



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCION DE ENSEÑANZA E INVESTIGACION EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

Fisiología de semillas y efecto de la temperatura en la permeabilidad de las membranas celulares de hoja de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y su progenie

MARTHA ELVIRA MORALES SANTOS

T E S I S

PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL

PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MEXICO

2015

La presente tesis titulada: **"Fisiología de semillas y efecto de la temperatura en la permeabilidad de las membranas celulares de hoja de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y su progenie "** realizada por la alumna: **Martha Elvira Morales Santos**, bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

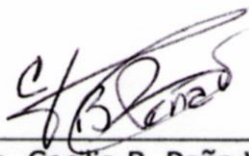
MAESTRA EN CIENCIAS

RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERA



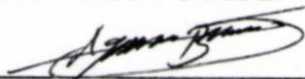
Dra. Cecilia B. Peña Valdivia

ASESOR



Dr. Josué Kohashi Shibata

ASESORA



Dra. Gisela Aguilar Benítez

ASESOR



M.C. Antonio García Esteva

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Diciembre de 2015

**FISIOLOGÍA DE SEMILLAS Y EFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA
PERMEABILIDAD DE LAS MEMBRANAS CELULARES DE HOJA DE FRIJOL
(*Phaseolus vulgaris* L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE**

Martha Elvira Morales Santos, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2015

RESUMEN

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) se caracteriza por la sensibilidad a las temperaturas extremas, lo que afecta el rendimiento. La fuente de tolerancia a los factores abióticos y bióticos podría encontrarse en los progenitores silvestres, los cuales deben caracterizarse. El objetivo del presente estudio fue caracterizar físicamente y fisiológicamente la semilla de frijol domesticado, silvestre y su progenie, y evaluar la respuesta al estrés por temperatura de las membranas celulares en hojas. La hipótesis es que existen características sobresalientes en la progenie respecto a los cultivares y hay un gradiente de tolerancia a las temperaturas extremas entre los tipos de frijol. En las semillas se evaluó: anchura, biomasa, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa, porcentaje de germinación y emergencia; en las hojas la estabilidad de las membranas celulares mediante la conductividad eléctrica e índice de daño por efecto de la temperatura (5 a 40 °C). Tres variantes silvestres, dos domesticadas y cinco selecciones de la progenie de un domesticado y un silvestre se incluyeron en el estudio que se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar. Los resultados se analizaron con ANDEVA y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey. En general las características físicas fueron relevantes entre las selecciones de la progenie respecto a los domesticados y silvestres. El índice de daño de Chihuahua (10 %) indicó que sus membranas celulares foliares son poco estables en frío, Durango Típico es sensible a las temperaturas extremas (frío y calor), Bayo Mecentral es menos sensible a las temperaturas cálidas que a las frías (13 % a 10°C), Negro Tacaná es sensible a las temperaturas extremas (10% a 5 y 40 °C), las cuatro selecciones de la progenie mostraron índices de daño entre 0 y 8 %, estabilidad alta a todas las temperaturas, y la selección 11.1 destacó por su tolerancia mayor al frío y al calor. Entre las variantes silvestres hay algunas menos afectadas por el calor, el frío o ambos respecto a las domesticadas y, a la vez, la progenie de frijol domesticado y silvestre es significativamente más tolerante a ambas condiciones que los progenitores.

Palabras clave: Biomasa de semillas, domesticación, silvestre, plasmalema, permeabilidad.

**SEEDS PHYSIOLOGY AND EFFECTS OF TEMPERATURE IN CELL
MEMBRANE PERMEABILITY IN LEAF OF WILD AND DOMESTICATED
COMMON BEAN (*Phaseolus vulgaris* L.) AND THEIR PROGENY**

