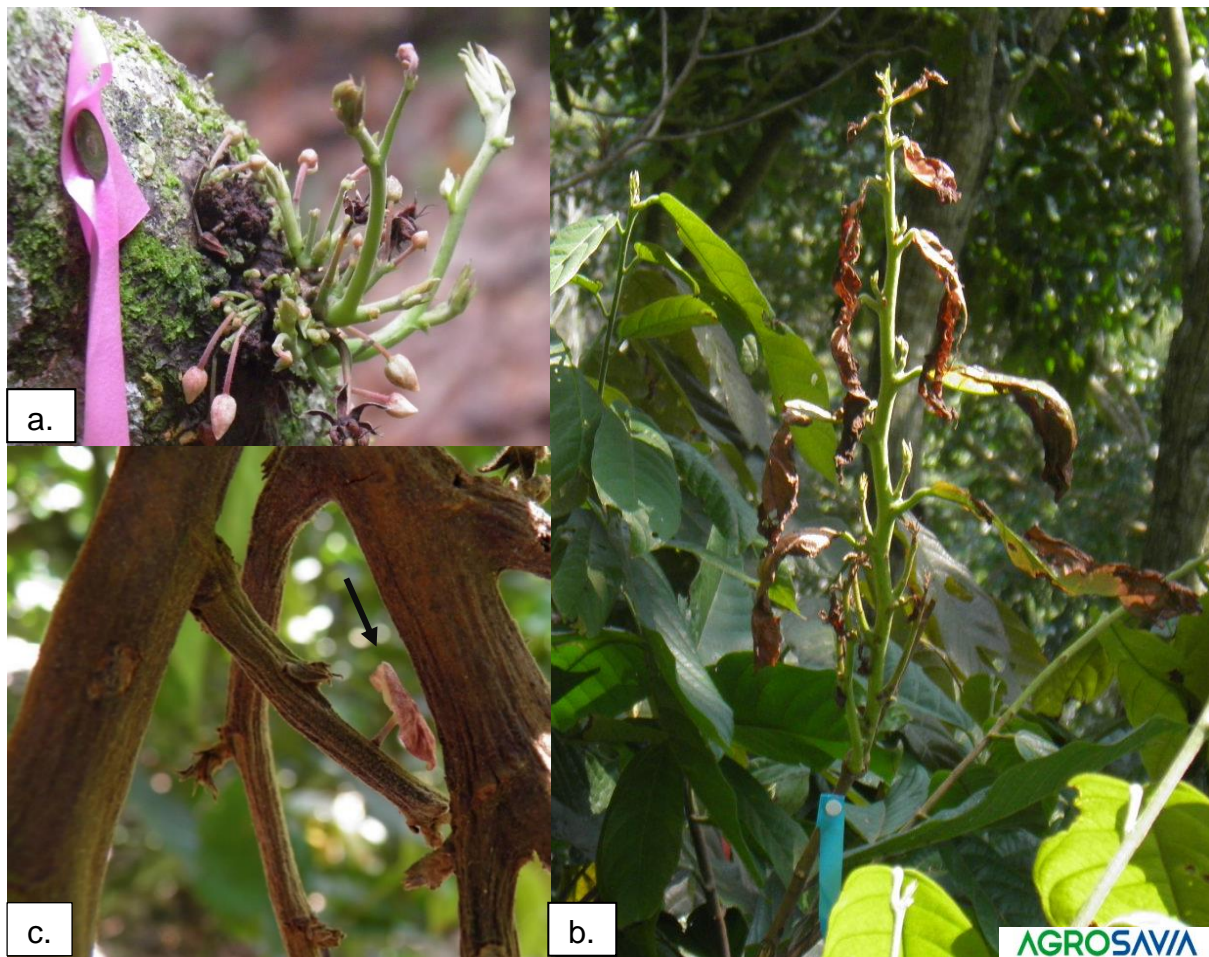


Figura 2. Sintomatología de *Moniliophthora perniciosa* en diferentes órganos de la planta. **a.** Síntoma en cojín floral, **b.** Síntoma en yema vegetativa terminal. **c.** Presencia de basidiocarpio en escoba de bruja necrótica. Fuente: Fotografías tomadas por el autor en el área experimental (Centro de investigación La suiza, AGROSAVIA, Colombia).

Los síntomas en cojines florales también presentan distintas expresiones (Figura 2a.); El ataque en las flores, muestra pedicelos engrosados y alargados; también en los cojines florales se pueden formar múltiples flores y frutos partenocárpicos pequeños con forma de fresa, zanahoria o chirimoya (Evans, 2016b). Por último, los cojines florales infectados pueden desarrollar un brote vegetativo, con las mismas características que presentan las escobas inducidas en las yemas vegetativas infectadas (Silva *et al.*, 2002).

En plantas en desarrollo el patógeno causa un engrosamiento de las brotaciones terminales y/o laterales, así como chancros en el tallo y hojas retorcidas. Llega a causar la muerte del injerto, pérdida de material para injertar o pérdida total del injerto a consecuencia de la destrucción de tejidos y puntos de crecimiento (Silva *et al.*, 2002). En las yemas vegetativas de plantas en producción los síntomas son ramas hipertrofiadas con múltiples brotaciones (Figura 2b.), que inician de color verde y, dependiendo del material vegetal y las condiciones del árbol, pueden variar en tamaño. Posteriormente se marchitan las hojas quedando solo ramas secas que se asemejan a una escoba, lo que da lugar al nombre de la enfermedad (Silva *et al.*, 2002; Evans, 2016b; Marelli *et al.*, 2019).

En los frutos de dos a tres meses de edad, la infección se da a través de basidiosporas, las cuales penetran directamente por la epidermis. El hongo coloniza el tejido del endocarpo causando una pudrición acuosa, que deteriora las semillas (Meinhardt *et al.*, 2008) generando síntomas externos de manchas color chocolate, de forma ovalada, brillantes, que posteriormente se tornan secas y putrefactas (Silva *et al.*, 2002; Amorim *et al.*, 2011; Marelli *et al.*, 2019) sin llegar a producir un estroma y esporas externas como en el caso de moniliasis (Evans, 2016a).

2.3.2 Ciclo de vida

Moniliophthora perniciosa es un patógeno hemibiotrófico; es decir, tiene un ciclo de vida dividido en dos fases una parasítica y la otra saprófita (Figura 3); La fase parasítica o biotrófica, donde el hongo crece lentamente dentro de la planta estableciendo un micelio formado por hifas relativamente gruesas (5 μm a 20 μm), intercelulares, que interactúan con la planta causando los síntomas característicos de la enfermedad; esto debido a las alteraciones bioquímicas (desequilibrios hormonales) que generan cambios en el

contenido de azúcares solubles, aminoácidos, etileno y metabolitos secundarios. A partir de esta interacción planta-patógeno se genera una recombinación genética y la planta no

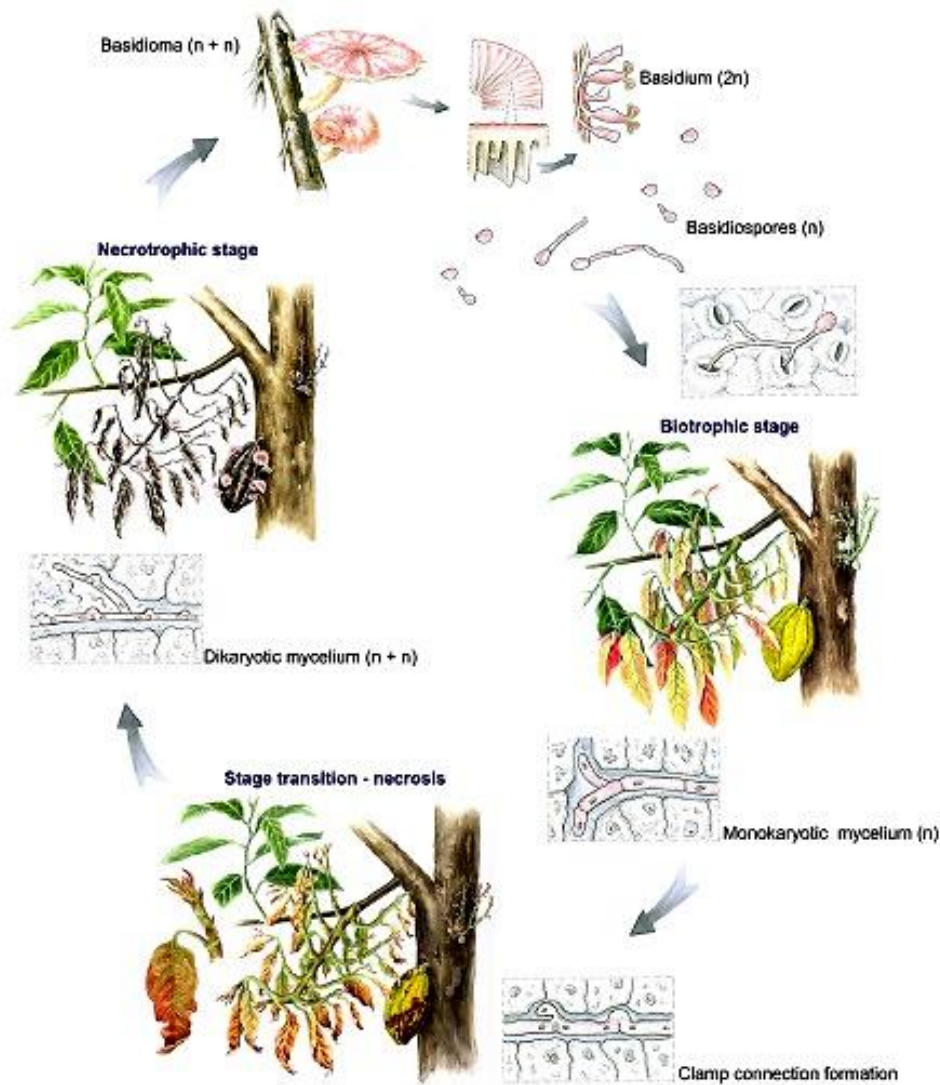


Figura 3. Ciclo de vida de *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime y Phillips-Mora (Teixeira *et al.*, 2015)

puede detener el desarrollo del patógeno (Teixeira *et al.*, 2014). Dos meses después se produce necrosis y muerte de los tejidos afectados, formando la escoba seca, lo cual da inicio a la segunda fase de la enfermedad. La fase saprófita, donde el hongo prolifera y coloniza células hospedantes necróticas o muertas y sufre un cambio morfológico a hifas cada vez más finas (de 1.5 μm a 3 μm).

Después de la alternancia de periodos húmedos y secos, el hongo produce cuerpos fructíferos (Figura 2c.), llamados basidiomas (basidiocarpos), de coloración rosada y de 5 a 25 mm de diámetro, los cuales durante la noche, cuando la humedad relativa es superior al 80%, la temperatura varía entre 24 a 26 °C, y la precipitación anual varía entre 1500 mm e 2000 mm, liberan las basidiosporas, quienes se pueden diseminar hasta 300 m de la fuente de inóculo y son transportadas principalmente por el viento y el agua (Silva *et al.*, 2002.; Meinhardt *et al.*, 2008; Evans, 2016b).

2.3.3 Control

De acuerdo con diferentes autores (Luz *et al.*, 2006; Bastos, 2011; Tirado *et al.*, 2016), para tener mejores resultados en el control de una enfermedad, se requieren estrategias de un manejo integrado, donde se empleen técnicas culturales, químicas, biológicas y genéticas; esto con el fin de aumentar el vigor del hospedero, generar condiciones desfavorables para el patógeno y reducir las fuentes de inóculo, evitando así la proliferación y multiplicación del mismo. El manejo integrado de la escoba de bruja se basa en combinar cuatro estrategias: podas fitosanitarias, control genético, control biológico y aplicaciones racionales de fungicidas protectores y sistémicos.

2.3.3.1. Control cultural

Integra el uso de diferentes actividades agrícolas tales como podas fitosanitarias, podas de formación y mantenimiento, fertilización y diseños de siembra, con el fin de romper el ciclo de la enfermedad y eliminar los tejidos dañados (con síntomas y signos), reduciendo así el inóculo en campo. Igualmente, con el uso de estas prácticas se evitan condiciones ambientales óptimas para el establecimiento y desarrollo del patógeno. Estas prácticas se realizan bajo un cronograma de manejo general del cultivo, donde se priorizan las épocas de mayor incidencia de la enfermedad para mejorar su efectividad (Amorim *et al.*, 2011). Según Luz *et al.*, (2006), en el estado de Bahía en Brasil, los meses donde se prioriza la poda fitosanitaria son febrero, mayo, agosto y diciembre. La poda fitosanitaria es la estrategia más comúnmente usada, dentro de este manejo, pero requiere gran cantidad de mano de obra para realizar los cortes adecuados, como retirar los frutos desde el pedúnculo y retirar los cojines florales afectados, con una cantidad

pequeña de corteza del árbol; al igual que las yemas vegetativas infectadas se retiran centímetros abajo donde se observa que el tejido está totalmente sano.

2.3.3.2 Control químico

En plantas altas de cacao, el control químico tiene limitaciones, ya que es difícil alcanzar las yemas vegetativas ubicadas en la copa de los árboles; además, de que el cacao está en constante generación de brotes de yemas y cojines florales. A esto se le suma que en el trópico húmedo la ocurrencia de altas y frecuentes precipitaciones favorecen al desarrollo y dispersión del patógeno. Sin embargo, en Bahía (Brasil) las aplicaciones quincenales de fungicidas protectantes cúpricos (óxido cuproso al 4%) protegen a los frutos hasta la cosecha. Igualmente, la aplicación de productos sistémicos como tebuconazol ha demostrado buenos resultados al bajar la incidencia de la enfermedad en plántulas de vivero y en plantas adultas (Amorim *et al.*, 2011; Bastos, 2011).

2.3.3.3 Control biológico

Es una línea de manejo muy promisorio para el control de la escoba de bruja, ya que existe una gama de diferentes especies de microorganismos o hongos capaces de contrarrestar al patógeno, tales como *Cladobotryum amazonense*, *Clonostachys* spp., *Trichoderma* spp., *Gliocladium catenulatum* y *Trichoderma stromaticum* (Luz *et al.*, 2006; Bastos, 2011) Las especies de *Trichoderma* spp. tienen gran potencial, ya que producen alrededor de 40 metabolitos que contrarrestan la actividad de los hongos patógenos en diferentes cultivos como el cacao, por su acción antibiótica y micoparasítica (Aneja *et al.*, 2006). En estudios realizados en Ecuador se aisló *Trichoderma harzianum* de una mazorca de cacao. Este aislamiento mostró actividad inhibidora *in vitro* contra el crecimiento micelial y la germinación de las esporas de escoba de bruja (Aneja *et al.*, 2006; Ten Hoopen, y Krauss, 2016). En múltiples ensayos en la Amazonia brasileña se utilizó *T. stromaticum*, del que se determinó su capacidad para inhibir la producción de basidiocarpos. Lo que dio base al desarrollo del producto comercial llamado "Tricovab", elaborado por investigadores del Centro de investigaciones en cacao (CEPEC), el cual se incluye en el paquete tecnológico para el control integral de *M. pernicioso* en el estado de Bahía (Samuels *et al.*, 2000; Bastos, 2011).

2.3.3.4 Control genético

La generación de variedades resistentes a la escoba de bruja es la medida de control más simple y de menor costo para el productor; sin embargo, es un reto para los investigadores, pues requiere gran inversión de tiempo, dinero e instalaciones para su evaluación. Algunas investigaciones realizadas por Albuquerque *et al.*, (1999) evaluaron los clones CCN, TSH y CAB que son resistentes a la dicha enfermedad (Pires, 2003; Bastos, 2011)

Una fuente de resistencia que ha sido muy trabajada es el material “Scavina”, pero el hongo ha logrado romperla (Gutiérrez *et al.*, 2016). En la cuenca de la amazonia brasileña se han realizado intensas búsquedas de materiales con nuevas fuentes de resistencia. Se evaluaron 43 variedades en condiciones de campo y laboratorio, dando como resultado dos accesiones resistentes a escoba de bruja 'CAB 0208' y 'CAB 0214' (de Albuquerque *et al.*, 2010). El CEPLAC cuenta con una de las mayores colecciones de genotipos de cacaoteros, con 1186 accesos clonales, las cuales se están utilizando en la búsqueda de más genotipos con resistencia. Estos programas además de evaluaciones en campo, han realizado ensayos con plántulas donde se evalúa resistencia a nivel de yema vegetativa, pero se deben realizar trabajos adicionales para cojines florales y frutos (Pires, 2003; Luz *et al.*, 2006; de Albuquerque *et al.*, 2010).

El uso de herramientas genéticas a nivel molecular como QTL (Quantitative Trait Loci), SSR (microsatelites), ha permitido desde 2003 identificar genes de resistencia que representan el 35 % del efecto dominante para una población F2, producto de un material resistente (SCA 6) X otro susceptible (ICS 1). Otros ensayos en años posteriores arrojaron resultados similares adicionando que estos QTL's se encuentran en la posición LG9 y LG1 (Gutiérrez *et al.*, 2016). Faleiro citado por Gutiérrez *et al.*, (2016) identificaron el SSR TcCIR 35 y determinaron su valor en la resistencia a escoba de bruja. La secuenciación del genoma de *T. cacao* en 2011 demostró que existen al menos 253 genes LRR-RLK (repetidos ricos en leucina-proteína quinasa receptora) y 297 genes NBS (genes que codifican las proteínas del sitio de unión a nucleótidos); son genes de importancia en la respuesta a la interacción-planta patógeno y su resistencia (Argout *et al.*, 2011).

Los últimos estudios a nivel de proteínas (Proteómica), han demostrado que existen 554 proteínas en genotipos de cacao resistentes y susceptibles dentro del patosistema *T. cacao* x *M. pernicioso*; con funciones metabólicas, energéticas, de defensa y de estrés oxidativo, producto final de la expresión génica de esta interacción (Dos Santos *et al.*, 2020).

2.4. Materiales genéticos de cacao

Antes del trabajo realizado por Motamayor *et al.*, (2008), los materiales genéticos de cacao se agrupaban en tres grandes grupos; el cacao criollo, forasteros y una serie de híbridos entre criollos y forasteros llamados Trinitarios. Esta clasificación solo se basaba en los rasgos morfológicos de las plantas, los frutos y datos geográficos (Cuatrecasas, 1964, citado por Motomayor *et al.*, 2008). Motomayor *et al.*, (2008) propone una nueva agrupación basada en rasgos genéticos, donde se reparten los diferentes materiales de cacao en 10 grupos genéticos, denominados: Amelonado, Contamana, Criollo, Curaray Guiana, Iquitos, Marañón, Nacional, Nanay y Purús. Los clones trinitarios fueron materiales genéticos seleccionados por Pound en los años 1932 a 1936, los cuales provenían del cruce entre los cacaos forasteros bajos amazónicos y cacaos criollos ambos introducidos a Trinidad; son materiales seleccionados de 50,000 cruzamientos de donde derivan sus siglas ICS (Imperial College Selections). Son los primeros genotipos con altos rendimientos y actualmente son los de mayor distribución en América (Johnson, F.L y Schnell, 2004). Otros centros de investigación en cacao son el Centro Agronómico tropical de investigación y enseñanza “CATIE” en Costa rica, la Estación Tropical Experimental (EET) perteneciente al Instituto Nacional de Investigación Agrícola y Pecuaria “INIAP” en Ecuador, el Centro de Investigación La Suiza, perteneciente a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria “AGROSAVIA” (antes CORPOICA) en Colombia. De igual manera, en México el Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP) en su Campo Experimental Rosario Izapa, entre otros, o por la iniciativa de investigadores, han implementado programas de mejoramiento genético donde se han cruzado materiales trinitarios con materiales autóctonos de zonas de influencia, además de programas de selección participativa en fincas de agricultores, generando una gran cantidad de materiales genéticos (Pires, 2003). De estos procesos surgieron diferentes tipos de materiales

importantes como el desarrollado por el investigador ecuatoriano Homero Castro quien a partir del cruce entre los clones Trinitario x forastero de Perú y su F1 x Nacional (ICS 95 x IMC 67) x Oriente 1, generó el material genético CCN 51 (Colección Castro Naranjal), material de gran importancia en Ecuador, que se ha distribuido a nivel de sur y Centroamérica por su significativo desempeño agronómico en cuanto a producción y resistencia a enfermedades (Boza *et al.*, 2014). De igual manera, en la EET se realizaron diferentes cruces entre cacaos nacionales y forasteros, generando los materiales genéticos identificados como EET 8, 228 y 400, entre otros, los cuales también tienen distribución amplia en Ecuador y otros países. Para el caso de Colombia, se han obtenido diferentes tipos de clones, desde los Trinitarios, Forasteros de Ecuador, Perú, Brasil, además de las selecciones y cruzamientos propios de las entidades de investigación. Un ejemplo es el genotipo SCC 61 (Selección Colombia Corpoica-61), que proviene de una selección participativa realizada por el Centro de investigación la Suiza en fincas cacaoteras (clones regionales), donde se escogió dentro de un grupo de materiales genéticos con bondades agronómicas. En el INIFAP (México), a partir de plantas procedentes de familias de hermanos completos producto de la cruce de clones internacionales, mediante inoculaciones naturales y artificiales de *M. royeri*, se evaluaron diferentes materiales y se determinó que dos clones de cacao; el CAERI 1 y el CAERI 2 son tolerantes a *M. royeri* (Avendaño *et al.*, 2019).

2.5 Epidemiología

Son muchas las definiciones que se han generado sobre el concepto de epidemia; una de las más completas es la propuesta por Kranz (1974), donde el estudio epidemiológico de una enfermedad se basa en la interacción del patógeno con poblaciones hospederas, bajo la influencia del ambiente y la interferencia del hombre. El proceso epidemiológico inicia, se intensifica y finalmente se detiene. Este proceso se divide en más subprocesos tales como infección, esporulación y diseminación, generando el ciclo de infección de la enfermedad (Castaño, 2002; Kranz, 2003).

2.5.1 Epidemiología de escoba de bruja

La dispersión de las basidiosporas ocurre principalmente a través del viento y puede alcanzar distancias superiores a 300 m, pero su mayor potencial para infectar está en los

primeros 100 m (Luz *et al.*, 2006). Evans and Solórzano (1982) correlacionaron la dispersión con datos climáticos y observaron que, en los meses con mayor humedad, en horas de 10 p.m. a 4 a.m. y a una temperatura promedio de 20° a 25° C, se atrapan mayor cantidad de esporas (Evans, 2016b). Este autor considera que, en la propagación de enfermedades, las barreras naturales, como las cadenas montañosas y los ecosistemas semiáridos, evitaran la dispersión a larga distancia de las esporas. La aparición de síntomas y producción de basidiosporas se ve influenciada directamente por la humedad relativa en intervalos de tiempo húmedo y seco (Evans, 2016b y Jaimes y Aranzazu, 2010).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Área de estudio

El presente estudio se realizó en el Centro de investigación La Suiza, perteneciente a la Corporación Colombiana de Investigación Agropecuaria (Agrosavia). El área experimental se ubicó en las instalaciones de Agrosavia, ubicada en 7° 22' N; 78° 10' W, municipio de Rionegro, Santander (Colombia), a una altura de 500 msnm, con temperatura promedio de 28 °C, humedad relativa de 85% y precipitación anual de 1800 mm (Figura 4).

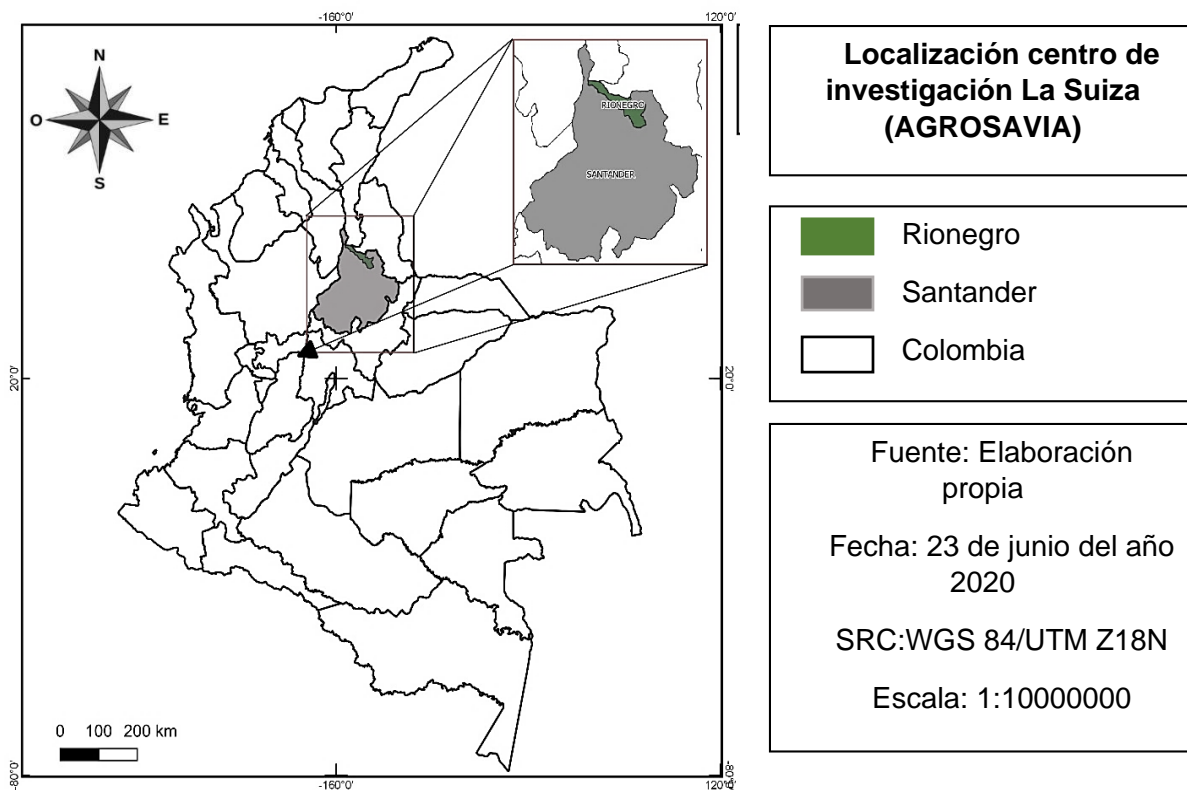


Figura 4. Ubicación geográfica del área experimental, Centro de investigación La Suiza (AGROSAVIA), Rionegro, Santander, Colombia.

3.2. Evaluación del clima

Para evaluar las variables climatológicas, se instaló una estación meteorológica WatchDog 2000, donde se registraron la temperatura (°C) y la humedad relativa (%) cada

15 minutos; radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M m}^{-2}\text{s}^{-1}$) y la humedad foliar (Escala 0-15), así como la precipitación (mm) y velocidad del viento (kh^{-1}). La estación fue ubicada a 50 metros del área experimental a plena exposición de sol.

3.3 Material vegetal

Este estudio se llevó a cabo en seis clones de cacao. Tres clones son de origen Trinitario; ICS 1, ICS 60 e ICS 95 (Imperial College Selections), un clon de origen ecuatoriano, CCN 51 (Colección Castro Naranjal), un clon de origen costarricense, EET 8 (Estación Experimental Tropical), y el clon SCC 61 (Selección Colombia Corpoica), clon regional del Departamento de Santander, Colombia.

3.4 Diseño experimental

Se utilizó un arreglo de 2 x 6 x 2 x 26 (sombreado, clones, años y semana de evaluación, Cuadro 1) con 10 repeticiones. Se tomó un árbol con competencia completa como unidad experimental. Se usaron árboles de 18 años de edad, los cuales estaban ubicados en grupos de 24 árboles de cada clon, distribuidos en cuatro bloques.

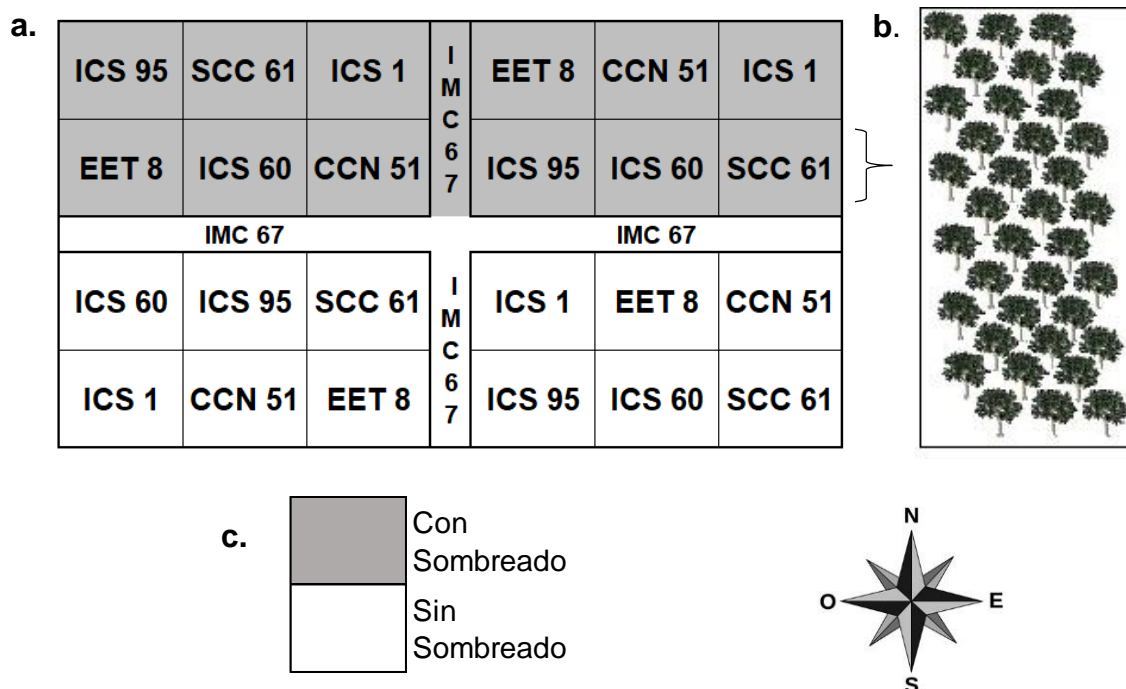


Figura 5. Esquema del diseño experimental en campo. **a.** Distribución aleatoria de los clones de cacao. **b.** Distribución de 24 árboles en la parcela experimental del cada clon, sembrados a 3 m X 3 m. **c.** Tipo de exposición al sol.

Dos bloques estaban bajo un sistema agroforestal con sombreado y los dos bloques restantes sin sombreado (exposición solar) (Figura 5). De cada genotipo de cada bloque se tomaron 10 árboles bajo exposición con sombreado y 10 árboles al azar bajo exposición sin sombreado. De cada árbol se registró, cada dos semanas, la incidencia de escoba de bruja, desde febrero de 2017 a octubre de 2018. Una vez registrada la información se eliminaban las escobas del árbol mediante poda fitosanitaria, eliminando también cualquier otra mazorca, hoja o rama dañada en los árboles causado por diferentes enfermedades (monilia, mazorca negra, antracnosis).

Cuadro 1. Factores considerados en el análisis del comportamiento temporal de la escoba de bruja en cojines y yemas vegetativas de plantas de cacao.

Factor principal	Niveles	Sombreado																
Exposición	2	Con sombreado		Sin sombreado														
		Clon de cacao																
Material	6	CCN 51	EET 8	ICS 1	ICS 60													
Genético		ICS 95	SCC 61															
		Año																
Año de evaluación	2	2017		2018														
		Semanas del año																
Semana de evaluación	26	2	4	6	8	10	12	14	16	18	20	22	24	26	28	30	32	
		34	36	38	40	42	44	46	48	50	52							

3.5 Variables evaluadas.

3.5.1 Número de escobas de bruja en cojines florales.

Se observó el tronco principal, las ramificaciones primarias, secundarias y terciarias. Los cojines florales con síntomas de enfermedad fueron registrados y posteriormente eliminados.

3.5.2 Número de escobas de bruja en yema vegetativa.

Se observó toda la copa vegetativa del árbol y las yemas vegetativas con síntomas de enfermedad fueron registradas y posteriormente eliminadas.

3.5.3 Número de frutos sanos a cosecha.

Se determinó la madurez fisiológica de las mazorcas mediante cambios de color en frutos de aproximadamente 6 meses de edad. Los frutos fueron cuantificados, registrados y posteriormente cosechados.

3.6. Análisis estadísticos

3.6.1. Análisis de varianza y comparaciones de medias.

Previa transformación de las variables respuesta (normalización) de los datos, mediante el cálculo de la raíz cuadrada, se realizó un análisis de varianza con el procedimiento GLM del paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute, 2012, Cary, North Carolina) para determinar los factores e interacciones que fueran estadísticamente significativas ($P < 0.05$). Se realizaron pruebas de comparación múltiples de medias de estas interacciones utilizando la prueba de Tukey con nivel de significancia de 0.05 (Herrera y García, 2014). Las pruebas se realizaron con datos no acumulados y acumulados. Para ambos tipos de datos se calculó también el área bajo la curva del progreso de la formación de escobas de bruja tanto en cojines florales como en yemas vegetativas, mediante el método de integración trapezoidal (Campbell y Madden, 1990). Estos valores fueron también analizados mediante análisis de varianza y prueba de Tukey.

3.6.2 Análisis de correlación Pearson entre la formación de escobas y rendimiento.

Se calcularon coeficientes de correlación de Pearson para los datos normalizados de producción acumulada de frutos y el área bajo la curva del progreso de la formación de escobas en cojines florales y yemas vegetativas, resultantes de las interacciones Clon X Exposición X Semana y Clon X Año X Semana. Los cálculos se realizaron mediante el procedimiento CORR del paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute, 2012, Cary, North Carolina).

3.6.3 Análisis multivariado de regresión por mínimos cuadrados parciales

Para interpretar cómo los factores ambientales contribuyen a explicar la variación en la formación de las escobas de bruja (respuesta) en los diferentes genotipos de cacao, bajo ambos tipos de exposición, se implementó el método de regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS), con datos escalados y centrados.

PLS se basa en una proyección de las variables predictoras y las respuestas en un conjunto de variables latentes (o factores PLS) y puntajes correspondientes, minimizando la dimensionalidad de los datos y maximizando la covarianza entre las variables. La descripción detallada de PLS es dada por Wold *et al.*, (2001).

Con el objetivo de establecer modelos de regresión y evaluar las condiciones ambientales, se derivaron variables de temperatura (catorce), humedad relativa (ocho), humedad foliar (seis), radiación fotosintéticamente activa (cinco), precipitación (cuatro) y velocidad del viento (tres), generado 40 variables independientes para predecir el número de escobas de bruja formadas en botón floral y en yema vegetativa (Cuadro 2). Los datos climáticos se agruparon en tres periodos distintos; el primer periodo comprende la información climática de dos semanas previas al registro de incidencia de la enfermedad. El segundo, la información climática de tres semanas y el tercer periodo la información de cuatro semanas previas al registro de incidencia de la enfermedad. De cada periodo se generaron 24 modelos, los cuales predicen la incidencia en cojines florales y yemas vegetativas, en los seis diferentes clones evaluados y las dos condiciones de sombreado. El análisis se realizó mediante el procedimiento PLS del paquete estadístico SAS 9.4 (SAS Institute, 2012, Cary, North Carolina,).

Cuadro 2. Descripción de cada una de las variables climáticas derivadas de registros cada 15 min, tomados por una estación meteorológica, marca WatchDog, modelo 2000, ubicada a 50 m del experimento.

Acrónimo	Descripción de la variable
MEANPARM	Promedio de las medias diarias de la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M}/\text{m}^2\text{s}$).
MINPARM	Promedio de la mínima diarias de la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M}/\text{m}^2\text{s}$).
MAXPARM	Promedio de la máxima diaria de la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M}/\text{m}^2\text{s}$).
STDPARM	Promedio de la desviación estándar diaria de la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M}/\text{m}^2\text{s}$).
RANGEPARM	Promedio del rango diario de la radiación fotosintéticamente activa ($\mu\text{M}/\text{m}^2\text{s}$).
MHUMD	Promedio de la suma diaria de las horas con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (Escala 0 - 15).
MINHUM	Mínimo de la suma de horas en el período con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (Escala 0 - 15).
MAXHUM	Máximo de la suma de horas en el período con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (Escala 0 - 15).
RANGOHR	Rango de horas diarias con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (Escala 0 - 15).
STDHUM	Desviación estándar período, de horas diarias con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (Escala 0-15).
SUMHUMP	Suma del total de horas en el período con humedad foliar mayo o igual a 7.5 (Escala 0 - 15).
MHRMD	Promedio de las medias diarias de humedad relativa (%).
MHRMIND	Promedio de las mínimas diarias de humedad relativa (%).
MHRMAXD	Promedio de las máximas diarias de humedad relativa (%).
MRANGOHR	Promedio del rango diario de humedad relativa (%).
MDESVDHR	Promedio de la desviación estándar diaria de la humedad relativa (%).
MSHR40D	Promedio del número diario de horas con humedad relativa menor a 40 (%).
MSHR70D	Promedio del número diario de horas con humedad relativa entre 40 y 70 (%).
MSHR100D	Promedio del número diario de horas con humedad relativa mayor o igual al 70 (%).

Cuadro 2. Continuación.

MTMD	Promedio de la temperatura media diaria (C).
MTMIND	Promedio de la temperatura mínima diaria (C).
MTMAXD	Promedio de la temperatura máxima diaria (C).
MRANGOT	Promedio del rango de temperatura diaria (C).
MDESVDT	Promedio de la desviación estándar diaria de la temperatura (C).
MSTMN22	Promedio del número diario de horas con temperatura menor a 22 °C.
MST22_24	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 22 °C o menor de 24 °C.
MST24_26	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 24 °C o menor de 26°C.
MST26_28	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 26 °C o menor de 28°C.
MST28_30	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 28 °C o menor de 30°C.
MST30_32	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 30 °C o menor de 32°C.
MST32_34	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 32 °C o menor de 34°C.
MST34_36	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 34 °C o menor de 36°C.
MST36_38	Promedio del número diario de horas con temperatura mayor o igual a 36 °C o menor de 38°C.
SLLUVIAPER	Suma de la precipitación pluvial del período (mm).
MDLLUVIAP	Promedio de la suma diaria de la precipitación pluvial (mm).
MDLLUVIAMAXP	Promedio del máximo diario de lluvia en un hora (mm).
MDESVDLLUVIAP	Promedio de la desviación estándar de la cantidad de lluvia por hora en cada día (mm).
MHVELP	Promedio de la media por hora de la velocidad del viento (km/h).
MAXHVELP	Promedio de la máxima por hora de la velocidad del viento (km/h)
DESVELP	Desviación estándar en el período de la media por hora de la velocidad del viento (km/h).

6. RESULTADOS

6.1 Escoba de bruja en cojines florales.

Los resultados del análisis de varianza para el número de escobas de bruja en cojines florales (ECF) indican efectos significativos para las interacciones triples Clon x Exposición x Semana y Clon x Año x semana (Cuadro 3).

Cuadro 3. Resultado de las interacciones significativas detectadas en el análisis de varianza del número de escobas de bruja (*Moniliophthora perniciosa*) en cojines florales y yemas vegetativas.

Fuente	Escoba de bruja	
	Cojines florales	Yemas vegetativas
	Pr > F	Pr > F
Clon	<.0001	<.0001
Exposición	<.0001	0.0003
Clon*Exposición	<.0001	0.3027
Año	0.424	<.0001
Clon*Año	<.0001	<.0001
Exposición*Año	0.3429	0.192
Clon*Exposición*Año	0.1641	0.0002**
Semana	<.0001	<.0001
Clon*Semana	<.0001	<.0001
Exposición *Semana	<.0001	0.3341
Clon*Exposición*Semana	<.0001**	0.0304**
Año*Semana	<.0001	<.0001
Clon* Año*Semana	<.0001**	0.0199**
Exposición* Año *Semana	0.0516	0.3089
Clon*Exposición*Año*Semana	0.0705	0.2021

**Valores estadísticamente significativos para las interacciones triples.

6.1.1 Interacción Clon x Exposición x Semana

En la Figura 6 se reportan los resultados de esta interacción, la cual indica que existen diferencias significativas entre clones en el número de CF infectados por *M. pernicioso* y que en cuatro de ellos, la exposición al sol reveló un incremento en la incidencia, pero la cantidad de escobas de bruja formadas varió según la semana del año en que se hizo la evaluación. El clon CCN 51 (0.2 cojines árbol⁻¹semana⁻¹) fue el menos afectado por el hongo en esta variable, mientras que el más afectado fue el SCC 61 (4.1 cojines árbol⁻¹semana⁻¹). En la semana dos se observó la mayor afectación de ECF en todos los genotipos y fue donde más claramente se observaron diferencias significativas con respecto al tipo de exposición. En CCN 51 sólo se observaron diferencias significativas con respecto a tipo de exposición al sol en esta semana y el número de ECF en general se mantuvo por debajo de uno durante todo año. El siguiente clon menos afectado fue el ICS 95 (0.3 cojines árbol⁻¹semana⁻¹), quien también mostró diferencias significativas en la semana dos con respecto a la condición de exposición, pero a diferencia del CCN 51, la falta de árboles de sombra determinó mayor cantidad de ECF que cuando estuvieron presentes (0.4 sin sombra y 0.2 con sombra cojines árbol⁻¹semana⁻¹). Una tendencia similar se observó en los demás clones, pero la cantidad de ECF fue significativamente mayor en casi todas las semanas y casi se triplicó en el clon SCC 61. A diferencia de los demás, éste último clon tuvo presencia de ECF en todas las semanas del año, con excepción de la 4 y 18, que el resultado fue inverso, mientras que en los genotipos EET 8, ICS 60 e ICS 1 en algunas semanas no se detectaron diferencias significativas entre sol y sombra.

En la Figura 7 se reportan los resultados de esta interacción en términos del número acumulado de EB durante 52 semanas. Aquí se muestra claramente que el clon CCN 51 fue el menos dañado por la enfermedad y que, a diferencia del resto de clones, el sombreado tendió a propiciar un ligero aumento en el número de ECF, mientras que en el resto de genotipos hubo claras diferencias entre sol y sombra, teniendo mayor número de ECF bajo sol, particularmente en el genotipo SCC 61, donde se observaron mayores incrementos hacia finales del año.

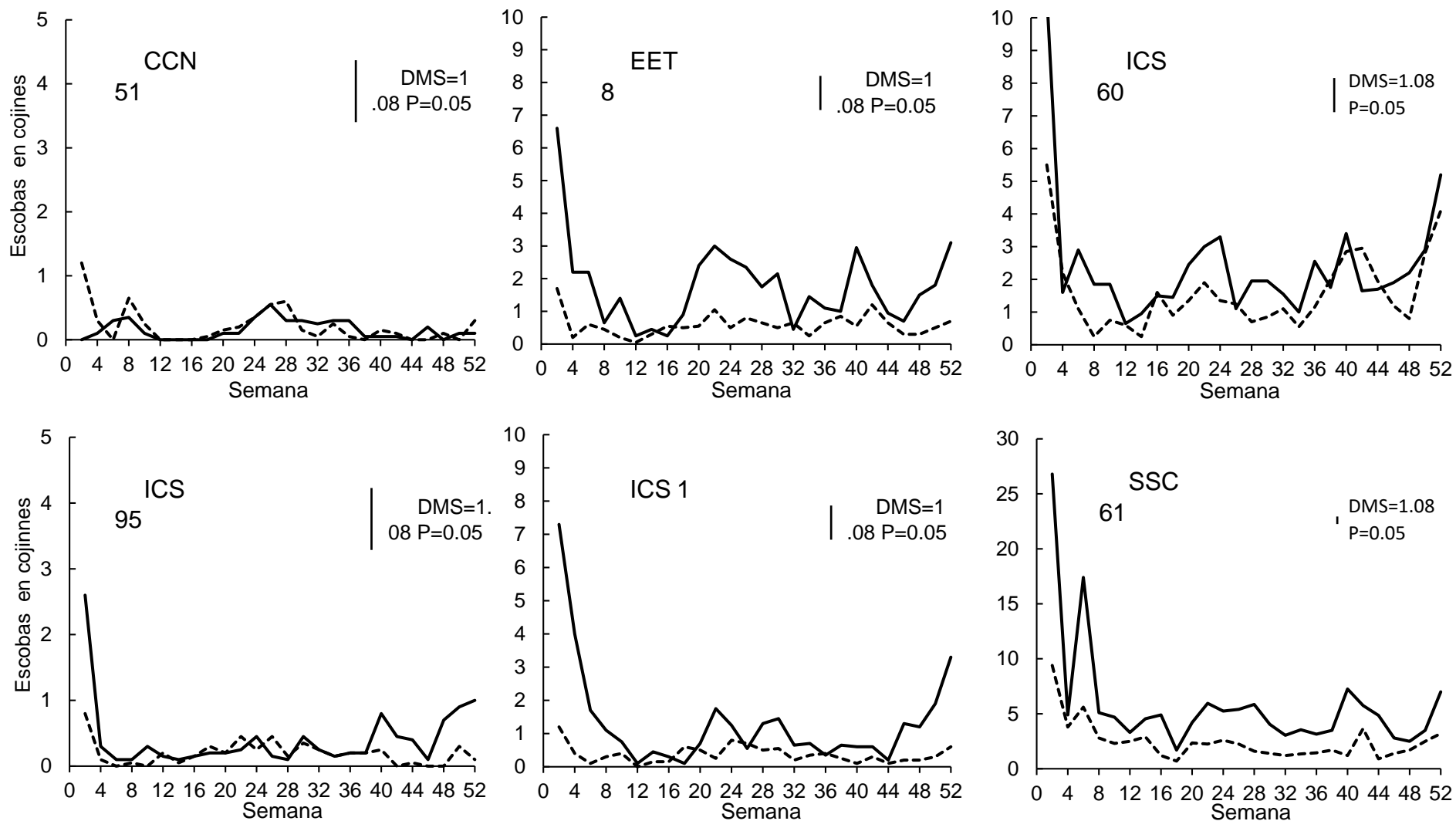


Figura 6. Número normalizado (X0.5) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (- - - -) o exposición directa a la luz solar (—). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). DMS (Tukey P =0.05) = 1.08, para todas las medias de las seis gráficas.

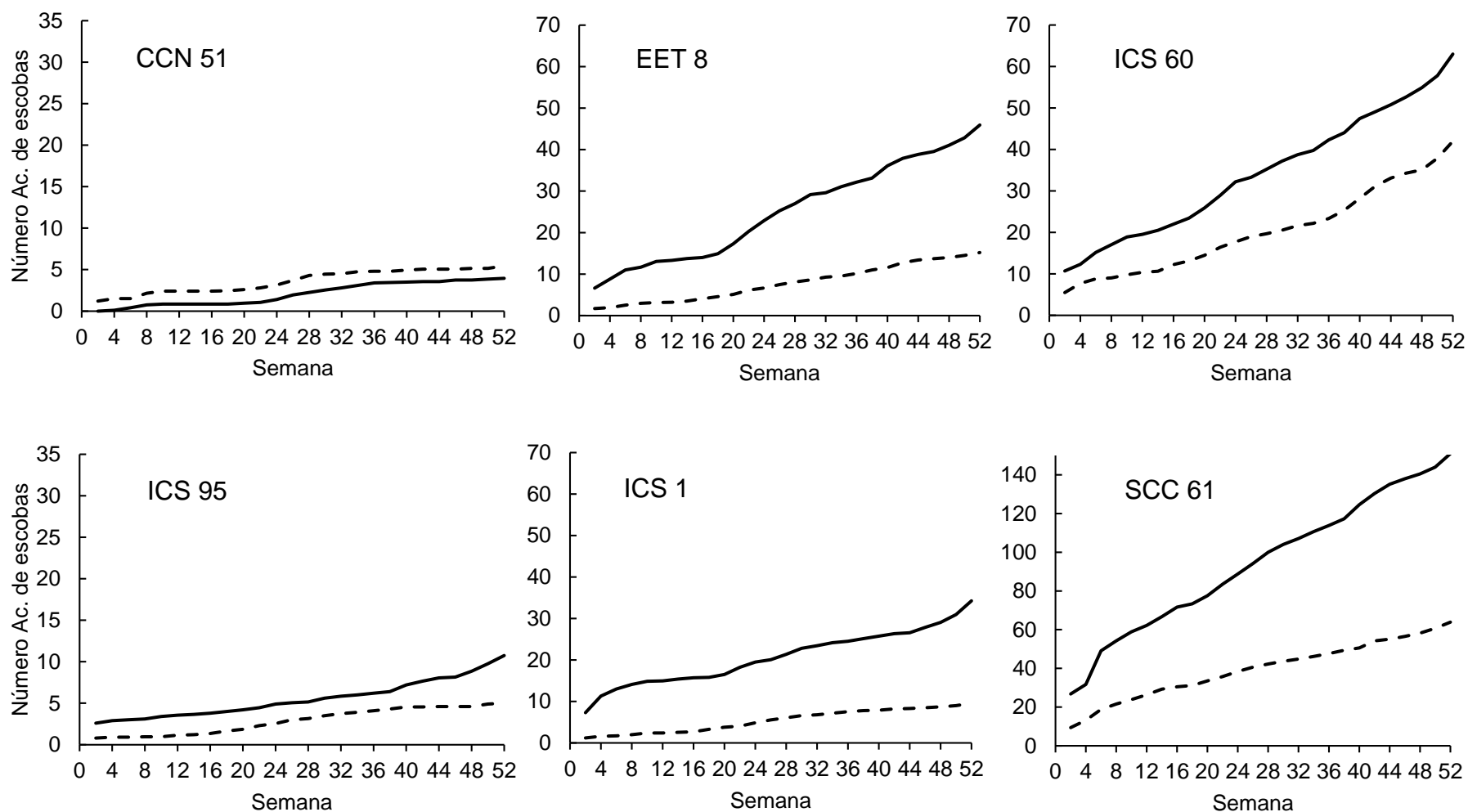


Figura 7. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (---) o exposición directa a la luz solar (—). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). La prueba de Tukey del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad, para estos datos, está reportada en el Cuadro 4

El análisis de las diferencias en el área bajo la curva del progreso del número de cojines dañados para datos no acumulados (ABCPBa), se reporta en el Cuadro 4. En la primera columna de este cuadro se indica que la mayor ABCPBa correspondió al clon SCC 61 y este valor fue estadísticamente más alto que en todos los demás clones, con o sin sombreado. Le siguieron orden decreciente los clones ICS 60, EET 8, ICS 1, ICS 95 con y sin sombreado. Los tratamientos con los valores más bajos fueron CCN 51 con o sin sombra, ICS 95 con o sin sombra e ICS 1 con sombra, quienes no tuvieron diferencias significativas entre sí. El comportamiento de esta interacción en términos de área bajo la curva para datos acumulados ABCPBb fue similar al anterior pero la significancia de las diferencias fue más clara (Ver cuadro 4, columna derecha).

Cuadro 4. Área* bajo la curva de la formación de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales y yemas de plantas de cacao (Interacción** Clon x Exposición x Semana)

Clon	Valores no acumulados		Valores acumulados	
	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
Sol				
CCN 51	7.8 e	2.2 de	104.7 e	36.6 cd
EET 08	82.2 bc	10.5 abc	1261.8 c	154.1 ab
ICS 01	57.9 cd	10.3 abc	1036.2 cd	146.5 abc
ICS 60	110.1 bc	15.0 a	1712.3 bc	219.2 a
ICS 95	17.9 e	4.2 cde	275.1 e	68.3 bcd
SCC 61	268.1 a	8.9 abcd	4731.9 a	112.2 abcd
Sombra				
CCN 51	9.4 e	1.0 e	181.6 e	16.2 d
EET 08	28.0 de	6.4 bcde	392.2 de	92.3 abcd
ICS 01	17.4 e	8.9 abcd	269.7 e	134.8 abc
ICS 60	74.4 bc	14.3 ab	1011.5 c	207.1 a
ICS 95	9.1 e	4.1 cde	144.3 e	61.4 bcd
SCC 61	115.2 b	3.3 cde	1978.3 b	46.4 cd

*En cada columna, para ambos años, las medias con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey P = 0.05); prueba con datos transformados ($x^{0.5}$). Promedios de 10 repeticiones con datos no transformados, calculados independientemente del año de evaluación.

**Cálculos derivados de los datos usados para las Figuras 6 a la 9.

6.1.2 Interacción Clon x Año x Semana

En la Figura 8 se reportan los resultados de esta interacción, la cual indica que el número de ECF causadas por *M. perniciosa* cambió significativamente con el clon utilizado, pero la magnitud de estos cambios varió también con el año y la semana en

que se realizó la evaluación. Los clones con menor incidencia de enfermedad fueron CCN 51 e ICS 95 (0.1 y 0.08 cojines árbol⁻¹semana⁻¹ respectivamente), tanto en el año 2017 como en 2018 y no hubo diferencias en formación de ECF entre ambos. Los clones EET 8 e ICS 1 tuvieron valores ligeramente más altos que los anteriores, pero CCN 51 solo tuvo diferencias significativas con respecto a EET 8 en la semana 20 de 2017 y en las semanas 2 y 42 de 2018, mientras que ICS 1 solo tuvo diferencias significativas en la semana 2 de 2018, con respecto al mismo clon. Los clones EET 8 e ICS 1 no tuvieron diferencias entre sí y ninguno de ellos tuvo valores estadísticamente más altos con respecto a ICS 95.

El clon SCC 61 tuvo los promedios de ECF más elevados, seguido de ICS 60 (Figura 8). En 2017 ambos tuvieron tres picos de formación de EB en las semanas 10, 22 y 52 y cuatro picos en las semanas 2 a 4, 14 a 16, 24 a 28 y 40 a 42 de 2018. En general estos picos no fueron observados en los otros clones, con excepción del EET 8, quien sólo tuvo un pico en la semana 20. En el clon ICS 60 hubo diferencias significativas en la incidencia de ECF entre 2017 y 2018 en las semanas 20 a 22 y 38 a 42, pero en el primer caso los valores más altos se observaron en 2017 mientras que en el segundo se observaron en 2018. En el clon SCC 61 las diferencias entre años se detectaron en las semanas 12 y 18 a 22. En la semana 12 los valores más altos correspondieron a 2018, mientras que en el período de las semanas 18 a 22 los valores más altos correspondieron a 2017.