Martha Elvira Morales Santos, M.C.
Colegio de Postgraduados, 2015

ABSTRACT

Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) is characterized by its sensitivity to extreme temperatures, which affects yield. The source of tolerance to abiotic and biotic factors may be found in the wild progenitors, which must be characterized. The objective of the present study was to characterize the seed of wild, domesticated beans and their progeny physically and physiologically, and to evaluate the response to stress by cell membranes in leaf temperature. The hypothesis is that there are outstanding characteristics in the progeny as regards cultivars and there is a gradient of tolerance to extreme temperature between bean types. In seeds: width, biomass, thickness, length, proportion of cotyledons, embryo axis and seed coat were evaluated, besides percentage of germination and emergence; in leaves the stability of membranes cell using effect of temperature (5 to 40 °C) electrical conductivity and damage index. Three wild variants, two domesticated and five selections of progeny of a domesticated and one wild were included in the study, which were developed with an experimental design completely at random. The results were analyzed with ANOVA and multiple comparisons of means with the Tukey test. In general the physical characteristics were relevant between the selections of the progeny from the domesticated and wild. The index of damage of Chihuahua (10%) indicated that their leaf cell membranes are little colds table, typical Durango is sensitive to extreme temperatures (hot and cold), Bayo Mecentral is less sensitive to warm temperatures than to cold (13% to 10 °C), Negro Tacaná is sensitive to extreme temperatures (10% to 5 and 40 °C), four selections of the progenies showed damage index between 0% and 8% high stability at all temperatures, and 11.1 selection highlighted by its higher heat and cold tolerance. Wild variants include some less affected by heat, cold or both with respect to the domesticated and, at the same time, the progeny of domesticated and wild bean is significantly more tolerant to both conditions than parents.

Keywords: Seed biomass, domestication, wild, plasmalemma, permeability.

A Dios (El Gran YO SOY)

A mis Padres y hermanos

AGRADECIMIENTOS

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT), por otorgarme el apoyo económico para realizar mis estudios.

Al Colegio de Postgraduados (COLPOS), especialmente a Recursos Genéticos y Productividad-Fisiología Vegetal y al Posgrado de Botánica.

A la Dra. Cecilia Beatriz Peña Valdivia, por su apoyo en todo momento y que con paciencia me enriqueció con su conocimiento, así como por concederme la oportunidad de ser mi guía en la presente investigación.

A la Dra. Gisela Aguilar Benítez y su familia, a quienes admiro, que me han brindado su apoyo, orientación, amistad, confianza y conocimiento incondicionales y que ha sido muy importante.

Al M.C. Antonio García Esteva, por su considerable ayuda brindada en el proceso de investigación, por sus valiosos consejos y provisiones, y el conocimiento que sin condición me otorgó.

Al Dr. Josué Kohashi Shibata, por la apreciable aportación de su conocimiento y enseñanza en la investigación.

A la M.C. Ana Bertha Galicia Jiménez, por el apoyo que me brindó y la provisión que me proporcionó en la realización de la presente investigación.

Agradezco al Dr. Oscar Ayala Garay, por el apoyo brindado para mi desarrollo profesional. Al Dr. Serafín Cruz Izquierdo y a los integrantes del Núcleo Académico del Posgrado de Botánica, Dr. Rodolfo García Nava, Dr. Daniel Padilla Chacón, Dr. Ebandro Uscanga Mortera, Dr. Carlos Trejo López, que contribuyeron en mi formación académica.

A mis compañeros y trabajadores.

CONTENIDO

	Página
RESUMEN	i
ABSTRACT.....	ii
AGRADECIMIENTOS.....	iv
LISTA DE CUADROS.....	viii
LISTA DE FIGURAS.....	ix
CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN	1
1.1 LITERATURA CITADA.....	3
CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA	8
2.1 Características botánicas del frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	8
2.2 El frijol como alimento nutracéutico.....	10
2.3 Origen e importancia del frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.).....	13
2.4 Efectos de factores bióticos y abióticos en frijol (<i>P. vulgaris</i> L.).....	16
2.5 Cambio climático y sus efectos en la agricultura.....	20
2.6 Variantes silvestres y su tolerancia a factores bióticos y abióticos	24
2.7 Variantes silvestres, domesticadas y líneas.....	26
2.8 Efecto de las temperaturas extremas en las membranas celulares de las plantas	28
2.9 LITERATURA CITADA.....	31
CAPÍTULO III. CARACTERIZACIÓN FÍSICA, DE GERMINACIÓN Y EMERGENCIA DE SEMILLAS DE FRIJOL (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE	45
3.1 RESUMEN	45
3.2 ABSTRACT	46
3.3 INTRODUCCIÓN	46