En la Figura 9 se reportan los resultados en términos del número acumulado de EB para esta interacción. Aquí se muestra nuevamente que los clones CCN 51 y ICS 95 fueron los de menor incidencia a EB, con diferencias mínimas entre años. Un patrón similar fue observado en el clon ICS 1, mientras que en los clones EET 8, ICS 60 y SCC 61 hubo claras diferencias con respecto a los demás clones, así como diferencias en la formación de EB entre los años 2017 y 2018. El análisis de estos resultados en términos de área bajo la curva del progreso del número de cojines afectados para valores no acumulados (ABCPBc) está indicado en la primera columna del Cuadro 5. En este caso, la prueba de Tukey no indicó diferencias significativas entre años para

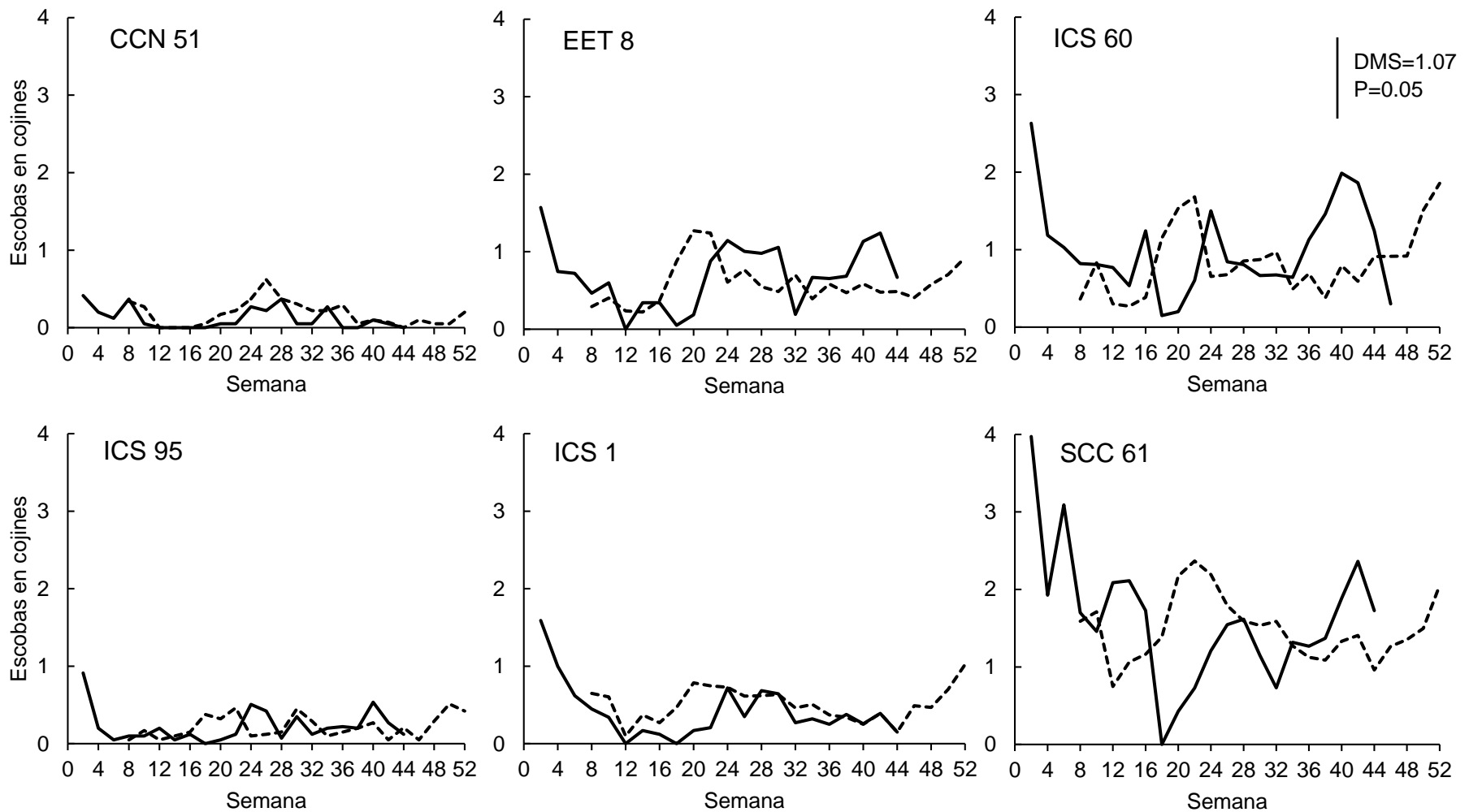


Figura 8. Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (---) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (—). Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). DMS (Tukey $P = 0.05$) = 1.07, para todas las medias de las seis gráficas.

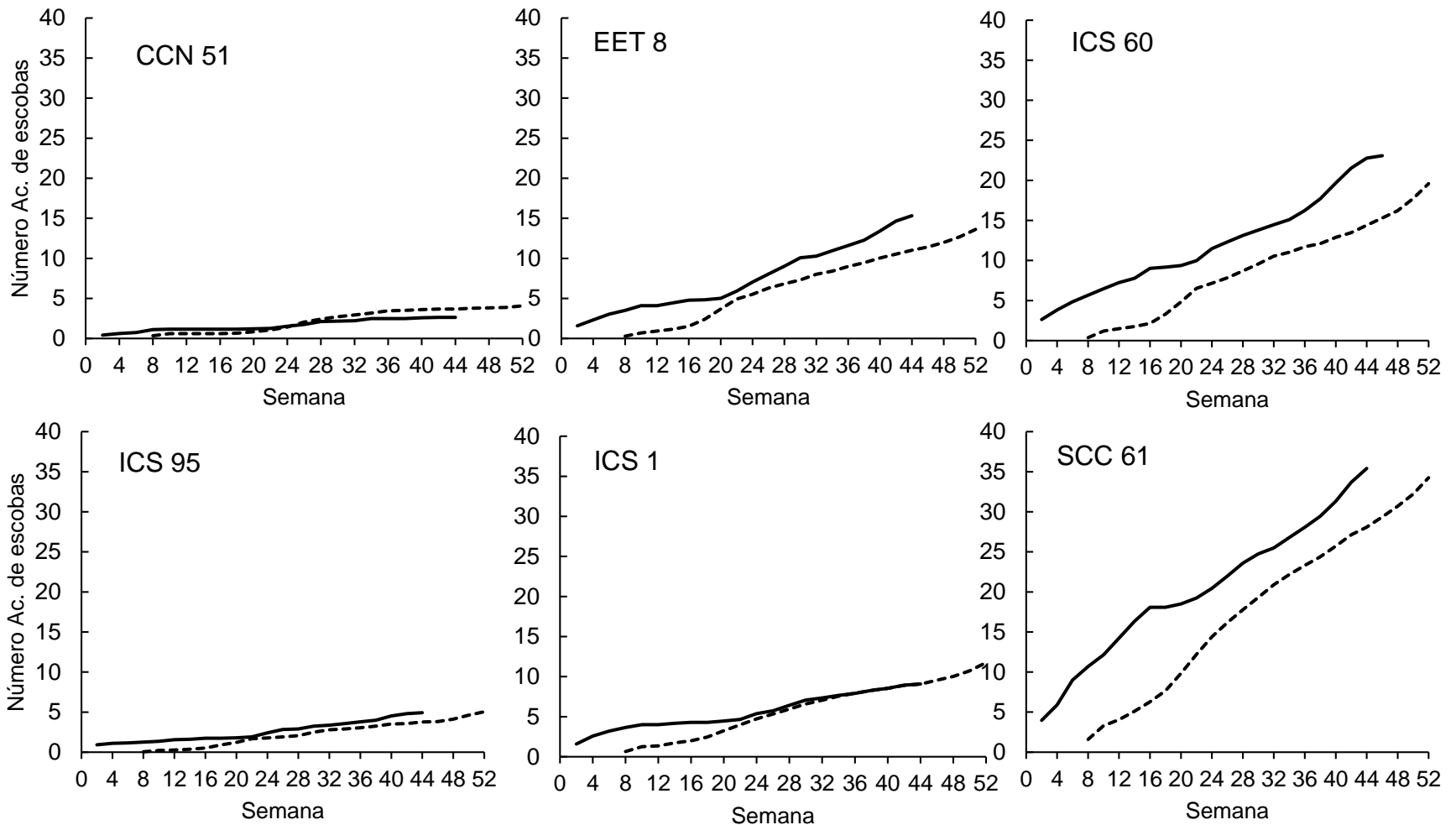


Figura 9. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (---) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (—). Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). La prueba de Tukey del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad, para estos datos, está reportada en el Cuadro 5).

cada clon; solo se observaron patrones variables entre clones. Los valores más altos de esta variable correspondieron al clon SCC 61, mientras que los más bajos se observaron en los clones CCN 51 e ICS 95. El resto de clones tuvieron valores intermedios, pero significativamente diferentes a SCC 61.

Cuadro 5. Área* bajo la curva de la formación de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en cojines florales y yemas de plantas de cacao (Interacción** Clon x Año x Semana).

Clon	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
	Valores no acumulados		Valores acumulados	
2017				
CCN 51	8.30 ef	1.85 de	84.65 de	22.30 e
EET 08	33.85 cd	9.45 bc	340.35 bc	99.45 bc
ICS 01	24.05 cde	13.55 b	254.70 cd	143.05 b
ICS 60	46.20 bc	20.45 a	471.10 b	228.95 a
ICS 95	8.15 ef	6.30 cd	77.40 de	73.45 cd
SCC 61	116.80 a	8.40 c	1221.50 a	90.90 bc
2018				
CCN 51	4.10 f	0.2 e	50.65 e	0.90 e
EET 08	40.95 bcd	2.6 de	311.60 cd	33.40 de
ICS 01	14.55 def	2.9 de	135.35cde	27.85 de
ICS 60	67.85 b	2 de	524.10 b	13.10 e
ICS 95	8.75 ef	1.05 e	68.60 e	11 e
SCC 61	114.25 a	0.3 e	1106.05 a	0.95 e

*En cada columna, para ambos años, las medias con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey $P = 0.05$); prueba con datos transformados ($x^{0.5}$). Promedios de 20 repeticiones con datos no transformados, calculados independientemente del tipo de exposición al sol.

**Cálculos derivados de los datos usados para las Figuras 10 a la 13, excluyendo valores con un solo año de evaluación.

El análisis de las diferencias en valores acumulados del número de EB en términos de área bajo la curva (ABCPBd) se reportan en la cuarta columna del Cuadro 5. En este caso la significancia de las diferencias es más clara que con los valores no acumulados. Estos indican que el clon SCC 61 tuvo mayor área en los dos años que el resto de genotipos. Los valores más bajos nuevamente correspondieron a CCN 51 e ICS 95, quienes fueron estadísticamente iguales entre sí, independientemente del año. Los demás clones, además de tener valores intermedios, en general fueron

diferentes con respecto a los dos grupos anteriores, pero estadísticamente iguales entre sí.

6.2 Escoba de bruja en yemas vegetativas

Los resultados del análisis de varianza para el número de escobas de bruja en yemas vegetativas (EYV) indican efectos significativos para las interacciones Clon x Exposición x Año, Clon x Exposición x semana y Clon x Año x semana (Cuadro 3).

6.2.1 Interacción Clon x Exposición x Semana

En la Figura 10 se reportan los resultados para esta interacción, la cual indica que los clones tuvieron una respuesta diferencial al ataque en las yemas vegetativas por *M. perniciosa*, pero en algunos casos este ataque fue modulado por el tipo de exposición (con o sin sombra) y varió con la semana en que se realizó la evaluación.

De la misma manera que en el caso de los CF, los clones CCN 51 e ICS 95 tuvieron los valores de EYV más bajos y no hubo diferencias significativas entre ellos, pero sí con los demás genotipos para algunas semanas. CCN 51 tuvo un comportamiento relativamente uniforme en las diferentes semanas, en contraste con los demás clones, que mostraron picos de incidencia en al menos una semana. Los promedios más altos de EYV se observaron en ICS 60 cuando estuvo expuesto directamente al sol. Bajo estas condiciones tuvo diferencias significativas con respecto a todos los clones en la semana 8, en las semanas 20 y 28 con respecto a CCN 51 y en la semana 2 con respecto a ICS 95. El clon EET 8 tuvo mayor número de EYV en la semana 46 cuando estuvo expuesto directamente al sol, que cuando no lo estuvo, mientras que SCC 61 tuvo el mismo patrón en la semana 36. ICS 60 e ICS 1 tuvieron un pico bajo condiciones de sombreado en las semanas 22 y 24, respectivamente; en el primer caso la diferencia resultó significativamente más alta que el mismo clon cuando estuvo expuesto directamente al sol.

En la Figura 11 se reporta el número acumulado de EYV en los clones durante las diferentes semanas de evaluación, con o sin sombreado. Los clones CCN 51, ICS 95 y SCC 61 fueron los genotipos con valores más bajos de EYV, pero en este último la incidencia fue menor cuando las plantas estuvieron bajo sombra. En los clones EET 8,

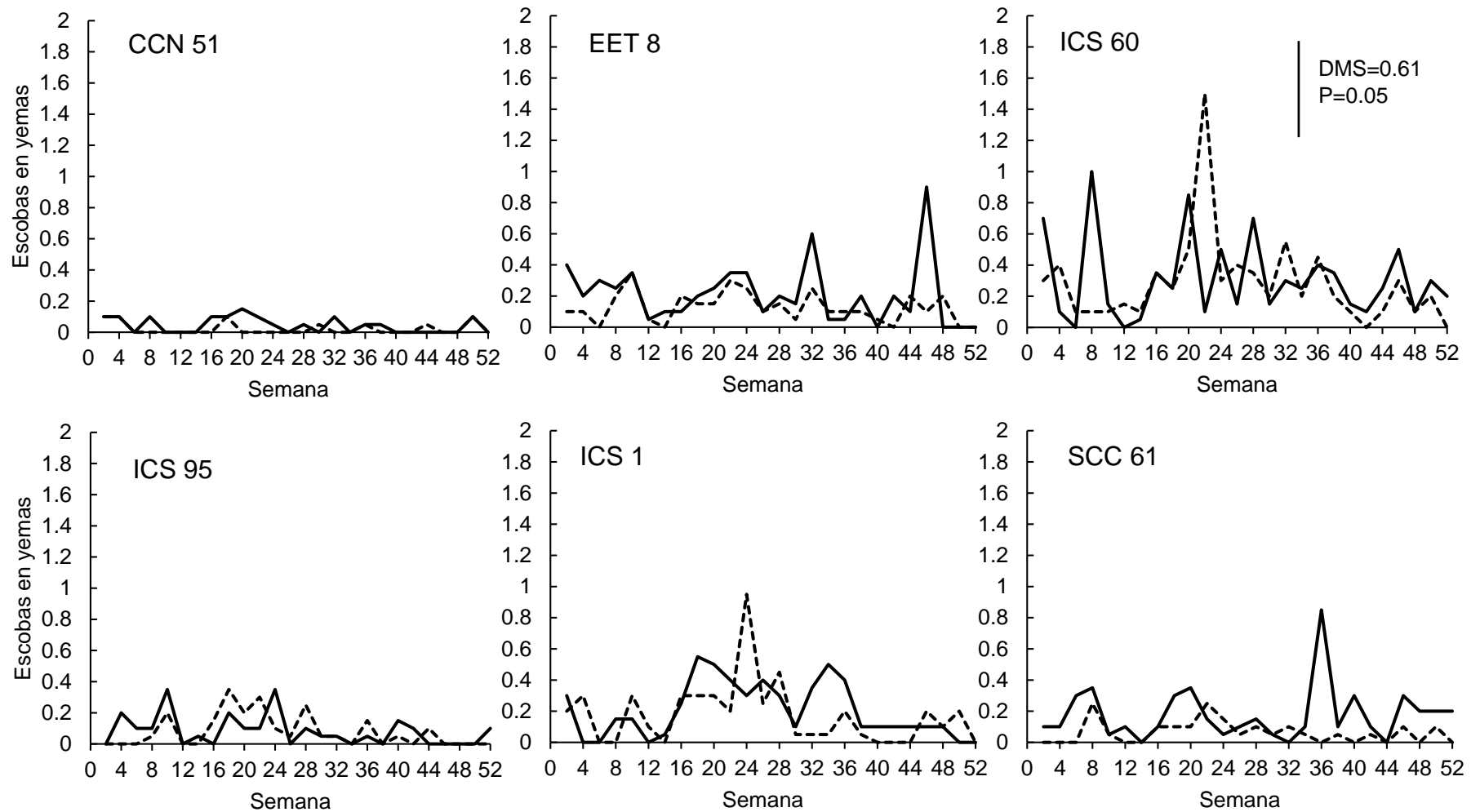


Figura 10. Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas vegetativas de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (---) o exposición directa a la luz solar (—). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). DMS (Tukey $P = 0.05$) = 0.61, para todas las medias de las seis gráficas.

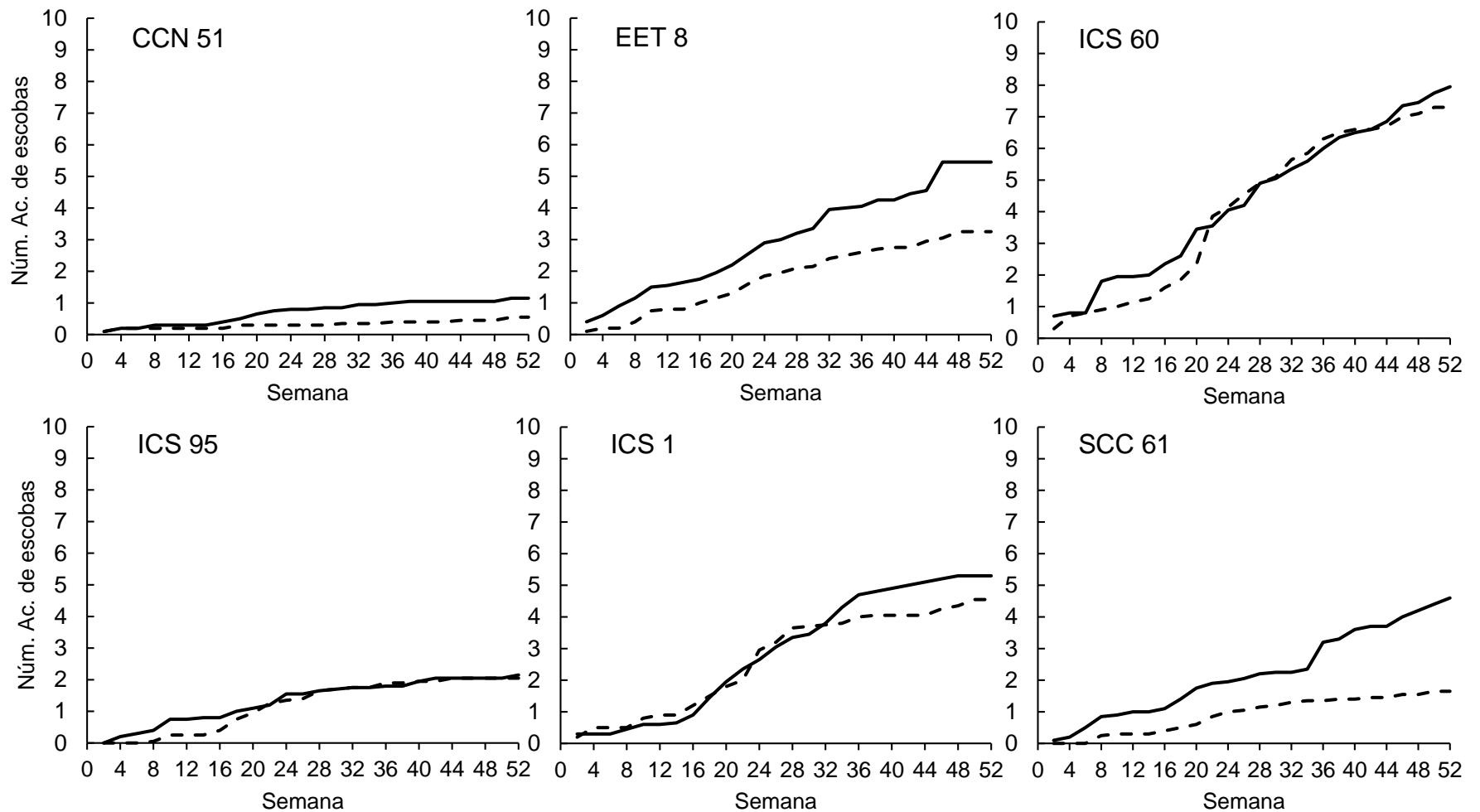


Figura 11. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas vegetativas de seis clones de cacao bajo condiciones de sombreado (- - -) o exposición directa a la luz solar (—). Datos semanales de febrero de 2017 a agosto de 2018. Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Exposición x Semana). La prueba de Tukey del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad,

ICS 1y ICS 60 se observó un mayor número acumulado de EYV que el grupo anterior y solo se detectaron diferencias entre sol y sombra en el clon EET 8, donde las plantas con sombra tuvieron menos EYV a través de las semanas.

El área bajo la curva del progreso de la formación de escobas de bruja en yemas vegetativas no acumuladas (ABCPYa) y acumuladas (ABCPYb) está reportado en las columnas dos y cuatro del Cuadro 4. Para el ABCPYa, los clones ICS 60, EET 8, ICS 1, SCC 61, expuestos directamente al sol, y los ICS 60 e ICS 1 bajo condiciones de sombreado, tuvieron los valores de ABCPYa más altos, los cuales fueron estadísticamente iguales entre sí. El clon CC51 con o sin sombra, tuvo los valores más bajos de ABCPYa, pero los tratamientos SCC 61 e ICS 95, con sombra e ICS 95 expuesto directamente al sol, no difirieron significativamente de acuerdo a la prueba de Tukey. El resto de combinaciones tuvo valores intermedios entre ambos grupos. Los resultados del ABCPYb tuvieron un patrón muy similar al de los valores no acumulados, pero la prueba de separación de medias arrojó diferencias más claras entre grupos.

6.2.2. Interacción Clon x Año x semana

En la Figura 12 se reportan los resultados de esta interacción, la cual indica que el número de escobas de EYV causadas por *M. pernicioso* varió con el clon, el año y la semana de evaluación. El número semanal de EYV no excedió de uno en todos los casos, y en términos generales, 2017 fue un año más favorable para la formación de EYV que 2018. El clon CCN 51 tuvo los promedios más bajos de EYV y en el año 2018 no se registró presencia de EYV durante las semanas 6 a 34 y 38 a 44, así como en las semanas 10 a 14, 26, 34 a 36, 40 a 42, 46 a 48 y 52 de 2017. Similarmente, en el clon EET8 no se observaron EYV en las semanas 12 a 20, 26, 30, 40 y 42 para el año 2018 y en las semanas 50 y 52 para 2017. Este fenómeno también se observó en el clon ICS 60 durante las semanas 8 a 12, 16 a 20, 24, 30 y 44; en el clon ICS 95 durante las semanas 2, 12 a 22, 26, 30 a 38 y 44 para 2018 y 12, 34, 38 y 46 a 50 para 2017, así como en el clon ICS 1 en las semanas 6, 8, 10 a 20, 30 a 32 y 40 a 44 para 2018 y la semana 52 para 2017, y en el clon SCC 61 en las semanas 8 a 30, 34 a 40 y 44 para el año 2018 y las semanas 14 y 44 para el año 2017. El resto de tratamientos sí mostró

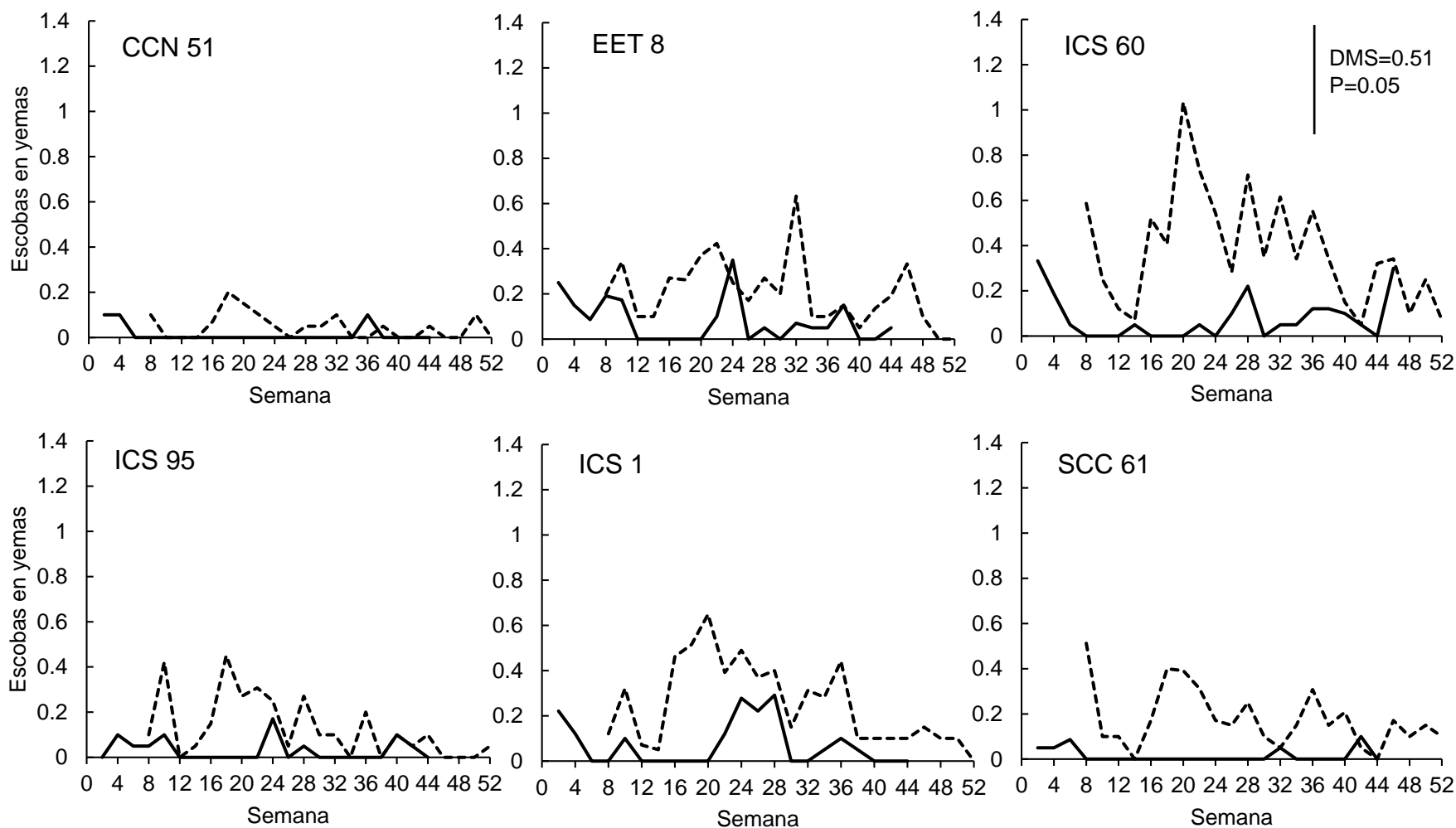


Figura 12. Número normalizado ($X^{0.5}$) de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas vegetativas de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (- - - -) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (———). Promedios de 10 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). DMS (Tukey P =0.05) = 0.51, para todas las medias de las seis gráficas.

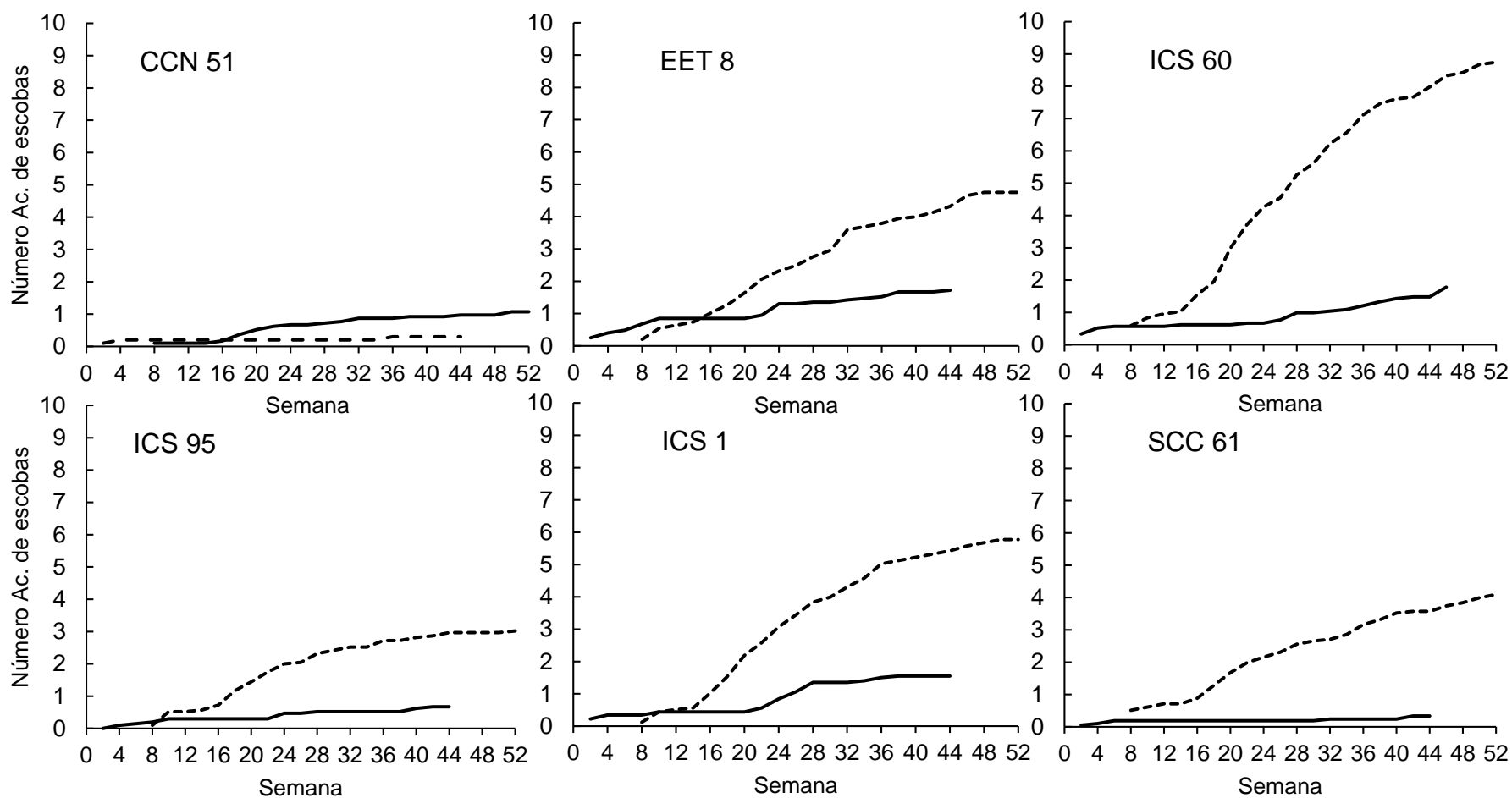


Figura 13. Número normalizado ($X^{0.5}$) acumulado de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas vegetativas de seis clones de cacao. Datos semanales de febrero a diciembre 2017 (---) y datos semanales de enero a agosto de 2018 (—). Promedios de 20 árboles, evaluados en Santander, Colombia. (Interacción Clon x Año x Semana). La prueba de Tukey del Área Bajo la Curva del Progreso de la Enfermedad, para estos datos, está reportada en el Cuadro 5).

formación de EYV, pero los clones CCN 51 e ICS 95 no tuvieron diferencias significativas entre años para ninguna de las semanas. En el caso del clon EET 8, solo en la semana 32 se observaron más EYV en 2017 que en 2018. Esto mismo ocurrió en el clon ICS 1 para la semana 20 y en el SCC 61 en la semana ocho. ICS 60 fue el único clon donde las diferencias entre años fueron más acentuadas, pero solo en las semanas 16, 20 a 24 y 32 los valores fueron significativamente más altos en el año 2017 que en el 2018.

En la Figura 13 se reportan los resultados en términos del número acumulado de EYV. Como en los casos anteriores, el clon CCN 51 tuvo los valores más bajos de EYV, así como una ligera tendencia a un mayor número de EYV en el año 2018 que en 2017. Por el contrario, en los clones ICS 95, ICS 60, EET 8, ICS 1 y SCC 61 en el año 2017, se observó una marcada diferencia con respecto a 2018, la cual fue particularmente más acentuada en los clones ICS 60 e ICS 1.

El análisis del área bajo la curva del progreso de la formación de escobas en yemas vegetativas (ABCPYc) para valores no acumulados y acumulados de los diferentes clones en los años 2017 y 2018, está reportado en el Cuadro 5. La significancia de las diferencias fue muy similar entre ambas variables. Los valores más altos fueron observados en el clon ICS60 en el año 2017 y este promedio fue significativamente más alto que en el resto de clones en el mismo año y que en todos los clones en 2018. Asimismo, todos los clones en el 2017, con excepción de CCN 51, tuvieron significativamente más ABCPYc que todos los clones en el año 2018.

6.2.3 Interacción Clon x Exposición x Año

En la Figura 14 se reportan los resultados de esta interacción, la cual indica que la formación de EYV varió con el año de evaluación y, dentro de cada año, varió con el clon y, en menor grado, con el tipo de exposición al sol. El clon ICS 60 con y sin sombreado, fue significativamente diferente a los demás tratamientos en el año 2017, con excepción del ICS 1 expuesto al sol, mientras que en 2018 no hubo diferencias entre tratamientos. Solo en el año 2017 el clon SCC 61 tuvo más EYV con la exposición directa al sol que con sombreado, mientras que en el resto de tratamientos no hubo diferencias, independientemente del año de evaluación. En el año 2017 los números más bajos de

EYV ocurrieron en los clones CCN 51 e ICS 95, pero en 2018 no se detectaron diferencias significativas en esta variable.

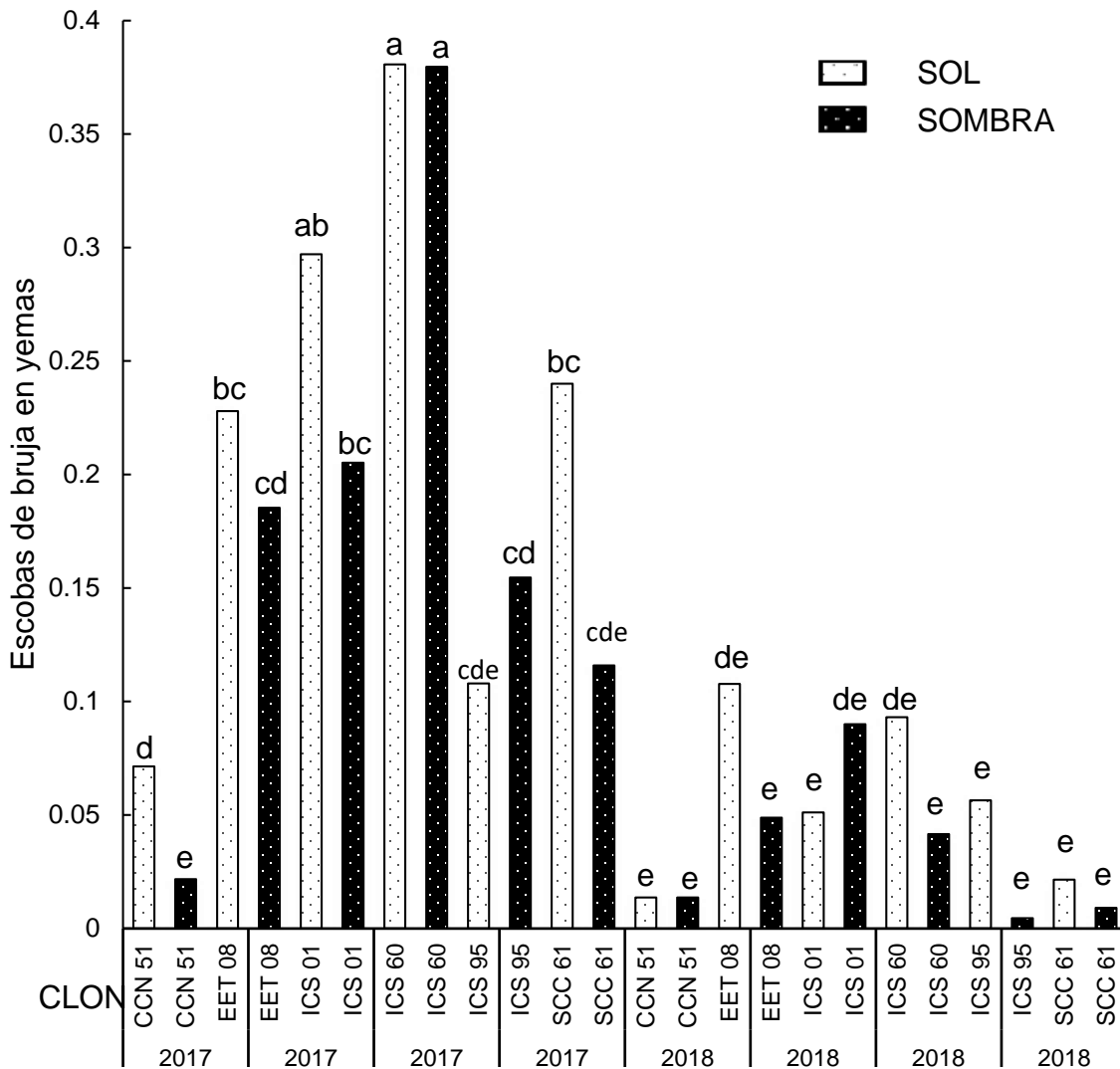


Figura 14. Efecto del sombreado sobre la producción de escobas de bruja causadas por *Moniliophthora perniciosa* en yemas de seis clones de cacao, durante dos años de evaluación (Interacción Exposición x Clon x Año, Promedios de 190 repeticiones). Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales (DMS= 0.13, Tukey P=0.5).

6.3 Producción de frutos

En el Cuadro 6 se reporta la producción de frutos acumulada durante doce meses. Se detectaron tres grupos con diferencias significativas entre sí. El grupo con promedios más altos lo conforman tres clones en exposición directa a la luz solar. El clon con mayor promedio de frutos y estadísticamente diferente a los demás, fue ICS 1, con 5.18 frutos por árbol, equivalentes a 1.46 kg árbol⁻¹ de cacao seco (1654.16 kg ha⁻¹). Le siguieron en orden decreciente los clones CCN 51 y ICS 95. Este último clon también resultó significativamente diferente de los todos demás. El segundo grupo lo conforman los clones ICS 60_Sol, ICS 1_Sombra, ICS 95_Sombra, CCN 51_sombra, EET 8_Sombra, SCC 61_Sol y SCC 61_Sombra, quienes no tuvieron diferencias significativas entre sí. El tercer grupo lo conforman los clones el ICS60 bajo sombra y el EET 8 en exposición directa al sol. Quienes tuvieron los menores promedios de producción (5.7 y 5.2 frutos árbol⁻¹) y fueron estadísticamente diferentes de los demás.

Cuadro 6. Producción acumulada anual de frutos por árbol de seis clones de cacao, con o sin sombreado.

Clon	Sol		Sombra	
	Número*	Producción en base seca**	Número*	Producción en base seca
CCN 51	14.6 ab	0.97	10.3 bc	0.69
EET 8	5.2 c	0.35	9.2 bc	0.61
ICS 1	26.8 a	1.49	12.2 bc	0.68
ICS 60	13.2 bc	0.94	5.7 c	0.41
ICS 95	13.7 b	0.72	10.2 bc	0.54
SCC 61	9.1 bc	0.61	5.8 bc	0.39

*Promedios de 10 repeticiones. Se reportan medias de datos sin normalizar. Las medias con la misma letra son estadísticamente iguales (Tukey P = 0.05); prueba con datos normalizados ($x^{0.5}$).

**kg/árbol. Estimada con base en el índice de mazorca (IM) de cada clon. IM_{CCN51} = IM_{EET8} = IM_{SCC61} = 15 frutos/kg. IM_{ICS1} = 18 frutos/kg. IM_{ICS60} = 14 frutos/kg. IM_{ICS95} = 19 frutos/kg.

El promedio de producción de frutos en exposición directa a la luz solar fue de 13.8 frutos/árbol (0.86 kg árbol⁻¹ de cacao seco) que es superior en un 35.35% al obtenido

bajo condiciones de sombreado (8.90 frutos árbol⁻¹; 0.56 kg árbol⁻¹ de cacao seco). Estos rendimientos (956 kg ha⁻¹ en exposición directa de luz y 618 Kg ha⁻¹ bajo sombrero de cacao seco) son superiores a la media nacional colombiana (560 kg ha⁻¹) 2019 y mexicana (486 kg ha⁻¹) (AGRONET, 2019; SIAP y SAGARPA, 2019).

6.4. Correlación entre rendimiento y enfermedad.

El análisis de la relación entre la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva del progreso de la formación de escobas en cojines florales y yemas vegetativas, para datos acumulados y no acumulados en la interacción Clon x Exposición x Semana, arrojó valores negativos de correlación lineal en todos los casos (Cuadro 7); sin embargo, solamente resultaron significativas las correlaciones entre producción de frutos y el ABCPBa, correspondiente a la escobas en cojines, para valores no acumulados, con $r = -0.9$ y $P=0.014$; y para el área bajo la curva generada a partir de datos acumulados (ABCPBb), con $r = -0.85$ y $P=0.03$ (Cuadro 7); en ambos casos para árboles cultivados bajo sombra (Figura 15).

Cuadro 7. Coeficientes de correlación de Pearson entre la producción acumulada de frutos de cacao y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja por *Moniliophthora perniciosa*, bajo condiciones de sombra, derivada de la interacción Clon X Exposición X Semana (Datos normalizados).

	Frutos Ac*.	Escobas botón	Escobas yema	Escobas botón Ac	Escobas yema Ac.
Frutos Ac.	1	*-0.90194	-0.31132	** -0.85288	-0.2793
Escobas botón		1	0.21364	*0.98996	0.18823
Escobas yema			1	0.08709	**0.9993
Escobas botón Ac.				1	0.06284
Escobas yema Ac.					1

* Acumulados.

** Correlación significativa con $P < 0.05$

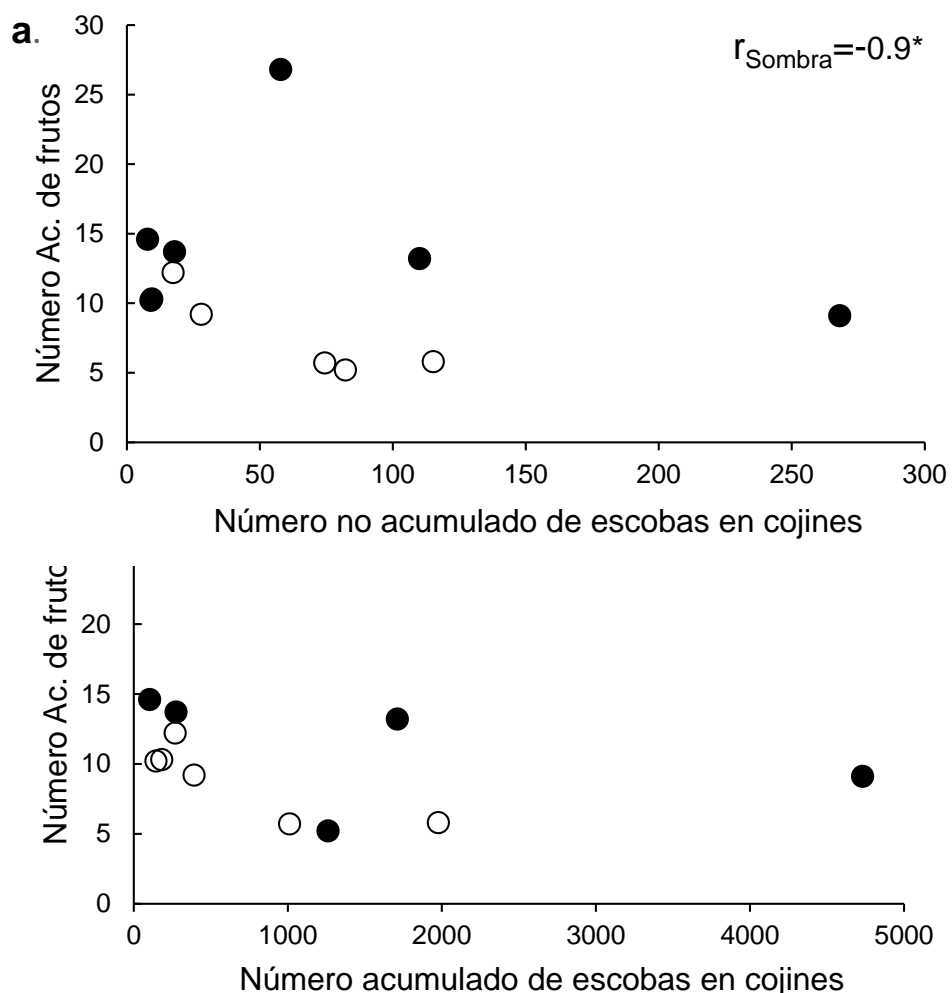


Figura 15. Diagrama de dispersión de la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja en cojines florales de cacao, causadas por *Moniliophthora perniciosa*. Datos de la interacción Clon X Exposición X Semana. Exposición directa al sol (●). Sombreado (○). *Correlación significativa (Pearson) con datos normalizados $P < 0.05$.

La correlación entre la producción acumulada de frutos y el ABCPBd, ABCPBc, ABCPYd y ABCPYc en la interacción Clon X Año X Semana, tuvo valores negativos cuando se hicieron cálculos independientemente del régimen de sombra (cuadro 8). La correlación para valores acumulados ($r = -0.67$) y no acumulados ($r = -0.67$) de escobas en yemas resultó significativa con $P = 0.019$ y $P = 0.016$, respectivamente (Figura 16).

Cuadro 8. Coeficientes de correlación de Pearson entre la producción acumulada de frutos de cacao y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja por

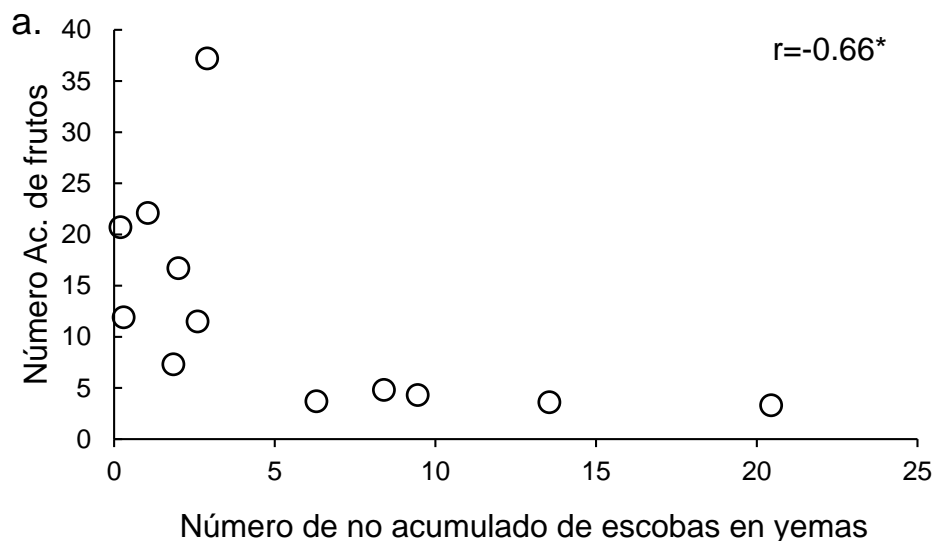
Moniliophthora perniciosa, derivada de la interacción Clon X Año X Semana (Datos normalizados).

	Frutos Ac*.	Escobas botón	Escobas yema	Escobas botón Ac	Escobas yema Ac.
Frutos Ac.	1	-0.19865	** -0.66341	-0.2436	** -0.67407
Escobas botón		1	0.05861	** 0.99023	0.04476
Escobas yema			1	0.11531	** 0.99809
Escobas botón Ac.				1	0.10283
Escobas yema Ac.					1

* Valores acumulados.

** Correlación significativa con $P < 0.05$.

La correlación para valores acumulados ($r = -0.67$) y no acumuladas ($r = -0.67$) de escobas en yemas resultó significativa con $P = 0.019$ y $P = 0.016$, respectivamente (Figura 16).



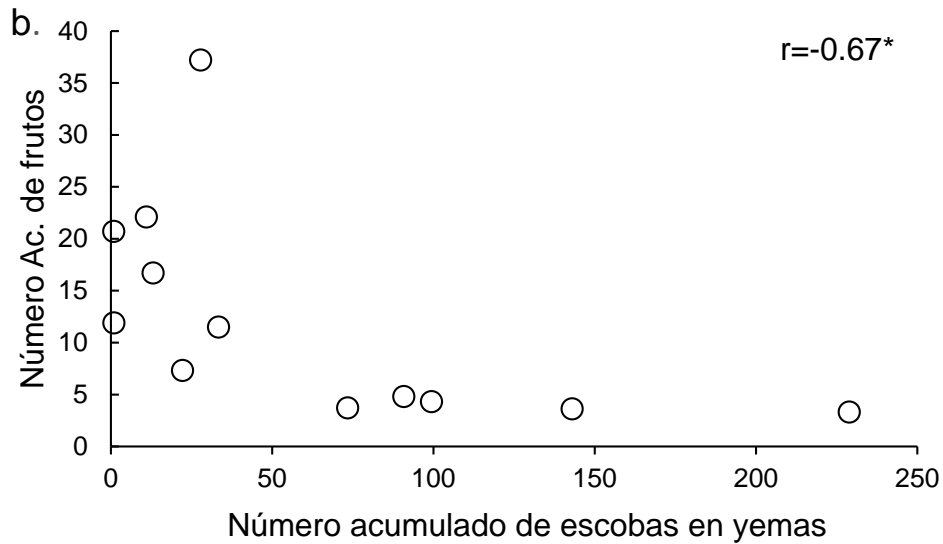


Figura 16. Diagrama de dispersión de la producción acumulada de frutos y el área bajo la curva de la formación de escobas de bruja en yemas vegetativas de cacao, causadas por *Moniliophthora perniciosa*, con datos de la Interacción Clon X Año X Semana. *Correlación significativa (Pearson) con datos normalizados $P < 0.05$.

6.5. Efecto de las condiciones climáticas en el comportamiento de la enfermedad

6.5.1. Estimación con diferentes períodos de datos climáticos.

Los resultados de los modelos de predicción de la enfermedad generados a partir del análisis multivariado de regresión por mínimos cuadrados parciales (PLS), usando datos climáticos de dos, tres y cuatro semanas previas a cada fecha de evaluación de la enfermedad, están reportados en los Cuadros 9 a 15. En el cuadro 9 se reporta un compendio de la suma de cuadrados de residuales (SCR) obtenida en cada modelo generado. Las SCR de los modelos generados a partir de datos climáticos de dos, tres y cuatro semanas usando datos centrados y escalados, lucen muy similares para un mismo clon y una misma variable de respuesta, pero la bondad de ajuste tendió a mejorar en los siguientes casos:

En general, las menores SCR se obtuvieron con cuatro semanas de datos climáticos previos a cada fecha de evaluación. En 18 de 24 modelos posibles, el uso de cuatro semanas de datos redujo la SCR en 24.5 %, en promedio, con respecto a los modelos generados con dos semanas de datos. Estos casos incluyen 11 de 12 modelos

Cuadro 9. Comparación de la suma de cuadrados de residuales entre modelos de regresión por mínimos cuadrados parciales, generados para diferentes clones de cacao, con datos climáticos de dos, tres y cuatro semanas previas al conteo de escobas de bruja en cojines florales y yemas vegetativas.

Clones sin sombreado												
Clon	SCC 61		ICS 60		EET 8		ICS 1		ICS 95		CCN 51	
	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
2	927.65	2.93	153.40	6.58	66.00	*2.52	39.98	2.18	11.27	0.56	1.79	0.23
3	*885.39	*2.87	136.53	*3.41	61.22	2.55	37.20	1.46	9.05	*0.49	1.84	0.17
4	898.07	3.17	*118.37	5.54	*40.12	2.81	*34.56	*1.14	*8.70	0.50	*1.39	*0.15

Clones con sombreado												
Clon	SCC 61		ICS 60		EET 8		ICS 1		ICS 95		CCN 51	
	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
2	143.37	0.45	42.50	8.48	8.37	0.71	3.90	2.41	*1.60	0.64	4.03	*0.03
3	102.39	*0.28	31.26	*7.30	8.62	*0.66	*2.51	*1.83	1.84	0.51	5.19	0.05
4	*72.32	0.40	*27.64	8.59	*5.80	0.75	2.69	*1.83	2.13	*0.47	*3.25	0.04

*Menor valor estimado. Sólo son comparables los valores para una misma variable y un mismo clon y tipo de exposición al sol.

posibles donde se predijo el número de escobas en cojines florales y siete de 12 modelos posibles donde se predijo el número de escobas en yemas vegetativas.

En 13 de 24 modelos posibles, el uso de cuatro semanas de datos redujo en promedio la SCR en 18.5 % con respecto a lo obtenido con modelos generados con tres semanas de datos. Estos casos incluyen nueve modelos de 12 posibles, donde se predijo el número de escobas en cojines florales y cuatro de 12 posibles, donde se predijo el número de escobas en yemas vegetativas.

En 18 de 24 modelos posibles, el uso de tres semanas de datos permitió una reducción promedio de 20 %, en la SCR con respecto a los modelos generados con datos de dos semanas. Estos casos incluyen ocho de 12 modelos posibles donde se predijo el número de escobas en cojines florales y diez de 12 modelos posibles donde se predijo el número de escobas en yemas vegetativas.

De estos resultados se observa que en general los modelos con tres semanas de datos climáticos previos al conteo de escobas de bruja tienen mejor bondad de ajuste en el caso de daños en yemas vegetativas, mientras que los modelos con cuatro semanas de datos tienen mejor bondad de ajuste para la variable en cojines florales, además de una menor SCR con respecto a los demás modelos.

6.5.2. Contribución de las variables climáticas a la predicción del número de escobas de bruja

6.5.2.1. Efectos positivos bajo exposición sin sombreado.

En los modelos seleccionados (con las menores SCR) para cada clon en exposición directa al sol, para datos centrados y escalados, destacan (mayores coeficientes) diez variables que aportaron positivamente y negativamente a la formación de escoba de bruja en cojines florales y yemas vegetativas. Estas variables se derivaron de la humedad foliar, temperatura, humedad relativa, velocidad del viento, radiación fotosintéticamente activa y precipitación pluvial.

En el caso de la humedad foliar, la desviación estándar (en el período) de las horas diarias con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (STDHUM) fue la que tuvo la mayor

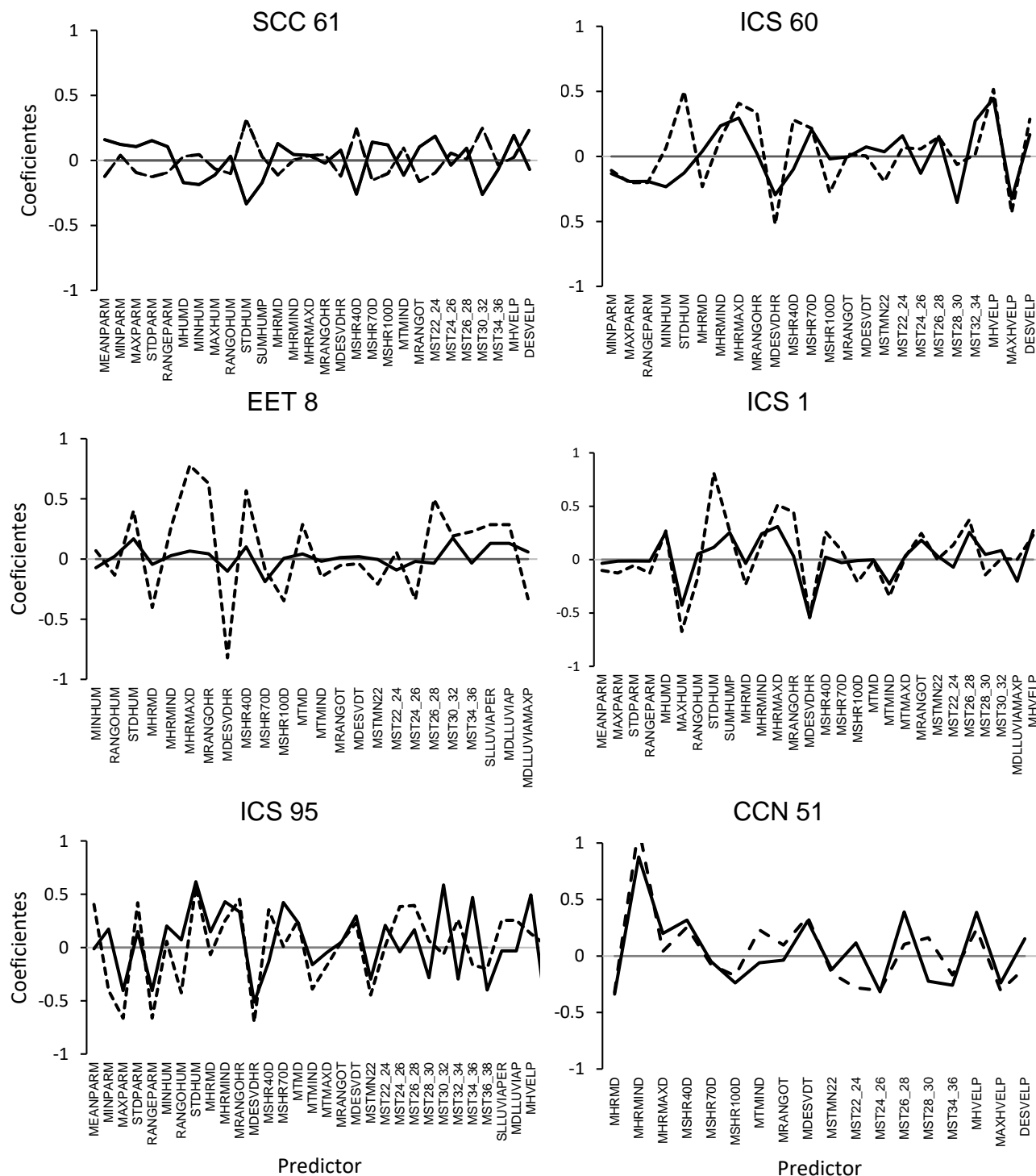


Figura 17. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales (-----) y yemas vegetativas (——) de cacao (*Theobroma cacao*) sin árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.

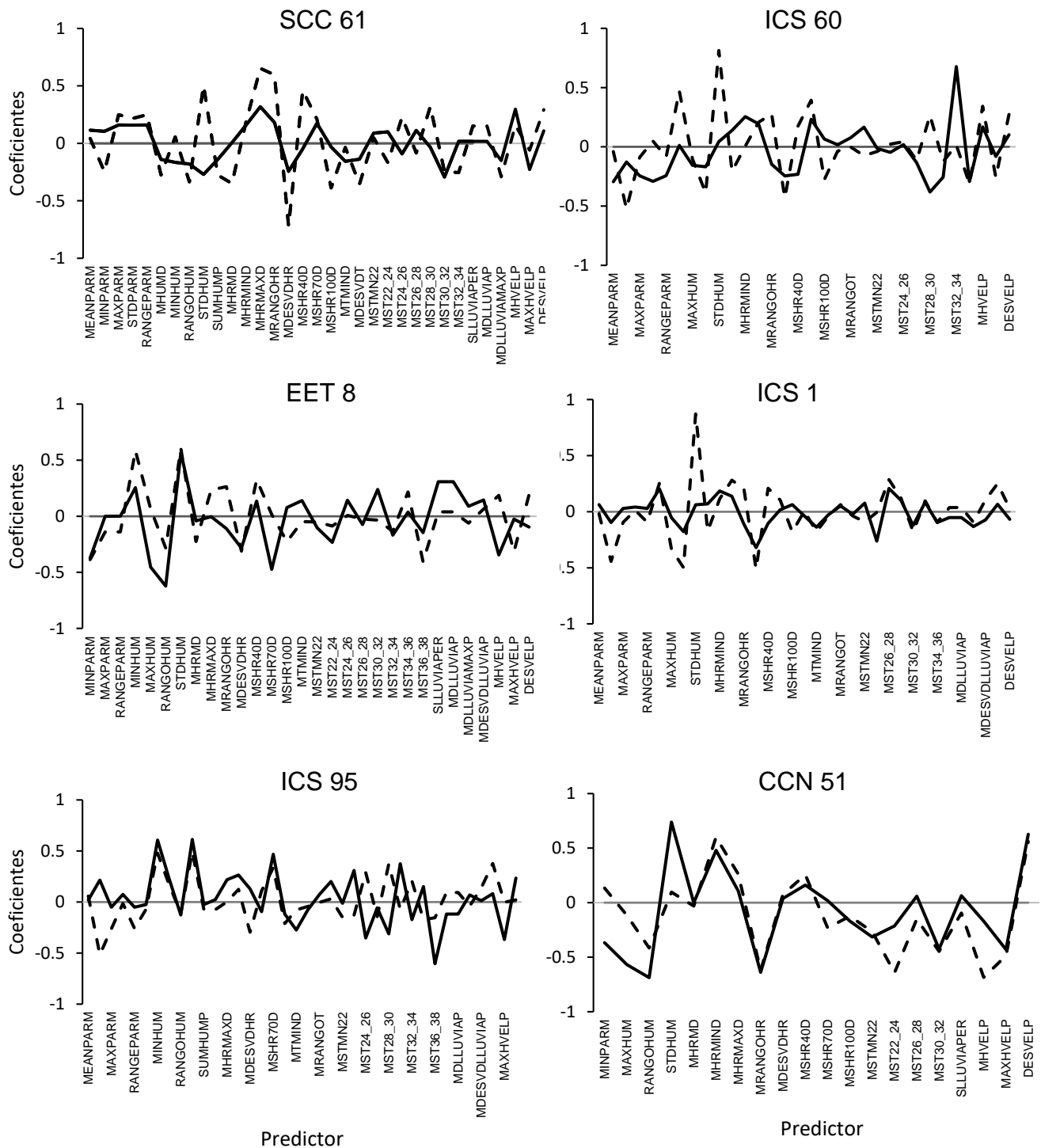


Figura 18. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales (- - - -) y yemas vegetativas (—) de cacao (*Theobroma cacao*) sin árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. datos climáticos de veinticuatro días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.

contribución positiva a la predicción del número de escobas de bruja, con siete casos de 12 modelos posibles y un coeficiente promedio de 0.45.

De las variables derivadas de la temperatura, las que más contribuyeron al incremento de casos de escoba de bruja en cojines y yemas fueron el promedio del número diario de horas con temperatura entre 26 y 28°C (MST26_28) y el promedio del número diario de horas con temperatura entre 28 y 30°C (MST28_30), con ocho y seis casos posibles, respectivamente, de 12 modelos posibles, y con coeficientes promedio de 0.36 y 0.48.

Las variables derivadas de la medición de la humedad relativa que más contribuyeron positivamente a la predicción de ambas variables fueron: el promedio de los valores máximos diarios (MHRMAXD), promedio del número diario de horas con humedad relativa entre 40 y 70%, (MSHR70D), promedio del rango diario de humedad relativa (MRANGOHR), promedio de las mínimas diarias de humedad relativa (MHRMIND) y el promedio del número diario de horas con humedad relativa menor a 40% (MSHR40D). Estas variables tuvieron coeficientes entre 0.22 y 0.34, en diez, ocho, ocho, cinco y cuatro modelos, respectivamente, de los 12 modelos posibles.

Las variables derivadas de la velocidad del viento que más contribuyeron positivamente a la predicción fueron: promedio de la velocidad del viento (MHVELP) y desviación estándar en el período del promedio en cada hora de la velocidad del viento (DESVELP), cuyos coeficientes tuvieron valores medios de 0.25 y 0.26, en nueve y seis modelos, de 12 posibles.

Para el caso específico de las escobas de bruja en CF, las variables independientes (VI) con mayor aporte positivo para los diferentes clones son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs MHRMAXD, MRANGOHR, STDHUM y MSHR40D, con coeficiente 0.65, 0.60, 0.50 y 0.46. En ICS 60, las VIs MST28_30, MSHR70D, STDHUM y MRANGOHR con coeficiente 0.95, 0.80, 0.66 y 0.57. En EET 8, las VIs MHVELP, MST26_28, STDHUM y Suma máxima de horas de humedad foliar en el período (MAXHUM), con coeficiente 0.51, 0.45, 0.37 y 0.33. En ICS 1, las VIs MST26_28 MHVELP, STDHUM y MHRMAXD, con valor de 0.71, 0.63, 0.48 y 0.42. En ICS 95, las VIs MST28_30, STDHUM, el promedio del número diario de horas con temperatura

entre 24 y 26°C (MST24_26), MSHR70D, con coeficiente 0.38, 0.37, 0.34 y 0.32. En CCN 51, las VIs MST26_28, MHRMIND, el promedio del número diario de horas con temperatura entre 34 y 36°C (MST34_36), MTMD, con coeficiente de 0.20, 0.18, 0.16 y 0.13 (Ver figura 17 a 22).

Para el caso específico de la formación de escobas de bruja en yemas vegetativas las VI que más afectaron de manera positiva a cada clon son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs MHRMAXD, MHVELP, MRANGOHR y MSHR70D, con coeficiente 0.32, 0.30, 0.18 y 0.17. En ICS 60, las VIs promedio del número diario de horas con temperatura entre 32 y 34°C (MST32_34), MHRMIND, MSHR70D y MHRMAXD, con coeficiente 0.68, 0.25, 0.23 0.19. En EET 8, las VIs promedio del número diario de horas con temperatura entre 30 y 32°C (MST30_32), STDHUM, suma de la precipitación pluvial del período (SLLUVIAPER) y promedio de la suma diaria de la precipitación pluvial (MDLLUVIAP), con coeficiente 0.18, 0.17, 0.13 y 0.13. En ICS 1, las VIs MST28_30 MHRMIND, MHRMAXD y MST26_28, con valor 0.46, 0.33, 0.32 y 0.25. En ICS 95, las VIs STDHUM, MINHUM, MSHR70D y MST30_32, con coeficiente 0.61, 0.61, 0.47 y 0.37. En CCN 51, las VIs MST26_28, MHVELP, MHRMIND y MST34_36, con coeficiente 0.34, 0.22, 0.18 y 0.13 (Ver figura 17 a 22).

6.5.2.2 Efectos negativos bajo exposición sin sombreado

Las variables climáticas que tuvieron efectos negativos en la formación de escobas de bruja bajo estas condiciones, están relacionadas con la humedad relativa, temperatura, velocidad del viento y humedad foliar, así como la radiación fotosintéticamente activa.

En relación a la humedad relativa, afectaron negativamente el desarrollo de las escobas de bruja: el promedio de la desviación estándar diaria de la humedad relativa (MDESVDHR) y el promedio del número diario de horas con humedad relativa mayor o igual al 70% (MSHR100D), con 11 y cinco casos de 12 modelos posibles; con coeficientes promedio de -0.44 y -0.28, respectivamente.

Las variables derivadas de la temperatura que redujeron el número de escobas de bruja fueron: el promedio del número diario de horas con temperatura entre 22 y 24°C (MST22_24), el promedio del número diario de horas con temperatura entre 30 y 32°C

(MST30_32), el promedio del número diario de horas con temperatura entre 36 y 38°C (MST36_38) y el promedio de la temperatura mínima diaria (MTMIND), con ocho, seis, seis y seis casos, respectivamente, de 12 modelos posibles y con coeficientes promedio entre -0.14 y -0.27.

En el caso de la velocidad del viento, la variable que influyó negativamente fue la velocidad máxima por hora (MAXHVELP) con ocho casos de 12 modelos posibles y con un coeficiente promedio de -0.22. En relación a la humedad foliar, contribuyó negativamente el promedio del rango diario (RANGOHUM), con 6 casos de 12 modelos posibles y un coeficiente medio -0.19.

Para la radiación fotosintéticamente activa, el promedio mínimo diario (MINPARM), en cinco de 12 modelos posibles tuvo un coeficiente medio de -0.36. En el caso de la lluvia, el promedio del máximo diario de lluvia en una hora (MDLLUVIAMAXP) tuvo un valor medio de -0.27, en cinco de doce modelos posibles.

Para el caso específico de las escobas de bruja en cojines florales bajo exposición directa a la luz solar, las VIs con mayor efecto negativo para los diferentes clones son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs MDESVDHR, MSHR100D, el promedio de la desviación estándar diaria de la temperatura (MDESVDT) y MHRMD con coeficiente -0.72, -0.39, -0.36 y -0.35. En ICS 60, las VIs MDESVDHR, MSHR100D, MINPARM y el promedio del número diario de horas con temperatura menor a 22 °C (MSTMN22) con valor -0.87, -0.39, -0.33 y -0.29. En EET 8, las VIs MDESVDHR, MST22_24, MINPARM y el promedio de las medias diarias de humedad relativa (MHRMD) con coeficiente -0.38, -0.32, -0.32 y -0.27. En ICS 1, las VIs MDESVDHR, MDLLUVIAMAXP, MINPARM y MSHR100D con coeficiente -0.84, -0.39, -0.34, y -0.25. En ICS 95, las VIs MINPARM, MST36_38, MST22_24 y MDESVDHR con valor -0.55, -0.28, -0.24 y -0.22. En CCN 51, las VIs MST22_24, MAXHVELP, MRANGOHR y MSHR70D con coeficiente -0.44, -0.31, -0.26 y -0.26 (Ver figura 17 a 22).

Para el caso específico de yemas vegetativas, las VIs que más afectaron de manera negativa a cada clon son las siguientes: en el clon SCC 61, la VIs MAXHVELP MDESVDHR, STDHUM y MST30_32, con coeficiente de -0.23, -0.24 -0.27 -0.29. En ICS 60, las VIs STDPARM, MST36_38, MEANPARM, MST28_30 con un coeficiente

de -0.29, -0.29, -0.29 y -0.38. En EET 8, las VIs MST22_24, MDESVDHR MSHR70D y MAXHVELP con coeficiente de -0.09, -0.10, -0.19 y -0.20. En ICS 1, las VIs MST30_32, MDLLUVIAMAXP, MST22_24 y MDESVDHR, con valor de -0.34, -0.40, -0.52 y -0.73. En ICS 95, las VI MST28_30, MST24_26, MAXHVELP y MST36_38, con coeficiente -0.31, -0.35, -0.37 y -0.60. En CCN 51, las VIs MDESVDHR, MAXHUM, y MST30_32 MRANGOHR con coeficiente -0.26, -0.26, -0.29 y -0.29 (Ver figura 17 a 22).

6.5.2.3. Efectos positivos bajo sombreado

En los mejores modelos (con las menores SCR) seleccionados para cada clon bajo sombreado, para datos centrados y escalados, las diez variables que más destacan (mayores coeficientes) en el aporte positivo a la formación de escobas de bruja en cojines florales y yemas vegetativas, están relacionadas con la temperatura, humedad foliar, humedad relativa y velocidad del viento.

El número de horas con temperatura entre 34 y 36°C (MST34_36) contribuyó en mayor medida a la predicción del número de escobas de bruja, con un coeficiente promedio de 0.63, en 5 modelos de 12 posibles. Por su parte, el número diario de horas con temperatura entre 26 y 28°C (MST26_28), en 7 modelos de 12 posibles, tuvo y un coeficiente medio de 0.36.

En relación con la humedad foliar en el rango de 7.5 a 15, la desviación estándar en el período del número diario de horas (STDHUM), la suma total de horas (SUMHUMP), el promedio de la suma diaria de horas y el promedio del mínimo diario (MINHUM), resultaron relevantes en 11, seis, seis y seis modelos de 12 modelos posibles, respectivamente, con coeficientes promedio entre 0.23 y 0.62.

Las variables derivadas de la humedad relativa que más aportaron positivamente a la predicción fueron el promedio del número diario de horas con humedad relativa entre 40 y 70%, (MSHR70D) y el promedio de los valores máximos diarios (MHRMAXD), con cinco y seis modelos, respectivamente, de 12 posibles, y con coeficientes promedio de 0.48 y 0.40.

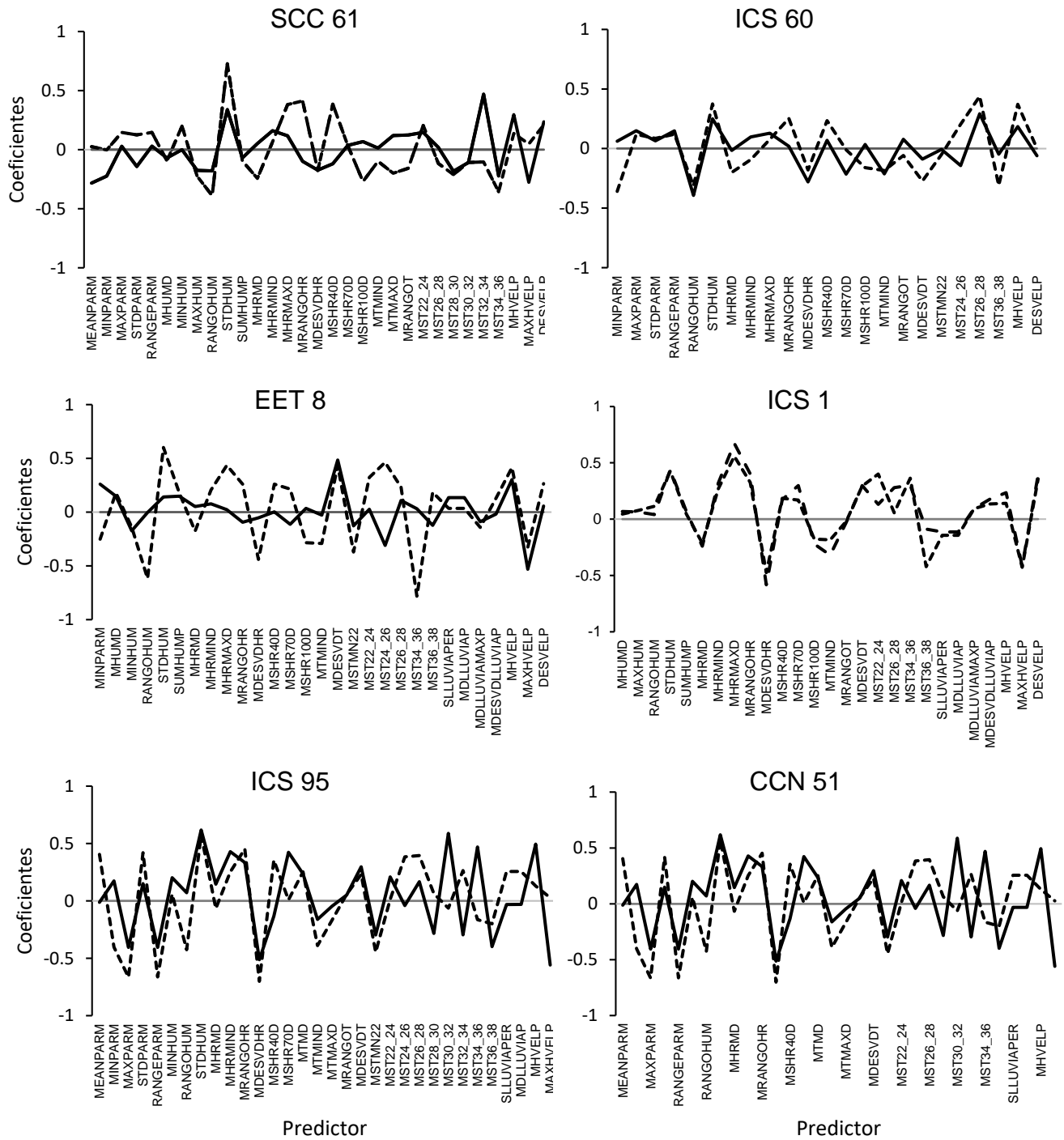


Figura 20. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales (- - - - -) y yemas vegetativas (———) de cacao (*Theobroma cacao*) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.

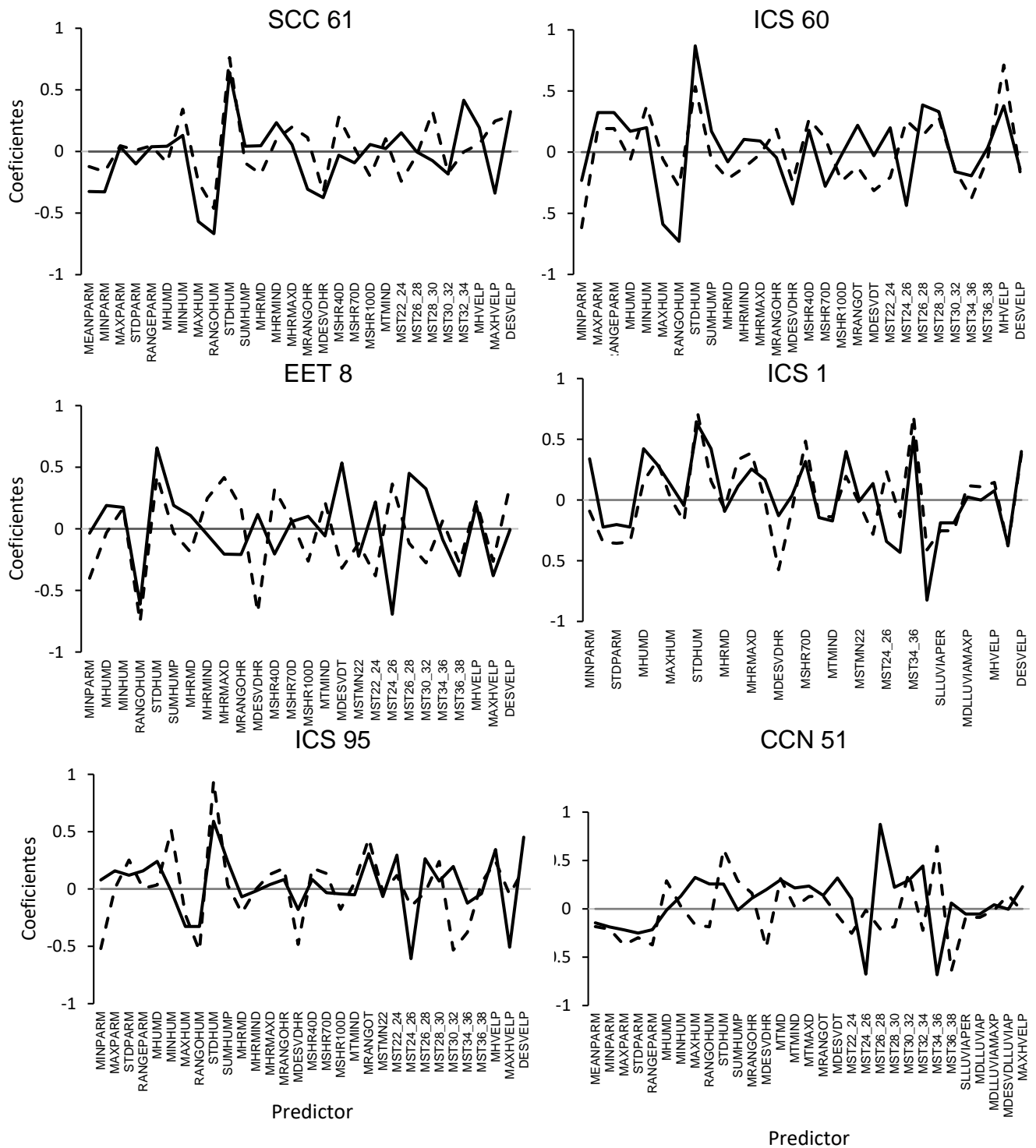


Figura 21. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales (-----) y yemas vegetativas (——) de cacao (*Theobroma cacao*) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de veinticuatro días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.

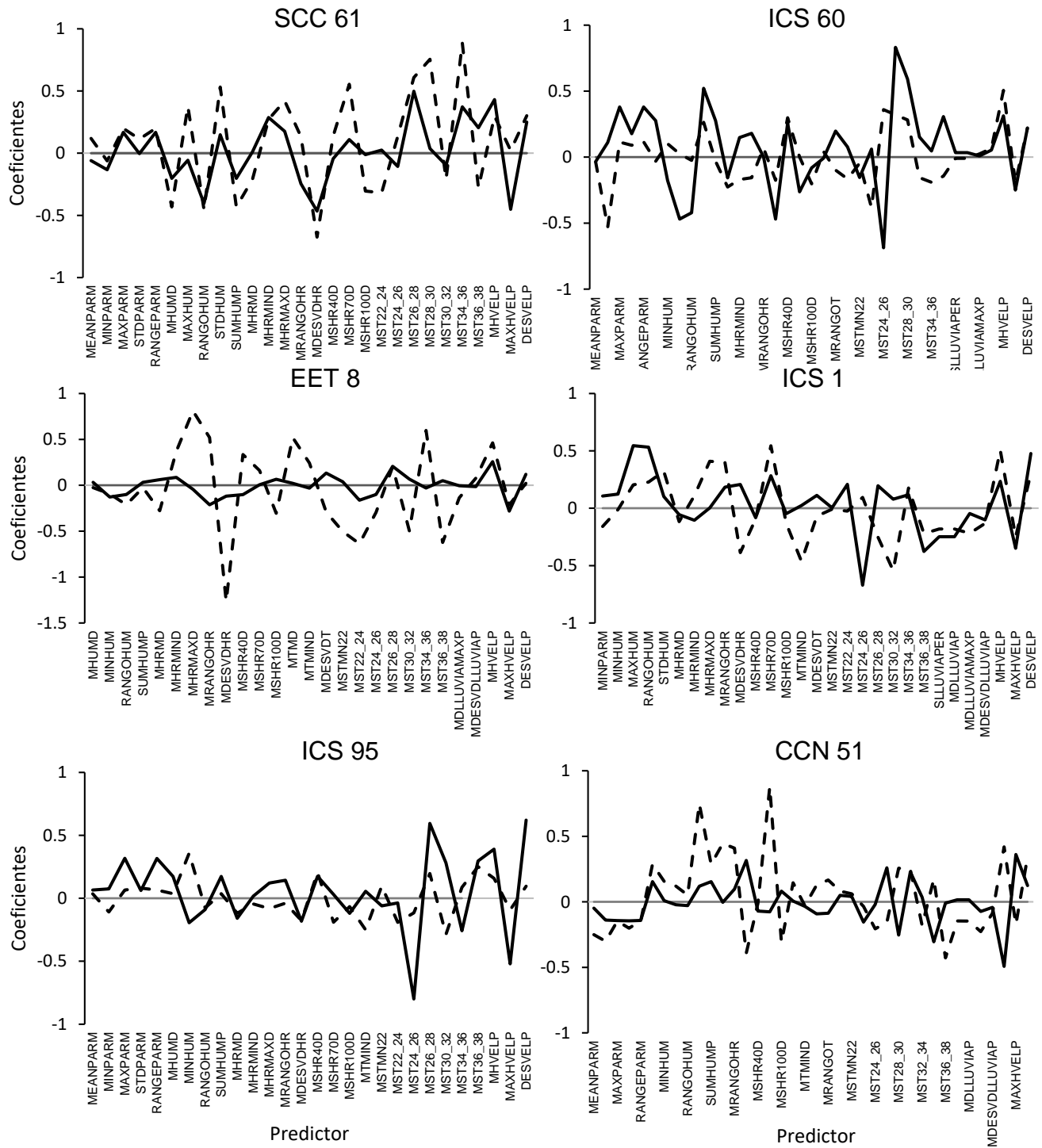


Figura 22. Contribución de cada variable climática a la predicción del número de escobas de bruja en cojines florales () y yemas vegetativas () de cacao (Theobroma cacao) con árboles de sombra. Modelación realizada mediante regresión por mínimos cuadrados parciales para variables escaladas y centradas. Datos climáticos de veintiocho días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad. El nombre de las variables está indicado en el Cuadro 2.

Respecto a la velocidad del viento contribuyeron mayormente a la predicción el promedio de la velocidad del viento (MHVELP) y la desviación estándar en el período del promedio de velocidad en cada hora (DESVELP), con coeficientes entre 0.35 y 0.33; en ambas variables esto ocurrió en ocho modelos de 12 posibles.

Para el caso específico de las escobas de bruja en cojines florales bajo sombreado, las variables independientes (VI) con mayor aporte positivo para los diferentes clones son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs MST34_36, MST28_30, MST26_28 y MSHR70D, coeficiente de 0.89, 0.75, 0.61 y 0.55. En ICS 60, las VIs MHVELP, MST26_28, MST24_26 y MSHR40D, con coeficiente 0.51, 0.36, 0.32 y 0.30. En EET 8, las VIs MHRMAXD, MST34_36, MRANGOHR y el promedio de la temperatura media diaria (MTMD) con valor de 0.81, 0.60, 0.52 y 0.52. En ICS 1, las VIs STDHUM, MST34_36, MSHR70D y MHRMAXD con coeficiente 0.72, 0.69, 0.48 y 0.39. En ICS 95, las VIs STDHUM, la suma total de horas en el período con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (SUMHUMP), el promedio de la suma diaria de las horas con humedad foliar mayor o igual a 7.5 (MHUMD) y MEANPARM, con coeficiente 1.01, 0.47, 0.47 y 0.31. En CCN 51, las VIs MSHR70D, STDHUM, MHRMAXD y MHVELP, con coeficiente 0.88, 0.75, 0.45 y 0.42 (Ver figura 17 a 22).

Para el caso específico de yemas vegetativas las VIs que más afectaron de manera positiva a cada clon son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs STDHUM, MST32_34, DESVELP y MHRMIND, con coeficiente 0.64, 0.42, 0.32 y 0.23. En ICS 60, las VIs STDHUM, MST26_28, MHVELP y MST28_30, con coeficiente 0.87, 0.39, 0.38 y 0.33. En EET 8, las VIs STDHUM, MDESVDT, MST26_28 y MST30_32, con valor 0.66, 0.53, 0.45 y 0.33. En ICS 1, las VIs STDHUM, MST34_36, SUMHUMP y MHUMD con coeficiente 0.62, 0.52, 0.42 y 0.42. En ICS 95, las VIs STDHUM, DESVELP, MHVELP y MRANGOT, con coeficiente 0.59, 0.45, 0.34, y 0.31. En el clon CCN 51, las VIs MST26_28, MSTMN22, STDHUM y MDESVDHR, con un valor, 0.29, 0.14, 0.13 y 0.09 (Ver figura 17 a 22).

6.5.2.3. Efectos negativos bajo sombreado

Las variables que favorecieron a la reducción del número de escobas de bruja bajo sombreado están relacionadas con la humedad foliar, temperatura, humedad relativa y velocidad del viento.

En cuanto a la humedad foliar, actuó en contra de la formación de escobas de bruja el promedio del rango diario de humedad foliar (RANGHUM), quien en seis modelos de 12 posibles tuvo un coeficiente medio de -0.54. Respecto a la temperatura, estuvieron asociados negativamente el promedio del número diario de horas con temperatura entre 22 y 24°C (MST22_24), el promedio del número diario de horas con temperatura entre 24 y 26°C (MST22_24), el promedio del número diario de horas con temperatura entre 30 y 32°C (MST30_32), el promedio del número diario de horas con temperatura entre 36 y 38°C (MST36_38) y el promedio de la temperatura mínima diaria (MTMIND), con siete, siete, seis y siete modelos, respectivamente, de 12 posibles, con coeficientes promedio entre -0.22 y -0.49.

En relación a la humedad relativa, afectaron negativamente al desarrollo de escobas de bruja el promedio de la desviación estándar diaria de la humedad relativa (MDESVDHR), el promedio de las medias diarias de humedad relativa (MHRMD) y el promedio del número diario de horas con humedad relativa mayor o igual al 70 % (MSHR100D), con nueve, seis y cinco modelos, de 12 posibles, respectivamente, y con coeficientes promedio entre -0.18 y -0.50.

La velocidad máxima del viento por hora (MAXHVELP) afectó también negativamente la formación de escobas de bruja en ocho modelos, de 12 posibles; con un coeficiente promedio de -0.27. Para la radiación fotosintéticamente activa, el promedio mínimo diario (MINPARM), en cinco de 12 modelos posibles tuvo un coeficiente medio de -0.29.

Para el caso específico de las escobas de bruja en cojines florales bajo sombreado, las VIs con mayor efecto negativo para los diferentes clones son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs MDESVDHR, RANGOUM, MHUMD y SUMHUMP con coeficiente de -0.68, -0.45 -0.43 y -0.43. En ICS 60, las VIs MINPARM, MHRMD, MST22_24 y MSHR100D con coeficiente, -0.53, -0.38, -0.23 y -0.20. En EET 8, las VIs

MDESVDHR, MST22_24, MST36_38 y MSTMN22, con valor de -1.26, -0.64, -0.62 y -0.50. En ICS 1, las VIs MDESVDHR, MST36_38, MAXHVELP y STDPARM con un coeficiente -0.57, -0.41 -0.38 y -0.36. En ICS 95, las VIs MST22_24, RANGO HUM, MAXHUM y MDESVDHR, con coeficiente -0.87,-0.85, -0.52, y -0.36. En CCN 51, las VIs, MST36_38, MDESVDHR, MSHR100D y MINP ARM con coeficiente -0.43, -0.39, -0.31 y -0.30 (Ver figura 17 a 22).

Para el caso específico de yemas vegetativas las VI que más afectaron de manera negativa a cada clon son las siguientes: en el clon SCC 61, las VIs RANGO HUM, MAXHUM, MDESVDHR y MAXHVELP con coeficiente -0.67, -0.57, -0.37 y -0.34. En ICS 60, las VIs RANGO HUM, MAXHUM, MST24_26 y MDESVDHR, con coeficiente -0.73, -0.59, -0.44 y -0.42. En EET 8, las VIs MST24_26, RANGO HUM, MST36_38 y MAXHVELP, con valor -0.69, -0.61 -0.38 y -0.38. En ICS 1, las Vis MST36_38, MST26_28, MAXHVELP, y MST24_26, con coeficiente -0.82, -0.43,-0.37, -y -0.34. En ICS 95, las Vis MST30_32, MTMIND, MST22_24 y MSHR70D, con coeficiente -0.29, -0.25, -0.19, y -0.19. En CCN 51, las VIs MST28_30, MST32_34, MST22_24 y MTMD, con coeficiente -0.2, -0.09, -0.09 y -0.08 (Ver figura 17 a 22).

5. DISCUSIÓN

El material genético de cacao evaluado en este trabajo mostró un comportamiento diferencial que indica algún grado de resistencia contra *Moniliophthora perniciosa* en algunos clones. Esta propiedad ha sido reportada para CCN 51 e ICS 95 con anterioridad para este género de patógeno (Boza *et al.*, 2014; Johnson, F.L, y Schnell, 2004; Jaimes *et al.*, 2011, 2019). CCN 51 cuenta con diferentes mecanismos que le ayudan a resistir el ataque de *M. perniciosa*. Una primera línea de defensa son los metabolitos y proteínas generados a partir de abundantes tricomas en su filoplano; otro mecanismo son las reacciones anatómicas de resistencia que impiden la invasión del patógeno (Sena *et al.* 2014; Almeida *et al.*, 2017). Esto determinó la escasa formación de ECF en este clon, quien tuvo rango promedio entre 0.0 y 0.65. El clon ICS 95, de quien CCN 51 heredó el 45.7% de sus alelos (CCN 51= ('ICS 95' X 'IMC 67') X Oriente 1) (Boza *et al.*, 2014), se comportó de manera similar. En evaluaciones realizadas en el Departamento de Santander, Colombia, el clon ICS 95 ha mostrado resistencia a *Moniliophthora roreri*, mientras que CCN 51 fue moderadamente resistente (Jaimes *et al.*, 2011, 2019). Esta característica adicional contribuye a explicar el mayor rendimiento de estos clones, quienes junto con ICS 1 presentaron los promedios más altos en producción de frutos, aun cuando *M. roreri* es un factor más limitante de la producción que *M. perniciosa*.

El material genético con mayor susceptibilidad al ataque de *M. perniciosa* fue SCC 61; similares resultados fueron reportados por Jaimes *et al.* (2019). Estos investigadores también calificaron este clon como susceptible a *M. roreri*. Este material, junto ICS 60 y EET 8, tuvieron los promedios de producción más bajos en nuestro trabajo, lo cual probablemente estuvo fuertemente influenciado por el ataque de moniliasis (Jaimes *et al.*, 2019).

Los genotipos de cacao tuvieron picos de enfermedad en diferentes semanas del año; una característica más evidente en los clones más susceptibles, como SCC 61 e ICS 60, y en menor escala los clones ICS 95 y CCN 51. En el presente trabajo se observó que esta susceptibilidad en el clon ICS 60 no derivó en diferencias significativas entre años para cojines florales, pero si para yemas vegetativas, a

diferencias de los materiales descritos como resistentes (Boza *et al.*, 2014) no mostraron picos de formación de escobas. La susceptibilidad a *M. pernicioso* está vinculada a etapas de formación de tejidos receptivos a la enfermedad (intensidad de floración, brotación foliar) en ciclos vegetativos estimulados por condiciones climáticas favorables (Benchimol *et al.*, 2001; Tovar, 1991; Jaimes *et al.*, 2019). Los clones de cacao muestran un comportamiento diferencial en cuanto a la formación de su dosel y por consiguiente mayores o menores puntos de infección en cada genotipo. Daymond *et al.* (2002), observaron diferencias en el tiempo de formación y cantidad del dosel de cada árbol de cacao en un año, además observaron que este fenómeno se acentuó durante el desarrollo del experimento, ya que los árboles se podaron antes de iniciar el ensayo, situación similar a la ocurrida en nuestro ensayo. Ellos justifican que se tuvieron que hacer diferentes podas fitosanitarias para el control de escoba de bruja formadas por la emisión de nuevos rebrotes (plumillas) (Daymond *et al.*, 2002a, 2002b). Lo anterior concuerda con nuestra investigación y justifica por qué en el primer año, luego de una poda de formación, se registraron las incidencias más altas de escoba de bruja en yemas, las cuales reflejaron diferencias significativas entre clones.

Nuestros resultados indican que el sombreado y la exposición directa al sol juegan un papel importante en el nivel de daño alcanzado en cacaos susceptibles. El sombreado genera estabilidad en la planta (floración controlada, movimiento de aire amortiguado), que propicia menos puntos de infección y una baja dispersión de esporas de *M. pernicioso* puesto que las escobas requieren periodos alternos de secado y esto se reduce con el sombreado (Evans, 2016b). En contraste, en las condiciones sin sombreado, se favorece el secado rápido de las escobas, lo que aumenta los períodos de esporulación y generación de un alto potencial de inóculo (Evans, 1998; Schroth *et al.*, 2000). Esta situación dio lugar a que los clones EET 8, ICS 60, ICS 1 y SCC 61 mostraran mayor número de ECF en exposición directa al sol (Figura 4).

Los datos de producción de cacao arrojaron diferencias claras entre genotipos; estas diferencias se asemejan a las encontradas en otros estudios y se deben la variación genética en los componentes de rendimiento de los diferentes clones

(Daymond *et al.*, 2002b). La influencia del sol tiene también efectos directos en la producción. En diferentes estudios hechos en Trinidad, Costa Rica y Ghana se ha demostrado que el cacao bajo sombrero tiene rendimientos inferiores a los árboles de cacao bajo exposición al sol, debido a que produce más frutos (Zuidema *et al.*, 2005; De Almeida y Valle, 2010). En nuestro trabajo los tratamientos bajo sol tuvieron un incremento de 30% en el número de frutos maduros con respecto a los tratamientos con sombreado, lo que demuestra una similitud con los estudios previos. También es importante mencionar que los sistemas a plena exposición solar generan mayores requerimientos de nutrientes para poder corresponder a la demanda en la producción (De Almeida y Valle, 2010). El área experimental en nuestro trabajo tuvo un manejo riguroso de fertilización dos veces al año por igual para todos los bloques, mediante una mezcla de macro y microelementos ajustados al análisis de suelo desde el año 2013 hasta 2018, por lo que es probable que las diferencias en rendimiento sean debidas principalmente al efecto microclimático derivado de las variaciones de sombreado.

La enfermedad tuvo un efecto en el rendimiento de cacao; esto se evidenció al calcular las correlaciones entre la producción acumulada y el área bajo la curva del progreso de la enfermedad para dos interacciones, donde para todas las variables el coeficiente de correlación fue negativo, aunque no significativo para todos los casos. Al haber mayor número de cojines y yemas con presencia de escoba de bruja bajo condiciones de sombra, la producción en los diferentes clones tendió a ser inferior; esto dio lugar a una correlación negativa y significativa entre enfermedad y rendimiento como se ha reportado en varias investigaciones (Marelli *et al.*, 2019; Evans, 2012; Pereira *et al.*, 1996). En general se observaron mayores ataques de EB bajo condiciones de Sol (Figura 5, 9), pero también se observó una mayor producción de frutos (Cuadro 6); esto explica también por qué la correlación significativa se presentó sólo en los árboles bajo sombra, e indica que, aunque la enfermedad fue menos severa en sombra la producción se vio más afectada. Bajo sombra la fructificación del cacao es menor y el ataque de *M. royeri* en frutos aumenta (Evans, 1998, 2016).

El ciclo de la enfermedad de escoba de bruja estuvo fuertemente influenciado por las condiciones ambientales; por esta razón los periodos de incubación, latencia e infección pueden variar entre semanas y meses (Sena *et al.*, 2014; De Souza *et al.*, 2018). Los modelos con mejor ajuste fueron los desarrollados con datos climáticos de cuatro semanas previas a cada fecha de evaluación. Los primeros síntomas de la enfermedad surgen a partir de la segunda semana, pero alrededor del 70% de la formación de escobas son registradas en la cuarta semana después de la inoculación (Surujdeo-Maharaj *et al.*, 2003; Lana *et al.*, 2011; Almeida *et al.*, 2017). Igualmente, cuatro semanas después de que estas variables ambientales mostraron sus efectos se obtuvo mejor ajuste para los modelos de CF. Por el contrario, para los modelos de yemas vegetativas el periodo de tres semanas previas a las evaluaciones fue quien mostró un mejor ajuste. Estas evidencias nos plantean la hipótesis de que en el año pueden existir diferentes periodos de incubación de *M. pernicioso* tanto en cojines florales como en yemas vegetativas, donde el tiempo de observación de los primeros síntomas visibles de la enfermedad puede variar dependiendo del órgano de la planta afectado. Existen diversos trabajos experimentales con plántulas de cacao en los cuales han evaluado la formación de escobas de bruja en yemas vegetativas (Surujdeo-Maharaj *et al.*, 2003; Paim *et al.*, 2006; Sena, *et al.*, 2014), pero los trabajos en cojines florales son escasos y necesarios para corroborar esta información (Silva *et al.*, 2014).

Las 40 variables derivadas de las condiciones climáticas generaron respuestas positivas y negativas a la formación de escobas de bruja, con variaciones para los dos tipos de exposición y también para cada clon. Cabe resaltar que estos resultados son derivados de efectos inminentemente multivariados, donde algunas variables sobresalen con mayor frecuencia para favorecer o disminuir, con coeficientes relativamente altos, el desarrollo de la enfermedad, o que también se detecten otras variables que solo ejercen el papel de meros factores de ajuste en el modelo, con coeficientes muy próximos a cero.

El número de horas diarias con humedad foliar mayor a 7.5 contribuyó positivamente al desarrollo de escobas de bruja; también los periodos con un mínimo diario

relativamente alto de horas de humedad foliar favorecieron la formación de escobas. Para el caso de *M. roreri* se ha documentado que sus esporas requieren de una película de agua sobre el fruto de cacao para poder germinar y penetrar (Leandro-Muñoz *et al.*, 2017). En cuanto a *M. pernicioso*, Frias *et. al.* (1995), determinaron que la germinación y penetración de las basidiosporas de *M. pernicioso* requiere de humedad en la superficie de la planta. Adicionalmente, para nuestro estudio, la mayor desviación estándar entre días en la humedad foliar en los diferentes periodos resultó importante en la formación de escobas de brujas en yemas vegetativas bajo sombreado, al ser la variable independiente con coeficiente más alto en todos los clones, excepto para el clon CCN 51, donde ocupó el tercer lugar en importancia. Esta variación en la humedad resultó igualmente importante para el caso de cojines florales bajo sol, donde influye de manera positiva, lo cual indica que la alternancia de periodos de desecación con humedad foliar favorece la formación basidiocarpos, esporulación, diseminación de basidiosporas y evita la colonización de otros saprofitos como lo han descrito diferentes autores (Luz *et al.*, 2006, Meinhardt, 2008, Evans, 1998, 2016). Algunos autores han debatido sobre si la escoba de bruja es una enfermedad monocíclica o policíclica (Tovar, 1991) y se ha llegado a concluir que las escobas de bruja formadas en un periodo no pueden generar una nueva epidemia en el mismo periodo (Luz *et al.*, 2006); dado que en nuestro trabajo la evaluación fue continua durante 21 meses, la condición de variabilidad de la humedad foliar puede explicar su contribución con la enfermedad activando escobas de bruja formada en periodos anteriores.

Frias (1991) investigó la biología del proceso de infección de *M. pernicioso* y demostró que después de la germinación de las basidiosporas basta con solo cinco minutos de pérdida de humedad o desecación de la superficie foliar para que el tubo germinativo sufra un daño irreversible. Lo cual concuerda con nuestros hallazgos en cuanto que una alta desviación estándar diaria en la humedad relativa, que implica valores muy variables que afectan de manera negativa la formación de escobas. Adicionalmente, estos investigadores añaden que el proceso exitoso de la germinación de las basidiosporas y penetración del tubo germinal requiere de por lo menos 12 a 14

horas de humedad (100% HR), siendo su punto óptimo cuando la humedad relativa se mantiene al 100% durante 24 horas con temperaturas de 25 a 27°C (Frias, *et al.*, 1995).

En nuestro trabajo, las temperaturas entre 26 y 30°C favorecieron la formación de escobas de bruja tanto en cojines florales como en yemas vegetativas. La temperatura ideal para la germinación de las basidiosporas está entre el rango de 15 a 30°C, siendo su óptima aproximadamente a los 25° C (Nunes *et al.*, 2002a, 2002b; Rocha y Wheeler, 1985). De igual manera, el análisis por PLS nos muestra que temperaturas entre 22 y 26° C, entre 30 y 32°C y entre 36 y 38 °C contrarrestan la enfermedad. Para el caso particular bajo sombrío, las temperaturas entre 34 y 36°C favorecieron el desarrollo de la enfermedad (en tres modelos para cojines florales y dos para yemas vegetativas). Una posible explicación puede ser que la sombra que generan los arboles forestales, además del autosombreado que genera el dosel del mismo árbol, generan otro microclima al interior de este, posiblemente más benigno, donde se ubican los cojines vegetativos.

La lluvia modifica las variables de temperatura, humedad relativa y humedad foliar ideales para la germinación y desarrollo de los patógenos en general. En nuestro trabajo las variables relacionadas con la lluvia no tuvieron influencia directa en la formación de escobas de bruja, con excepción de los datos medios de lluvia máxima diaria en el período, bajo condiciones de exposición directa al sol, donde hubo un efecto negativo. Podemos interpretar esta relación por un posible lavado de las esporas que estaban sobre la planta; a esto se suma la posible influencia del viento, donde la velocidad máxima igualmente influyó negativamente en la formación de las escobas. En la literatura se reporta que el agua y el viento son los principales diseminadores de las esporas (Luz *et al.*, 2006; Evans, 2016b), pero de nuestros resultados se colige que cuándo ocurren en exceso pueden alejar las esporas de los puntos de infección. Además, también podemos inferir que vientos fuertes pueden secar el agua en las superficies de los árboles (meristemas en desarrollo) y esto genera una desecación que perjudica la germinación de las esporas (Amorim *et al.*, 2011). Se ha observado que una densidad de árboles de sombra mayor al 40%, favorece la incidencia de enfermedades (Evans, 1998), por lo que se puede inferir que

un sistema agroforestal que permita la entrada de agua directa sobre los arboles de cacao ayudaría a evitar la formación de escobas, evitando que la humedad relativa alta se mantenga estable (mayor a 70%) y que sea de menor duración. Esta afirmación se sustenta en que desviaciones estándar altas de la humedad relativa en los árboles bajo sol directo afectaron negativamente a la enfermedad, particularmente en los cojines florales de árboles bajo sombreado.

En cuanto al aporte de la radiación fotosintéticamente activa (PAR) cabe destacar que el promedio de las mínimas diarias (MINPARM) reflejó que periodos con altos valores de PAR, manifestados en valores mínimos diarias relativamente altos, estuvieron asociados negativamente a la expresión de la enfermedad. Podemos interpretar en función de que la fotosíntesis es indispensable para el crecimiento y desarrollo de la planta, su principal fuente de energía es la radiación solar (Farfán citado por Durán-Bautista *et al.* 2015), de lo cual inferimos que a mayores horas del día con PAR en el periodo pueden derivar en que la planta se desarrolle de manera óptima generando una diferenciación más rápida de los tejidos meristemáticos (cojines florales y yemas vegetativas), la cual no favoreció la expresión de la enfermedad. Sin embargo, estos argumentos requieren de demostración experimental.

Nuestro trabajo aporta información exploratoria importante sobre el patosistema de la escoba de bruja bajo sistemas agroforestales o de libre exposición solar. Estudios epidemiológicos realizados en Sudamérica (Schmidt, citado por Luz *et al.*, 2006) y Colombia (Tovar, 1991) resaltaron las dificultades para determinar los periodos de latencia, incubación e infecciosos mediante estadística univariada, debido a las variaciones observadas en las diferentes regiones, fuentes dispersas de inóculo y múltiples ciclos vegetativos, al igual que resaltan la necesidad de ahondar en este tipo de investigaciones (Luz *et al.*, 2006). Al mismo tiempo, los estudios bajo condiciones controladas imposibilitan la evaluación de los efectos ambientales conjuntos, cuya naturaleza es multivariada. Nuestro trabajo aporta los primeros resultados de los efectos de las variables climáticas en la escoba de bruja del cacao bajo este enfoque de análisis.

6. CONCLUSIONES

Existen diferencias en la resistencia a escoba de bruja entre los materiales genéticos de cacao evaluados, donde los clones con menor incidencia de la enfermedad fueron el CCN 51 y ICS 95, con incidencia moderada los clones ICS 1 y EET 8 y con la mayor incidencia los clones ICS 60 y SCC 61.

Los clones más susceptibles a escoba de bruja tienen picos de incidencia altos entre diferentes semanas de evaluación mientras que los clones más resistentes no forman picos de elevados de incidencia.

Los árboles de cacao con exposición solar directa registran ataques más severos de escoba de bruja en comparación a los arboles bajo sombreado de árboles foréstales.

La producción de frutos bajo exposición directa al sol fue superior en 30%, con respecto a los arboles bajo sombreado.

El clon con mayor producción para condiciones con y sin sombra fue el ICS 1, a pesar que mostró una afectación moderada por *M. perniciosa*. Por el contrario, el clon con menor producción en sombra fue ICS 60 y sin sombra el clon EET 8.

Las correlaciones entre producción y enfermedad fueron negativas y únicamente para los árboles bajo sombreado fueron significativas, lo cual indica la influencia de otros factores como la moniliasis, ya que la incidencia de escoba de bruja fue más elevada en condiciones de exposición directa al sol.

Las condiciones ambientales influyen sobre el desarrollo de la escoba de bruja, generando periodos de incubación diferenciales para cojines florales y yemas vegetativas.

De acuerdo a los modelos predictivos obtenidos mediante PLS, los primeros síntomas observados (formación de escobas) se indujeron cuatro semanas antes en los cojines florales y solo tres semanas en las yemas vegetativas.

El análisis multivariado indica que diferentes parámetros climáticos pueden influir en la dinámica de la enfermedad, tales como la humedad foliar, donde los días con

mayor humedad foliar constante generan mayor formación de escobas de bruja y los periodos alternos entre días secos y húmedos en el periodo, promueven el desarrollo de basidiocarpos y la liberación de basidiosporas.

Periodos altos de humedad relativa favorecen la formación de escobas, pero una alta varianza diaria la desfavorece, posiblemente interrumpiendo los procesos de germinación de las basidiosporas.

Las temperaturas ideales para favorecer el desarrollo de la escoba de bruja se encuentran entre 26 y 30° C. Temperaturas inferiores o superiores a este rango contrarrestan el desarrollo de la enfermedad.

La mayoría de los parámetros de la lluvia no influyeron directamente en la formación de las escobas de bruja, pero la lluvia máxima diaria acompañada de alta velocidad del viento puede contrarrestar la infección sobre cojines florales.

Como era de esperarse el, sombreado ejerce un efecto amortiguador y modifica la humedad debajo del dosel del árbol de sombra, así como en el dosel de los árboles de cacao, lo que genera microclimas que ayudan a la formación de escoba de bruja.

Los periodos con altos valores de radiación fotosintéticamente activa (PAR), manifestados en valores mínimos de PAR relativamente altos, estuvieron asociados negativamente con la formación de escobas de bruja.

El análisis multivariado por mínimos cuadrados parciales (PLS) ayuda a interpretar respuestas complejas del patosistema cacao-escoba de bruja.

7. LITERATURA CITADA

- AGRONET y Ministerio de Agricultura (2018), Estadísticas home, 26 de diciembre de 2018. Disponible en:
<https://www.agronet.gov.co/estadistica/Paginas/home.aspx?cod=1> (Consultado: el 22 de junio de 2020).
- Aime, M. C. y Phillips-Mora, W. (2005) “The causal agents of witches’ broom and frosty pod rot of cacao (chocolate, *Theobroma cacao*) form a new lineage of Marasmiaceae”, *Mycologia*. doi: 10.3852/mycologia.97.5.1012.
- Almeida, D. S. M. *et al.* (2017) “Cacao phylloplane: The first battlefield against *Moniliophthora perniciosa*, which causes witches’ broom disease”, *Phytopathology*, 107(7), pp. 864–871. doi: 10.1094/PHYTO-06-16-0226-R.
- Alves, S. A. M. *et al.* (2006) Curvas de Progreso e Gradientes da Vassoura-de-Bruxa (*Crinipellis perniciosa*) em Cacaueiros Enxertados em Uruçuca, Bahia, *Fitopatol. Bras.*
- Amorim, L., Marques Rezende, J. A. y Bergamin Filho, A. (2011) MANUAL DE FITOPATOLOGIA. Agronomia. Piracicaba. Disponible en:
<http://www.editoraceres.com.br/detalheLivro.php?id=58> (Consultado: el 26 de enero de 2019).
- Aneja, M., Gianfagna, T. J. y Hebbar, P. K. (2006) “*Trichoderma harzianum* produces nonanoic acid, an inhibitor of spore germination and mycelial growth of two cacao pathogens”, *Physiological and Molecular Plant Pathology*, 67(6), pp. 304–307. doi: 10.1016/j.pmpp.2006.05.002.
- Argout, X. *et al.* (2011) “The genome of *Theobroma cacao*”, *Nature Genetics*. Nature Publishing Group, 43(2), pp. 101–108. doi: 10.1038/ng.736.
- Artero, A. S. *et al.* (2017) “Spatial genetic structure and dispersal of the cacao pathogen *Moniliophthora perniciosa* in the Brazilian Amazon”, *Plant Pathology*, 66(6), pp. 912–923. doi: 10.1111/ppa.12644.

- Avendaño Arrazate, C. H. *et al.* (2019) “ ‘ CAERI 1 ’ and ‘ CAERI 2 ’, New clones of cocoa (*Theobroma cacao* L.) ‘ CAERI 1 ’ y ‘ CAERI 2 ’, Nuevos clones de cacao (*Theobroma cacao* L.)”, *Agro productividad*, 12(8), pp. 73–77. doi: 10.32854/agrop.v0i0.1392.
- Barrón García, Y. P. *et al.* (2018) “Metodología adaptada para la formación de híbridos F1 de cacao (*Theobroma cacao* L.) en Tabasco”, *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas*, 5(5), p. 765. doi: 10.29312/remexca.v5i5.900.
- Bastos, C. N. (2011) O uso de um sistema de manejo integrado para controle da vassoura-de-bruxa do cacauero (*Moniliophthora perniciosa*) (Belém (PA): CEPLAC/SUEPA/ERJOH. Boletim Técnico N° 24.
- Beer, J., Muschler, D. K. y Somarriba, A. (1998) “Shade management in coffee and cacao plantations”, *Agroforestry Systems*, 38, pp. 139–164. doi: 10.7567/JJAPS.24S2.742.
- Benchimol, R. L., De Albuquerque, F. C. y Do Nascimento, R. M. (2001) “Aspectos epidemiológicos da vassoura-de-bruxa do cupuaçuzeiro na microrregião de Belém, PA”, *Pesquisa Agropecuaria Brasileira*, 36(2), pp. 279–283.
- Boza, E. J. *et al.* (2014) “Genetic characterization of the cacao cultivar CCN 51: Its impact and significance on global cacao improvement and production”, *Journal of the American Society for Horticultural Science*, 139(2), pp. 219–229. doi: 10.21273/jashs.139.2.219.
- Campbell, C.L. y L. V. Madden (1990). *Introduction to Plant Disease Epidemiology*. Wiley, New York
- Daymond, A. J. *et al.* (2002a) “Canopy characteristics of contrasting clones of cacao (*Theobroma cacao*)”, *Experimental Agriculture*, 38(3), pp. 359–367. doi: 10.1017/S0014479702003083.

- Daymond, A. J. *et al.* (2002b) “Genetic variability in partitioning to the yield component of cacao (*Theobroma cacao* L.)”, *HortScience*, 37(5), pp. 799–801. doi: 10.21273/hortsci.37.5.799.
- De Albuquerque, P. S. B. *et al.* (2010) “Novel sources of witches’ broom resistance (causal agent *Moniliophthora perniciosa*) from natural populations of *Theobroma cacao* from the Brazilian Amazon”, *Euphytica*, 172(1), pp. 125–138. doi: 10.1007/s10681-009-0068-4.
- De Almeida, Alex A. y Raúl R. Valle (2010) “Cacao: Ecophysiology of growth and production”, en DaMatta, F. M. (ed.) *Ecophysiology of Tropical Tree Crops*. ilustrada. Nova Science Publishers, pp. 37–70. Disponible en: https://www.researchgate.net/publication/236630801_Cacao_Ecophysiology_of_growth_and_production (Consultado: el 2 de abril de 2020).
- De Souza *et al.* (2018) *Cocoa diseases: witches’ broom*. 1st Editio, en *Achieving sustainable cultivation of cocoa*. 1st Editio. London: Burleigh Dodds Science Publishing. doi: 10.19103/AS.2017.0021.14
- Dos Santos, E. C. *et al.* (2020) “The pathogen *Moniliophthora perniciosa* promotes differential proteomic modulation of cacao genotypes with contrasting resistance to witches’ broom disease”, *BMC Plant Biology*. *BMC Plant Biology*, 20(1), pp. 1–21. doi: 10.1186/s12870-019-2170-7.
- Evans, H. (1998) “Disease and Sustainability in the Cocoa Agroecosystem”, en *Smithsonian Tropical Research Institute*, pp. 1–13. Disponible en: <https://nationalzoo.si.edu/scbi/migratorybirds/research/cacao/evans.cfm> (Consultado: el 15 de marzo de 2020).
- Evans, H. C. (2012) “Cacao Diseases in the Americas : Myths and Misnomers”, *Fungi*, 5(4), pp. 29–35.
- Evans, H. C. (2016a) “Frosty Pod Rot (*Moniliophthora roreri*)”, en *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*, Cham: Springer International Publishing, pp. 63–96. doi: 10.1007/978-3-319-24789-2_3.

- Evans, H. C. (2016b) "Witches' Broom Disease (*Moniliophthora perniciosa*): History and Biology", en Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters Cham: Springer International Publishing, pp. 137-177. doi: 10.1007/978-3-319-24789-2_5.
- Frias, G. A. (1991) "Research Infection Biology of *Crinipellis perniciosa* on Vegetative Flushes of Cacao ", Plant Disease, p. 552. doi: 10.1094/pd-75-0552.
- Frias, G. A., Purdy, L. H. y Schmidt, R. A. (1995) "An inoculation method for evaluating resistance of cacao to *Crinipellis perniciosa*", Plant Disease, pp. 787–791. doi: 10.1094/pd-79-0787.
- Gutiérrez, O. A. *et al.* (2016) "Breeding for disease resistance in cacao", en Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters, pp. 567–609. doi: 10.1007/978-3-319-24789-2_18.
- Hebbar, P. K. (2007) "Cacao Diseases: A Global Perspective from an Industry Point of View", Phytopathology. doi: 10.1094/PHYTO-97-12-1658.
- Herrera, José G. y Carlos, García (2014) Bioestadística en las ciencias veterinarias, procedimientos de análisis de datos con SAS. Universidad complutense de Madrid. Madrid.
- Jaimes, Y.Y. y, F. Aranzazu Hernández (2010) Manejo de las enfermedades del cacao (*Theobroma cacao* L.) en Colombia, con énfasis en monilia (*Moniliophthora roreri*). Colombia., Corpoica.
- Jaimes, Y.Y. *et al.* (2011) "Behavior of introduced regional clones of *Theobroma cacao* toward the infection *Moniliophthora roreri* in three different regions of Colombia", Agronomía Colombiana, 29(2), pp. 171–178. doi: <http://dx.doi.org/10.15446/abc.v22n2.61161>.
- Jaimes, Y. Y. *et al.* (2016) "Geographic differentiation and population genetic structure of *Moniliophthora roreri* in the principal cocoa production areas in Colombia", Plant Disease, 100(8), pp. 1548–1558. doi: 10.1094/PDIS-12-15-1498-RE.

- Jaimes, Y. Y. *et al.* (2019) “Factors affecting the dynamics of frosty pod rot in the main cocoa areas of Santander State, Colombia”, *Plant Disease*, 103(7), pp. 1665–1673. doi: 10.1094/PDIS-10-18-1761-RE.
- Johnson, E. S., F.L. B. y Schnell, R. J. (2004) “Field Guide to the ICS Clones of Trinidad”, *Serie Tecnica Manual Tecnico/CATIE*, pp. 1–32.
- Kranz, J. (2003) *Comparative Epidemiology of Plant Diseases*. Springer. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. doi: 10.1007/978-3-662-05261-7.
- Lana, T. G. *et al.* (2011) “Endophytic and pathogenic isolates of the cacao fungal pathogen *Moniliophthora perniciosa* (*Tricholomataceae*) are indistinguishable based on genetic and physiological analysis.”, *Genetics and molecular research : GMR*, 10(1), pp. 326–334. doi: 10.4238/vol10-1gmr895.
- Leandro-Muñoz, M. E. *et al.* (2017) “Effects of microclimatic variables on the symptoms and signs onset of *Moniliophthora roreri*, causal agent of *Moniliophthora* pod rot in cacao”, *PLoS ONE*, 12(10). doi: 10.1371/journal.pone.0184638.
- Luz, E. D. M. N. *et al.* (2006) “Vassoura-de-bruxa do cacauzeiro: novos enfoques sobre uma velha doença”, *Revisão Anual de Patologia de Plantas*, 14, pp. 59–111.
- Marelli, J. P. *et al.* (2019) “Chocolate under threat from old and new cacao diseases”, *Phytopathology*, pp. 1331–1343. doi: 10.1094/PHYTO-12-18-0477-RVW.
- Meinhardt, L. W. *et al.* (2008) “*Moniliophthora perniciosa*, the causal agent of witches’ broom disease of cacao: What’s new from this old foe?”, *Molecular Plant Pathology*, 9(5), pp. 577–588. doi: 10.1111/j.1364-3703.2008.00496.x.
- Motamayor, J. C. *et al.* (2008) “Geographic and genetic population differentiation of the Amazonian chocolate tree (*Theobroma cacao* L)”, *PLoS ONE*, 3(10). doi: 10.1371/journal.pone.0003311.
- Nunes, A. A. L. *et al.* (2002) “Análise da curva de progresso temporal da vassoura-de-bruxa do cupuaçuzeiro”, *Fitopatologia Brasileira*, 27(4), pp. 344–348. doi: 10.1590/s0100-41582002000400002.

- Nunes, A. M. L., Dias, C. T. dos S. y Nunes, M. A. L. (2002) Estudos Epidemiológicos da Vassoura-de-bruxa do Cupuaçuzeiro (*Crinipellis pernicioso*) Utilizando Análise Canônica. Porto Velho.
- Paim, V. R. L. D. M. *et al.* (2006) "Sources of resistance to *Crinipellis pernicioso* in progenies of cacao accessions collected in the Brazilian Amazon", *Scientia Agricola*, 63(6), pp. 572–578.
- Patrocínio, N. G. R. B. *et al.* (2017) "Population structure and migration of the witches' broom pathogen *Moniliophthora pernicioso* from cacao and cultivated and wild solanaceous hosts in southeastern Brazil", *Plant Pathology*, 66(6), pp. 900–911. doi: 10.1111/ppa.12636
- Pereira, J. L., De Almeida, L. C. C. y Santos, S. M. (1996) "Witches' broom disease of cocoa in Bahia: Attempts at eradication and containment", *Crop Protection*, 15(8), pp. 743–752.
- Phillips-Mora, W. *et al.* (2006) "First report of *Moniliophthora roreri* causing frosty pod rot (moniliasis disease) of cocoa in Mexico", *Plant Pathology*, 55(4), p. 584. doi: 10.1111/j.1365-3059.2006.01378.x.
- Ploetz, R. (2016) "The impact of diseases on cacao production: A global overview", en *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*, pp. 33–59. doi: 10.1007/978-3-319-24789-2_2.
- PIRES, J. L (2003) Avaliação quantitativa e molecular de germoplasma para el melhoramento do cacauero com ênfase na produtividade, qualidade de frutos e resistência a doenças. Tese (Doutorado) - Universidade Federal de Viçosa, Viçosa. 328p
- Rocha, H. M. y Wheeler, B. E. J. (1985) "Factors influencing the production of basidiocarps and the deposition and germination of basidiospores of *Crinipellis pernicioso*, the causal fungus of witches' broom on cocoa (*Theobroma cacao*)", *Plant Pathology*, 34(3), pp. 319–328. doi: 10.1111/j.1365-3059.1985.tb01368.x.

- Samuels, G. J. *et al.* (2000) “*Trichoderma stromaticum* sp. nov., a parasite of the cacao witches broom pathogen”, *Mycological Research*, 104(6), pp. 760–764. doi: 10.1017/S0953756299001938.
- Sambuichi, R. H. R. *et al.* (2012) “Cabruca agroforests in southern Bahia, Brazil: Tree component, management practices and tree species conservation”, *Biodiversity and Conservation*, 21(4), pp. 1055–1077. doi: 10.1007/s10531-012-0240-3.
- Schroth, G. *et al.* (2000) “Pests and diseases in agroforestry systems of the humid tropics”, *Agroforestry Systems*, 50(3), pp. 199–241. doi: 10.1023/A:1006468103914.
- Sena, K., Alemanno, L. y Gramacho, K. P. (2014) “The infection process of *Moniliophthora perniciosa* in cacao”, *Plant Pathology*, 63(6), pp. 1272–1281. doi: 10.1111/ppa.12224.
- SENASICA (2019) “Ficha tecnica 04 SENASICA *Moniliophthora perniciosa* (Stahel) Aime”, (04).
- SIAP y SAGARPA (2020) Avance Mensual sin programa, Producción agrícola. Disponible en: http://infosiap.siap.gob.mx:8080/agricola_siap_gobmx/AvanceNacionalSinPrograma.do;jsessionid=102CC95CEC6982FD7C1D39DD54E78B2F (Consultado: el 23 de junio de 2020).
- Silva, D. V. *et al.* (2014) “Analysis of resistance to witches’ broom disease (*Moniliophthora perniciosa*) in flower cushions of *Theobroma cacao* in a segregating population”, *Plant Pathology*, 63(6), pp. 1264–1271. doi: 10.1111/ppa.12204.
- Silva, S. D. V. M. *et al.* (2002) “Redescricao da sintomatologia causada por *Crinipellis perniciosa* em cacauero”, *Agrotropica*, 14, pp. 1–24.
- De Souza Cabral, A. *et al.* (2009) “Killer yeasts inhibit the growth of the phytopathogen *Moniliophthora perniciosa*, the causal agent of witches’ broom disease”, *Brazilian Journal of Microbiology*, 40(1), pp. 108–110.

- Surujdeo-Maharaj, S. *et al.* (2003) “An optimized screening method for identifying levels of resistance to *Crinipellis pernicioso* in cocoa (*Theobroma cacao*)”, *Plant Pathology*, 52(4), pp. 464–475. doi: 10.1046/j.1365-3059.2003.00865.x.
- Ten Hoopen, G. M. y Krauss, U. (2016) “Biological Control of Cacao Diseases”, en *Cacao Diseases: A History of Old Enemies and New Encounters*, pp. 511–566. doi: 10.1007/978-3-319-24789-2_17.
- Teixeira, P. J. P. L., Thomazella, D. P. de T. y Pereira, G. A. G. (2015) “Time for Chocolate: Current Understanding and New Perspectives on Cacao Witches’ Broom Disease Research”, *PLoS Pathogens*. doi: 10.1371/journal.ppat.1005130.
- Tirado-Gallego, P. A., Lopera-Álvarez, A. y Ríos-Osorio, L. A. (2016) “Estrategias de control de *Moniliophthora roreri* y *Moniliophthora pernicioso* en *Theobroma cacao* L.: Revisión sistemática”, *Corpoica Ciencia y Tecnología Agropecuaria*, pp. 417–430. doi: 10.21930/rcta.vol17_num3_art:517.
- Torres de la Cruz, M. *et al.* (2011) “Temporal progress and integrated management of frosty pod rot (*Moniliophthora roreri*) of cocoa in Tabasco, Mexico”, *Journal of Plant Pathology*, 93(1), pp. 31–36. doi: 10.1400/169646
- Tovar G. (1991). La escoba de bruja del cacao [*Crinipellis pernicioso* (Stahel) Singer]: descripción de síntomas de la enfermedad. *Agron. Colomb.*, 8:227–39
- Wold S., Sjöström, M., & Eriksson, L. (2001). PLS-regression: a basic tool of chemometrics. *Chemometrics and intelligent laboratory systems*, 58(2), pp.109-130
- Zuidema, P. A. *et al.* (2005) “A physiological production model for cocoa (*Theobroma cacao*): Model presentation, validation and application”, *Agricultural Systems*, 84(2), pp. 195–225. doi: 10.1016/j.agry.2004.06.015.

ANEXOS

Cuadro A1. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones sin sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60		EET 8		ICS 1		ICS 95		CCN 51		
Factores utilizados		7	9		9		10		12		10		
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	87.75	92.12		91.12		95.57		92.60		98.42		
	Variables dependientes	43.78	54.20		49.24		68.53		61.10		50.63		
		Parámetros											
Variable**		Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
1	MEANPARAM	-0.12375	0.15968					-0.10198	-0.03473	0.40447	-0.01241		
2	MINPARAM	0.03972	0.12251	-0.10725	-0.13193					-0.40301	0.17309		
3	MAXPARAM	-0.09370	0.10617	-0.20109	-0.19245			-0.12611	-0.01409	-0.66447	-0.40488		
4	STDPARAM	-0.12673	0.15283					-0.05488	-0.01330	0.41939	0.14981		
5	RANGEPARAM	-0.09377	0.10560	-0.20051	-0.19178			-0.12682	-0.01472	-0.66235	-0.40521		
6	MHUMD	0.03017	-0.17064					0.26913	0.25381	0.05837	0.20166		
7	MINHUM	0.04452	-0.18618	0.06570	-0.23365	0.06906	-0.07275						
8	MAXHUM	-0.06466	-0.11254					-0.67290	-0.42620				
9	RANGO HUM	-0.10174	0.03238			-0.13455	0.02337	-0.16713	0.05345	-0.42591	0.07057		
10	STDHUM	0.31460	-0.33435	0.50057	-0.12664	0.40091	0.16804	0.81259	0.11511	0.57462	0.61759		
11	SUMHUMP	0.03017	-0.17064					0.26913	0.25381				
12	MHRMD	-0.11235	0.13013	-0.23250	0.03916	-0.40299	-0.04457	-0.23222	-0.03652	-0.06642	0.14582	-0.32016	-0.33722
13	MHRMIND	0.00191	0.04570	0.13650	0.23494	0.26644	0.02893	0.15682	0.24153	0.25206	0.42914	1.13915	0.87683
14	MHRMAXD	0.03605	0.03879	0.40889	0.29585	0.77796	0.06632	0.51284	0.30949	0.45257	0.33369	0.04030	0.19905
15	MRANGOHR	0.04588	-0.02087	0.33560	0.02369	0.62769	0.04352	0.44406	0.03159	-0.70080	-0.51276		
16	MDESVDHR	-0.12368	0.07930	-0.52105	-0.29549	-0.82127	-0.10122	-0.54445	-0.53741				
17	MSHR40D	0.24270	-0.26016	0.28064	-0.09967	0.56807	0.10107	0.26031	0.02300	0.35456	-0.13348	0.25546	0.31776
18	MSHR70D	-0.15338	0.14077	0.21665	0.20643	-0.08314	-0.18816	0.08687	-0.02832	0.00900	0.42270	-0.07751	-0.04800
19	MSHR100D	-0.10079	0.11900	-0.27783	-0.01858	-0.34665	0.00579	-0.20964	-0.00927			-0.17511	-0.23826
20	MTMD					0.28745	0.04287	-0.01036	-0.00195	0.25240	0.23549		

21	MTMIND	0.09704	-0.11422			-0.14709	-0.01907	-0.34434	-0.22860	-0.38985	-0.16201	0.23165	-0.05975
----	--------	---------	----------	--	--	----------	----------	----------	----------	----------	----------	---------	----------

Cuadro A1. Continuación.

22	MTMAXD							0.02916	0.03710	-0.16857	-0.04600		
23	MRANGOT	-0.16289	0.10429	0.01700	-0.00315	-0.05415	0.01246	0.24580	0.18266	0.05700	0.05014	0.09666	-0.03712
24	MDESVDT			0.00429	0.07367	-0.03830	0.01966			0.22974	0.29625	0.34627	0.30885
25	MSTMN22			-0.19266	0.03535	-0.20823	-0.00362	0.00097	0.03576	-0.44655	-0.29669	-0.15199	-0.11981
26	MST22_24	-0.09586	0.18663	0.06776	0.15954	0.05770	-0.09142	0.13791	-0.07063	0.01347	0.20798	-0.28148	0.11594
27	MST24_26	0.05591	-0.03650	0.05766	-0.12980	-0.33669	-0.01975			0.38326	-0.04054	-0.30543	-0.31687
28	MST26_28	0.00905	0.09446	0.15007	0.15401	0.49574	-0.03434	0.37374	0.25500	0.39464	0.16708	0.10344	0.39045
29	MST28_30			-0.06246	-0.35483			-0.14263	0.04802	0.06346	-0.28376	0.16207	-0.22370
30	MST30_32	0.25010	-0.26189			0.19150	0.17569	0.01008	0.08435	-0.06299	0.58737		
31	MST32_34			0.01741	0.27407					0.26389	-0.29596		
32	MST34_36	-0.03389	-0.07119			0.22793	-0.03345			-0.16404	0.46922	-0.16683	-0.25825
33	MST36_38									-0.19969	-0.39833		
34	SLLUVIAPER					0.28571	0.13064						
35	MDLLUVIAP					0.28573	0.13064			0.25566	-0.03127		
36	MDLLUVIAMAXP					-0.33095	0.05805	0.00314	-0.20345	0.25568	-0.03126		
37	MDESVDLLUVIAP					0.01783	0.09451						
38	MHVLP	0.02398	0.19354	0.51597	0.44634	0.47493	0.08675	0.22935	0.27171	0.12954	0.49410	0.23563	0.38644
39	MAXHVLP			-0.43320	-0.32766	-0.25118	-0.19820			0.02670	-0.55918	-0.30647	-0.23812
40	DESVELP	0.24020	-0.06972	0.28641	0.16723							-0.10532	0.15235

Suma de
cuadrados
de
residuales

927.65	2.93	153.40	6.58	66.00	2.52	39.98	2.18	11.27	0.56	1.79	0.23
--------	------	--------	------	-------	------	-------	------	-------	------	------	------

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.

Cuadro A2. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones con sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60		EET 8	ICS 1		ICS 95		CCN 51			
Factores utilizados		10	8		10	9		11		7			
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	91.63	92.84		89.33	94.44		93.21		93.11			
	Variables dependientes	53.17	60.49		53.46	45.78		58.58		44.28			
Variable**		Parámetros											
		Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
1	MEANPARM	0.02496	-0.28268							0.30713	0.01591	-0.09221	-0.01934
2	MINPARM	-0.00252	-0.22415	-0.35955	0.06148	-0.25135	0.26057			-0.04677	0.20016		
3	MAXPARM	0.14571	0.02819	0.11939	0.14904					-0.12908	0.20936	-0.10134	-0.06339
4	STDPARM	0.12496	-0.14307	0.08586	0.06481					0.24422	0.14543	-0.12044	-0.03392
5	RANGEPARM	0.14559	0.02903	0.12067	0.14867					-0.12881	0.20840	-0.09912	-0.06271
6	MHUMD	-0.09536	-0.07075			0.17892	0.14867	0.06811	0.04543	0.46810	0.21968	0.13862	0.05863
7	MINHUM	0.19920	-0.00024			-0.13945	-0.17341			-0.05316	-0.12805		
8	MAXHUM	-0.22485	-0.17548					0.06322	0.07746	-0.86595	-0.25874		
9	RANGOUM	-0.38903	-0.17993	-0.31273	-0.39343	-0.61707	-0.00315	0.04099	0.11425	-0.84661	-0.16386	-0.02280	-0.03555
10	STDHUM	0.72786	0.33867	0.37497	0.24929	0.60098	0.14070	0.43847	0.42711	1.01055	0.34051	0.42063	0.12591
11	SUMHUMP	-0.09533	-0.07073			0.17893	0.14867	0.06814	0.04545	0.46813	0.21967		
12	MHRMD	-0.24356	0.05096	-0.20052	-0.01530	-0.17694	0.05217	-0.24034	-0.21224	-0.20157	-0.00175		
13	MHRMIND	0.06565	0.16039	-0.09260	0.09713	0.20546	0.07756	0.31848	0.26851	0.00070	0.02893		
14	MHRMAXD	0.38160	0.11764	0.07660	0.12921	0.43467	0.02278	0.67323	0.55787	0.16223	0.08732		
15	MRANGOHR	0.41252	-0.09834	0.25303	0.01915	0.25957	-0.09388	0.40172	0.32548	0.21907	0.07204	0.17875	0.08650
16	MDESVDHR	-0.17629	-0.17301	-0.18043	-0.27956	-0.43935	-0.05341	-0.58272	-0.47445	-0.51814	-0.10207	0.00099	0.08917
17	MSHR40D	0.38501	-0.11986	0.23413	0.06871	0.26068	0.00215	0.17324	0.18512	0.22222	0.05718		
18	MSHR70D	0.03357	0.03590	-0.01078	-0.21455	0.21464	-0.11297	0.29800	0.16869	-0.18871	0.02678		
19	MSHR100D	-0.27021	0.06740	-0.15997	0.03451	-0.28436	0.03527	-0.22080	-0.17674	-0.07772	-0.04355		
20	MTMD											0.03629	-0.08185
21	MTMIND	-0.09862	0.01250	-0.18380	-0.21206	-0.29145	-0.02738	-0.31921	-0.18425	0.07040	-0.12211	-0.05097	-0.06948
22	MTMAXD	-0.20004	0.11952									0.01517	-0.07291

Cuadro A2. Continuación.

23	MRANGOT	-0.15839	0.12348	-0.05794	0.07763			-0.02854	-0.01972			0.04830	-0.03691
24	MDESVDT			-0.27216	-0.08809	0.43437	0.48470	0.29766	0.29333			0.06797	-0.03751
25	MSTMN22			-0.05026	-0.00701	-0.37058	-0.12797			0.06996	-0.01858	0.12664	0.13995
26	MST22_24	0.20474	0.14616	0.20365	-0.14317	0.32294	0.02687	0.13149	0.40083	-0.35828	0.15497	0.00269	-0.08945
27	MST24_26	-0.11776	0.01838	0.43920	0.29237	0.46303	-0.31006			-0.15912	-0.53238		
28	MST26_28					0.23148	0.10890	0.27971	0.05609	0.11671	0.37800	0.08007	0.28618
29	MST28_30	-0.21108	-0.18281							-0.07241	0.10085	-0.29182	-0.25957
30	MST30_32	-0.10888	-0.10871							-0.25713	0.34453	0.42997	-0.04404
31	MST32_34	-0.10451	0.46882									-0.36116	-0.09011
32	MST34_36	-0.35615	-0.22319			-0.78223	0.03129	0.30058	0.36307	-0.10400	-0.15876	0.30475	0.05175
33	MST36_38			-0.30905	-0.04684	0.18473	-0.12249	-0.08842	-0.42198	0.26579	0.10398		
34	SLLUVIAPER					0.03435	0.13441	-0.11326	-0.14328				
35	MDLLUVIAP					0.03438	0.13441	-0.11326	-0.14328				
36	MDLLUVIAMAXP					-0.14201	-0.08947	0.09498	0.09385				
37	MDESVDLLUVIAP					0.12989	-0.01847	0.17816	0.13440				
38	MHVLP	0.13699	0.29560	0.37184	0.18384	0.41393	0.30270	0.23536	0.14034	-0.18754	0.19579		
39	MAXHVLP	0.04791	-0.27669			-0.32660	-0.53150	-0.41780	-0.42751	0.17549	-0.28264		
40	DESVELP	0.21025	0.23546	0.00087	-0.06034	0.26533	0.05664	0.39241	0.35742	0.24636	0.37453		
	Suma de cuadrados de residuales	143.37	0.45	42.50	8.48	8.37	0.71	3.90	2.41	1.60	0.64	4.03	0.03

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de catorce días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.

Cuadro A3. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones sin sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60		EET 8	ICS 1		ICS 95		CCN 51			
Factores utilizados		10	10		11	10		11		13			
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	92.64	92.74		94.61	94.64		94.63		99.05			
	Variables dependientes	50.8	67.53		59.47	70.48		59.62		57.76			
		Parámetros											
Variable**		Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
1	MEANPARAM	0.04226	0.11389	-0.04038	-0.29491			-0.01859	0.06304	0.05748	0.01961		
2	MINPARAM	-0.24713	0.10479	-0.52225	-0.12788	-0.38629	-0.37296	-0.44253	-0.09612	-0.51650	0.21434	0.13267	-0.36762
3	MAXPARAM	0.24883	0.15963	-0.08791	-0.24378	-0.14048	-0.00077	-0.09548	0.02902	-0.26171	-0.05064		
4	STDPARAM	0.21678	0.15863	0.04821	-0.29170			0.01258	0.04156	-0.01474	0.07403		
5	RANGEPARAM	0.24931	0.15922	-0.08643	-0.24328	-0.13935	0.00025	-0.09422	0.02925	-0.26013	-0.05118		
6	MHUMD	-0.27579	-0.14037							-0.07127	-0.02551		
7	MINHUM	0.05640	-0.16612	0.47120	0.01256	0.58488	0.25505	0.25377	0.20344	0.47904	0.60604		
8	MAXHUM			-0.10353	-0.15557	0.06555	-0.45358	-0.33394	-0.05332	0.17156	0.22852	-0.11627	-0.56804
9	RANGOUM	-0.33608	-0.18040	-0.38984	-0.16850	-0.28312	-0.62231	-0.49777	-0.17724	-0.10994	-0.12721	-0.41603	-0.68828
10	STDHUM	0.50244	-0.27098	0.81276	0.04450	0.60244	0.56750	0.87163	0.06185	0.49277	0.61205	0.09562	0.73800
11	SUMHUMP	-0.27578	-0.14038					-0.17323	0.06966	-0.07129	-0.02552		
12	MHRMD	-0.35017	0.00516	-0.20654	0.13873	-0.22568	-0.04085	0.11438	0.18465			-0.03174	-0.00181
13	MHRMIND	0.18995	0.15995	0.00591	0.25454			0.28130	0.13792	-0.07425	0.02328	0.60062	0.47969
14	MHRMAXD	0.65242	0.31829	0.20658	0.19453	0.23405	-0.00366			0.00185	0.21760	0.26018	0.10572
15	MRANGOHR	0.59575	0.18038	0.27749	-0.14667	0.26370	-0.10977	0.20364	-0.11086	0.12423	0.26434	-0.62223	-0.63881
16	MDESVDHR	-0.72044	-0.24431	-0.43053	-0.24512	-0.31135	-0.28299	-0.51172	-0.31979	-0.29519	0.12829	0.07566	0.03776
17	MSHR40D	0.46101	-0.04726	0.17509	-0.23127	0.32576	0.13502	0.20845	-0.10386	0.10921	-0.09499	0.25475	0.16123
18	MSHR70D	0.20989	0.17412	0.39407	0.23263	0.01630	-0.47361	0.10467	0.01669	0.33566	0.46745	-0.23161	0.01791
19	MSHR100D	-0.38856	-0.03113	-0.27610	0.06609	-0.22672	0.07756	-0.18030	0.06244	-0.21149	-0.11832	-0.12443	-0.16984
20	MTMD							0.00550	-0.03701				
21	MTMIND	-0.03544	-0.15660	-0.03598	0.01800	-0.04752	0.13911	-0.17727	-0.13824	-0.07672	-0.27472		
22	MTMAXD							-0.03600	-0.02622	-0.04392	-0.07698		

Cuadro A3. Continuación.

23	MRANGOT	0.04226	0.11389	-0.04038	-0.29491			-0.01859	0.06304	0.05748	0.01961		
24	MDESVDT	-0.35560	-0.13768	-0.07431	0.16626			-0.03743	-0.02264	0.03041	0.20092		
25	MSTMN22	0.04834	0.08890	-0.03902	-0.01386	-0.05136	-0.10273	-0.09014	0.07663	-0.15011	-0.01307	-0.26619	-0.31531
26	MST22_24	-0.16792	0.09995	0.02325	-0.04617	-0.08790	-0.23266	-0.00623	-0.26167	-0.12751	0.30865	-0.64230	-0.21424
27	MST24_26	0.22775	-0.09182	0.04361	0.01842	0.00702	0.14317			0.28913	-0.35305		
28	MST26_28	-0.08377	0.11269	-0.11466	-0.13367	-0.02510	-0.07398	0.28657	0.20760	-0.14292	-0.05749	-0.14985	0.05832
29	MST28_30	0.32049	-0.03339	0.26597	-0.38131			0.12156	0.10129	0.37099	-0.31182		
30	MST30_32	-0.24562	-0.29389	-0.12425	-0.25603	-0.03463	0.23861	-0.17736	-0.12209	-0.07306	0.37439	-0.44812	-0.42598
31	MST32_34	-0.25525	0.01682	0.01400	0.67678	-0.13493	-0.16864	0.09688	0.08461	0.20553	-0.17255		
32	MST34_36					0.21578	0.03676	-0.09526	-0.09652	-0.17274	0.15060		
33	MST36_38			-0.31119	-0.29188	-0.40631	-0.14616			-0.15366	-0.60401		
34	SLLUVIAPER	0.15059	0.01777			0.03867	0.30771	0.03740	-0.05195	0.09264	-0.11875	-0.09586	0.06407
35	MDLLUVIAP	0.15059	0.01777			0.03866	0.30771	0.03738	-0.05196	0.09264	-0.11874		
36	MDLLUVIAMAXP	-0.29185	-0.14975			-0.06155	0.08837	-0.09398	-0.13191	-0.03945	0.06935		
37	MDESVDLLUVIAP					0.06355	0.14564	0.10716	-0.07236	0.13748	0.01254		
38	MHVLP	0.15790	0.29712	0.34223	0.16851	0.18593	-0.34534	0.25044	0.06617	0.37710	0.08168	-0.68531	-0.16996
39	MAXHVLP	-0.05934	-0.22864	-0.25764	-0.08124	-0.31434	-0.02516			-0.00222	-0.36731	-0.48731	-0.43076
40	DESVELP	0.29277	0.10894	0.27386	0.10238	0.19297	-0.09609	0.02711	-0.06777	0.02144	0.23401	0.55935	0.62693
	Suma de cuadrados de residuales	885.39	2.87	136.53	3.41	61.22	2.55	37.20	1.46	9.05	0.49	1.84	0.17

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de veintiún días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.

Cuadro A4. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones con sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60		EET 8	ICS 1		ICS 95		CCN 51			
Factores utilizados		10	12		12	11		11		12			
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	94.84	97.37		96.6	94.62		94.53		97.47			
	Variables dependientes	71.1	82.6		68.15	62.79		62.52		53.04			
		Parámetros											
Variable**		Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
1	MEANPARAM	-0.12222	-0.32488									-0.18413	-0.14504
2	MINPARAM	-0.16385	-0.32779	-0.61798	-0.23115	-0.40108	-0.03513	-0.09136	0.33920	-0.51962	0.07814	-0.21052	-0.18760
3	MAXPARAM	0.04683	0.03777	0.19167	0.32363			-0.34614	-0.22193	0.00458	0.15829	-0.37347	-0.21661
4	STDPARAM	0.01089	-0.10066					-0.35629	-0.20145	0.25308	0.12004	-0.29890	-0.25028
5	RANGEPARAM	0.04724	0.03864	0.19323	0.32405			-0.34569	-0.22273	0.00599	0.15797	-0.37271	-0.21591
6	MHUMD	-0.09318	0.04276	-0.06387	0.17029	-0.03213	0.18957	0.15683	0.42213	0.03483	0.24084	0.29003	-0.01303
7	MINHUM	0.34360	0.13062	0.37710	0.20020	0.16910	0.17437	0.32288	0.29457	0.51302	-0.01883	0.02706	0.13091
8	MAXHUM	-0.24761	-0.56882	-0.05556	-0.58944			0.01627	0.12663	-0.22419	-0.32722	-0.16471	0.32499
9	RANGOUM	-0.46234	-0.66688	-0.28375	-0.72997	-0.75633	-0.61251	-0.17690	-0.04574	-0.53977	-0.32725	-0.18664	0.25768
10	STDHUM	0.76204	0.64167	0.53572	0.86919	0.43192	0.65748	0.72385	0.62417	0.93956	0.59065	0.61660	0.25595
11	SUMHUMP	-0.09319	0.04275	-0.06390	0.17026	-0.03217	0.18957	0.15684	0.42214	0.03481	0.24083	0.29007	-0.01305
12	MHRMD	-0.18330	0.04712	-0.21841	-0.07910	-0.18912	0.10829	-0.07316	-0.09339	-0.20906	-0.06808		
13	MHRMIND	0.09899	0.23445	-0.12741	0.10406	0.24804	-0.04706	0.33349	0.11490	-0.00284	-0.01769		
14	MHRMAXD	0.19828	0.05633	-0.01559	0.09076	0.41677	-0.20507	0.38846	0.25637	0.12712	0.03844		
15	MRANGOHR	0.11345	-0.30584	0.18714	-0.04432	0.17297	-0.20794	-0.00641	0.16814	0.18137	0.08242	0.16019	0.11005
16	MDESVDHR	-0.32998	-0.37406	-0.24569	-0.42443	-0.67848	0.11695	-0.57340	-0.12917	-0.48413	-0.17959	-0.39946	0.19791
17	MSHR40D	0.27834	-0.03046	0.26954	0.17844	0.32089	-0.20453	-0.08046	0.03775	0.18187	0.08276		
18	MSHR70D	0.02826	-0.09170	0.11576	-0.27875	0.07239	0.05763	0.48471	0.31746	0.13492	-0.03232		
19	MSHR100D	-0.20047	0.05744	-0.23793	-0.02372	-0.26235	0.10133	-0.13000	-0.14426	-0.17763	-0.04326		
20	MTMD											0.31265	0.29966
21	MTMIND	0.10379	0.02373			0.21772	-0.05786	-0.13904	-0.17239	0.05753	-0.05118	0.01930	0.21664
22	MTMAXD							0.19534	0.39948			0.12767	0.23553

Cuadro A4. Continuación.

23	MRANGOT			-0.12006	0.21976					0.44095	0.30770	0.13265	0.13868
24	MDESVDT			-0.31439	-0.02930	-0.31952	0.53440					-0.06598	0.31889
25	MSTMN22					-0.11965	-0.22298	-0.02898	-0.00574	-0.02363	-0.06569		
26	MST22_24	-0.24132	0.15188	-0.20700	0.19899	-0.38179	0.21796	-0.28240	0.13587	0.11753	0.29548	-0.25370	0.10512
27	MST24_26			0.25928	-0.43661	0.36396	-0.69387	0.23332	-0.34076	-0.15042	-0.60780	-0.01341	-0.67497
28	MST26_28	-0.02586	-0.00342	0.13490	0.38537	-0.11622	0.45114	-0.13856	-0.43074	-0.02958	0.26370	-0.20823	0.87379
29	MST28_30	0.32439	-0.07410	0.28536	0.33050					0.23966	0.06921	-0.18589	0.22212
30	MST30_32	-0.17615	-0.18266	-0.14773	-0.15941	-0.27621	0.32526			-0.53260	0.19655	0.36819	0.29326
31	MST32_34	-0.00272	0.41593									-0.22238	0.44367
32	MST34_36			-0.37910	-0.19379	0.06464	-0.08721	0.69485	0.51879	-0.37771	-0.12357	0.64418	-0.68124
33	MST36_38			-0.05152	0.03471	-0.27712	-0.38075	-0.41044	-0.82370	0.05489	-0.04099	-0.64240	0.06007
34	SLLUVIAPER							-0.25357	-0.18775			-0.08751	-0.05283
35	MDLLUVIAP							-0.25358	-0.18776			-0.08750	-0.05282
36	MDLLUVIAMAXP							0.11828	0.02470			-0.01318	0.04193
37	MDESVDLLUVIAP							0.10917	-0.00035			0.14239	-0.00410
38	MHVLP	0.06173	0.19341	0.71240	0.37912	0.22242	0.19113	0.14555	0.07775	0.24020	0.34400		
39	MAXHVLP	0.24639	-0.33757			-0.26428	-0.38034	-0.37739	-0.36704	-0.04823	-0.50715	-0.02978	0.22937
40	DESVELP	0.28975	0.32442	-0.16127	-0.13880	0.35326	-0.00679	0.37922	0.39955	0.17778	0.45210		
	Suma de cuadrados de residuales	102.39	0.28	31.26	7.30	8.62	0.66	2.51	1.83	1.84	0.51	5.19	0.05

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de veintiún días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.

Cuadro A5. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones sin sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60		EET 8	ICS 1		ICS 95		CCN 51					
Factores utilizados		11	13		11	12		11		8					
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	93.37	98.12		95.38	98.68		97.47		93.76					
	Variables dependientes	59.46	71.08		59.70	80.04		58.45		49.65					
		Parámetros													
Variable**			Cojines		Yemas		Cojines		Yemas		Cojines		Yemas		
	1	MEANPARAM	0.06245	0.23501	-0.12767	-0.36430	-0.14599	-0.18743	-0.23678	-0.01799	-0.08996	0.04419			
2	MINPARAM	0.08405	0.40464	-0.32691	-0.14276	-0.31762	-0.15621	-0.33786	0.20463	-0.55167	-0.19991				
3	MAXPARAM	0.21001	0.25423	0.18172	-0.20696	-0.08802	-0.01716	-0.06989	-0.04638	-0.10583	0.01960				
4	STDPARAM	0.19728	0.24489	0.18214	-0.44389	-0.04190	-0.01683	-0.07105	-0.04163	-0.02765	0.15823				
5	RANGEPARAM	0.20963	0.25293	0.18248	-0.20634	-0.08707	-0.01671	-0.06887	-0.04688	-0.10423	0.02012				
6	MHUMD	-0.19833	-0.15550			0.18949	0.08055			-0.00955	-0.21914				
7	MINHUM	-0.01016	-0.07414												
8	MAXHUM	0.26211	-0.13852			0.33251	-0.05758					-0.13156	-0.26286		
9	RANGOUM	0.29114	-0.11355	-0.20380	0.06913	-0.03093	-0.47211					0.05534	-0.15927		
10	STDHUM	0.23449	-0.26488	0.66348	-0.03599	0.36624	0.44485	0.47733	-0.10634	0.36898	0.50463				
11	SUMHUMP	-0.19830	-0.15549	0.00774	0.05192	0.18950	0.08055			-0.00954	-0.21914				
12	MHRMD	-0.21580	0.08377	-0.25268	0.18789	-0.27281	-0.11532	-0.22152	0.07802			0.01649	0.04147		
13	MHRMIND	0.07129	0.21096	0.10629	0.31595	-0.01346	0.12452	0.14089	0.32874			0.17759	0.17707		
14	MHRMAXD	0.42586	0.39245	0.52455	0.19169	0.19287	0.07811	0.41995	0.31808	-0.18152	0.28609	0.03356	0.00887		
15	MRANGOHR	0.48697	0.19770	0.56784	-0.27141	0.29956	-0.10335	0.35819	-0.11240	0.15335	0.25062	-0.25885	-0.29334		
16	MDESVDHR	-0.55655	-0.31919	-0.87137	-0.20188	-0.37897	-0.55426	-0.84225	-0.72720	-0.21695	-0.13388	-0.24913	-0.26180		
17	MSHR40D	0.18727	-0.18514	0.13609	-0.37491	0.27621	0.15035	0.16140	-0.22044			0.02850	-0.02298		
18	MSHR70D	0.56193	0.40709	0.80030	0.49930	0.20616	-0.28548	0.34813	0.16257	0.32095	0.34097	-0.25789	-0.14346		
19	MSHR100D	-0.33251	-0.02116	-0.39381	0.06832	-0.26148	0.00090	-0.24717	0.06852			0.07615	0.06701		
20	MTMD					0.19610	0.32543	0.12410	0.15289			0.13212	0.05276		
21	MTMIND	-0.15225	-0.20793	-0.07958	0.04922	-0.12964	0.14040	-0.21004	-0.03038	-0.08094	-0.01219	0.02126	-0.09520		
22	MTMAXD							0.12436	0.11309						

Cuadro A5. Continuación.

23	MRANGOT	0.07596	0.16397	0.20801	0.02720			0.27244	0.15131				
24	MDESVDT			0.11610	0.21893	0.20580	0.17406	0.07045	0.00234	0.03954	0.22572		
25	MSTMN22	-0.05894	0.03258	-0.29467	-0.07260	-0.10571	-0.19093	-0.15997	-0.00741	-0.15976	-0.20804	0.06260	0.06175
26	MST22_24	-0.24082	0.06764	-0.19541	-0.16762	-0.31902	-0.43552	-0.09648	-0.52077	-0.23941	0.30925	-0.44459	-0.20725
27	MST24_26	0.00621	-0.23418	0.01087	-0.07365	-0.07583	-0.11160			0.34236	-0.37424		
28	MST26_28	0.44326	0.35059	0.50063	0.10887	0.44779	0.53095	0.70865	0.24778	0.14308	0.48396	0.19905	0.34448
29	MST28_30	0.79496	0.26105	0.95362	-0.17592	0.29913	0.30543	0.30389	0.46392	0.37927	-0.25421		
30	MST30_32	-0.15380	-0.37833	-0.02782	-0.15132	0.10714	0.51462	-0.06694	-0.34434	-0.18187	0.31056	-0.21612	-0.29231
31	MST32_34			-0.05240	0.64101	-0.10835	-0.24174	-0.04634	0.22253	0.13696	-0.08106		
32	MST34_36	0.07837	0.09992	-0.13100	0.07526	0.25676	0.08259	0.03520	0.21014	-0.02831	0.19204	0.15638	0.13067
33	MST36_38	-0.09715	0.13695	0.18201	-0.27559	-0.26322	0.28840	-0.02578	-0.09041	-0.27726	-0.38256	-0.12024	0.11148
34	SLLUVIAPER	0.02174	0.03083			0.04231	0.29838	0.19205	0.09900			-0.13075	-0.07327
35	MDLLUVIAP	0.02173	0.03082			0.04229	0.29836	0.19201	0.09899			-0.13075	-0.07327
36	MDLLUVIAMAXP	-0.34192	-0.14647	0.00392	-0.42528	-0.13143	0.03498	-0.38626	-0.39923			0.00122	-0.03297
37	MDESVDLLUVIAP	-0.12391	-0.03877			-0.03817	0.07817	-0.01907	-0.22133			-0.01916	-0.00989
38	MHVLP	0.42542	0.30805	0.45182	0.19731	0.50878	0.06500	0.63312	-0.06635	0.19368	0.07870	0.06228	0.21801
39	MAXHVLP	0.06876	-0.14174	-0.09642	-0.08860	-0.24221	-0.17101	-0.11505	0.04024	0.01592	-0.54017	-0.30663	-0.21699
40	DESVELP	0.13724	-0.05819	0.39613	0.14129	0.29540	-0.07865			0.19612	0.54423		
Suma de cuadrados de residuales		898.07	3.17	118.37	5.54	40.12	2.81	34.56	1.14	8.70	0.50	1.39	0.15

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de veintiocho días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.

Cuadro A6. Parámetros de los modelos de predicción del número de escobas de bruja formadas en diferentes clones con sombreado, calculados mediante regresión por mínimos cuadrados parciales, para datos escalados y centrados*.

Clon		SCC 61	ICS 60	EET 8	ICS 1	ICS 95	CCN 51
Factores utilizados		11	12	10	12	9	12
Varianza explicada por cada factor	Efectos del modelo	96.96	96.91	94.87	97.49	93.49	96.68
	Variables dependientes	74.15	79.55	59.92	63.12	51.75	59.99

		Parámetros											
Variable**		Cojines		Yemas		Cojines		Yemas		Cojines		Yemas	
		Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas	Cojines	Yemas
1	MEANPARAM	0.11840	-0.05943	-0.03722	-0.03401					0.03607	0.06557	-0.25071	-0.04853
2	MINPARAM	-0.06228	-0.13329	-0.53020	0.11046			-0.15861	0.10655	-0.10840	0.07547	-0.30122	-0.13896
3	MAXPARAM	0.19897	0.16749	0.11391	0.38012					0.06617	0.31757	-0.14670	-0.14281
4	STDPARAM	0.11374	-0.00329	0.08982	0.17665					0.08056	0.06230	-0.20081	-0.14496
5	RANGEPARAM	0.19899	0.16772	0.11525	0.37948					0.06641	0.31710	-0.14571	-0.14230
6	MHUMD	-0.43165	-0.20267	-0.03179	0.27611	-0.02626	0.03254			0.03642	0.17358	0.28650	0.15451
7	MINHUM			0.10079	-0.17786	-0.09308	-0.12772	-0.01213	0.12335	0.35838	-0.19387	0.15606	0.00860
8	MAXHUM	0.37517	-0.05674	0.02396	-0.46925			0.20364	0.54497			0.11984	-0.02199
9	RANGO HUM	-0.45302	-0.40379	-0.02495	-0.42182	-0.21282	-0.10042	0.22834	0.53206	-0.07593	-0.08916	0.05164	-0.02835
10	STDHUM	0.53161	0.14831	0.26398	0.52127			0.32154	0.10182			0.74793	0.11897
11	SUMHUMP	-0.43163	-0.20266	-0.03179	0.27612	-0.02623	0.03254			0.03642	0.17359	0.28650	0.15452
12	MHRMD	-0.21055	0.01083	-0.22610	-0.15717	-0.27726	0.06089	-0.11683	-0.05558	-0.11900	-0.15862		
13	MHRMIND	0.27120	0.28731	-0.17005	0.14806	0.37085	0.08605	0.10899	-0.10444	-0.04497	0.01721		
14	MHRMAXD	0.42001	0.17525	-0.15685	0.18027	0.81044	-0.04425	0.40938	0.00235	-0.08133	0.12093	0.44566	-0.00324
15	MRANGOHR	0.13307	-0.24548	0.06915	0.00234	0.52016	-0.21212	0.39817	0.18384	-0.03881	0.14344	0.40955	0.09668
16	MDESVDHR	-0.67515	-0.46621	-0.17601	-0.46932	-1.26347	-0.11827	-0.38636	0.20714	-0.17682	-0.18211	-0.39125	0.31618
17	MSHR40D	0.13684	-0.04469	0.29763	0.25800	0.33435	-0.10195	-0.09339	-0.08240	0.20464	0.17449	-0.01035	-0.07050
18	MSHR70D	0.55394	0.10984	0.00152	-0.26288	0.16081	0.00578	0.54400	0.28321	-0.18999	0.03040	0.87703	-0.07577
19	MSHR100D	-0.30423	-0.01187	-0.20272	-0.08183	-0.30548	0.06600	-0.13260	-0.04723	-0.06582	-0.11962	-0.30850	0.08193
20	MTMD					0.51828	0.02194					0.14548	0.00625
21	MTMIND			0.04209	-0.00864	0.24309	-0.03115	-0.46278	0.02312	-0.25047	0.05588	-0.02932	-0.03508
22	MTMAXD											0.12702	-0.09183

Cuadro A6. Continuación.

23	MRANGOT			-0.09920	0.19732							0.16704	-0.08700
24	MDESVDT			-0.16481	0.07702	-0.29166	0.13350	-0.06896	0.11247			0.08151	0.04989
25	MSTMN22			-0.04669	-0.15409	-0.50443	0.03741	-0.00855	0.00399	0.09669	-0.05990	0.06128	0.04139
26	MST22_24	-0.31854	0.02432	-0.38285	0.06110	-0.63686	-0.16294	-0.02527	0.20817	-0.19145	-0.03715	-0.03472	-0.15501
27	MST24_26	0.13532	-0.10675	0.35993	-0.68657	-0.29574	-0.10062	0.09433	-0.67027	-0.11591	-0.80008	-0.20556	-0.02036
28	MST26_28	0.60815	0.49794	0.31984	0.83148	0.20210	0.20636	-0.25164	0.19655	0.19731	0.59520	-0.15693	0.25940
29	MST28_30	0.75468	0.03657	0.28213	0.59165							0.25690	-0.25320
30	MST30_32	-0.20842	-0.09685	-0.15552	0.15203	-0.49856	0.06673	-0.54414	0.07902	-0.28709	0.28203	0.24658	0.22816
31	MST32_34											-0.18064	0.03480
32	MST34_36	0.88588	0.37236	-0.19082	0.04601	0.59719	-0.03020	0.17561	0.11808	0.08704	-0.25745	0.17382	-0.30454
33	MST36_38	-0.27827	0.20396	-0.14363	0.30717	-0.62334	0.05048	-0.22115	-0.37699	0.25143	0.29625	-0.42778	-0.00946
34	SLLUVIAPER			-0.00944	0.03392			-0.18058	-0.24819			-0.14642	0.01580
35	MDLLUVIAP			-0.00944	0.03391			-0.18060	-0.24820			-0.14645	0.01579
36	MDLLUVIAMAXP			0.02411	0.00901	-0.13603	-0.00456	-0.21849	-0.04605			-0.22735	-0.07354
37	MDESVDLLUVIAP			0.06574	0.05294	0.07817	-0.01484	-0.13278	-0.10112			-0.08798	-0.04277
38	MHVLP	0.29858	0.43112	0.50601	0.31285	0.46246	0.25781	0.50591	0.23425	0.15829	0.39084	0.41967	-0.49287
39	MAXHVLP	0.02135	-0.45160	-0.19439	-0.24968	-0.21398	-0.28200	-0.24913	-0.34910	-0.09230	-0.52084	-0.17241	0.36128
40	DESVELP	0.30091	0.24975	0.21951	0.22020	0.02129	0.11931	0.30294	0.47647	0.09620	0.62163	0.34375	0.12421
	Suma de cuadrados de residuales	72.32	0.40	27.64	8.59	5.80	0.75	2.69	1.83	2.13	0.47	3.25	0.04

* Modelo con intercepto igual a cero. Se modeló con datos climáticos de veintiocho días previos a cada fecha de evaluación de la enfermedad.

** Los nombres de cada variable están indicados en el Cuadro 2.