	Página
3.4 MATERIALES Y MÉTODOS	51
3.4.1 Material biológico	51
3.4.2 Variables evaluadas.....	51
3.4.3 Diseño experimental y análisis de resultados	54
3.5 Resultados y Discusión	54
3.5.1. Biomasa de las semillas	54
3.5.2. Proporción de cotiledones, eje embrionario y testa en las semillas	60
3.5.3. Dimensiones de las semillas	66
3.5.3.1. Anchura	66
3.5.3.2. Grosor.....	67
3.5.3.3. Longitud	67
3.5.4. Germinación y emergencia	69
3.6 CONCLUSIÓN	74
3.7 LITERATURA CITADA.....	76
CAPÍTULO IV. EFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA PERMEABILIDAD DE LAS MEMBRANAS CELULARES DE HOJAS DE FRIJOL (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE	82
4.1 RESUMEN	82
4.2 ABSTRACT	84
4.3 INTRODUCCIÓN	86
4.4 MATERIALES Y MÉTODOS	88
4.4.1 Material vegetal.....	88
4.4.2 Cultivo de las plantas.....	88
4.4.3 Evaluación de la conductividad eléctrica del medio	89
4.4.4 Cálculo del índice de daño.....	90

	Página
4.4.5 Diseño experimental y análisis de resultados	90
4.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	91
4.5.1 Conductividad eléctrica de tejido vivo	91
4.5.2 Conductividad eléctrica de tejido muerto	96
4.5.3 Índice de daño	102
4.6 CONCLUSIÓN	109
4.7 LITERATURA CITADA.....	109
CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL	115
5.1 LITERATURA CITADA.....	119
CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES.....	124

LISTA DE CUADROS

	Página
Cuadro 3.1. Variantes silvestres, domesticadas y progenies de frijol silvestre	53

LISTA DE FIGURAS

	Página
Figura 3.1. Semillas incluidas en el estudio.....	52
Figura 3.2. Biomasa de las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.....	56
Figura 3.3 Frecuencia de biomasa de las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) silvestre. (A) Chihuahua, (B) Durango Típico y (C) S13.....	57
Figura 3.4 Frecuencia de biomasa de las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) domesticado. (A) Bayo Mecentral y (B) Negro Tacaná.	59
Figura 3.5 Frecuencia de biomasa de las semillas de la progenie de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) domesticado (Negro Tacaná) y silvestre (S13). (A) 3.3, (B) 11.1, (C) 51b, (D) 53b y (E) 118b.....	61
Figura 3.6. Proporción relativa (%) de cotiledones, eje embrionario y testa en las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) silvestre, domesticado y progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13.....	65
Figura 3.7 Anchura de las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.	68
Figura 3.8. Grosor de las semillas de frijol (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.	70

- Figura 3.9.** Longitud de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.71
- Figura 3.10.** Germinación acumulada (25 ± 3 °C y obscuridad) de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes: Chihuahua (●), Durango Típico (●), S13 (●), Bayo Mecentral (■), Negro Tacaná (■), 3.3 (▲), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) y 118b (△).73
- Figura 3.11.** Emergencia acumulada (25 ± 3 °C y obscuridad) de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes: Chihuahua (●), Durango Típico (●), S13 (●), Bayo Mecentral (■), Negro Tacaná (■), 3.3 (▲), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) y 118b (△).75
- Figura 4.1.** Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestres (n = 6).93
- Figura 4.2.** Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticados (n = 6).94
- Figura 4.3** Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de la progenie de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).95
- Figura 4.4** Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestres (n = 6).98

Figura 4.5. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) domesticados(n = 6).....	99
Figura 4.6. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de la progenie de frijoles (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).....	100
Figura 4.7. Índice de daño (+ e. e.) en tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) silvestres (n = 6).....	104
Figura 4.8. Índice de daño (+ e. e.) de tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) domesticados (n = 6).....	105
Figura 4.9. Índice de daño (+ e. e.) de tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de progenies de frijoles (<i>Phaseolus vulgaris</i> L.) obtenidas del silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).....	106

CAPÍTULO I. INTRODUCCIÓN

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es originario de América y fue domesticado en el mismo continente (Blair *et al.*, 2012). La domesticación de las plantas es un proceso dirigido por los humanos, ya que los cultivares o variedades criollas actuales provienen de progenitores silvestres (Chacón *et al.* 2005; Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Delgado *et al.*, 2013; Hernández-López *et al.*, 2013). Así la base genética de las dos razas determinadas para *Phaseolus* (Mesoamericana y Andina) son los progenitores silvestres. Éstos se han estudiado parcialmente y se ha demostrado su variabilidad morfológica, bioquímica y fisiológica (Peña-Valdivia *et al.* 2012). A pesar de que la diversidad genética es la base para el mejoramiento genético, de acuerdo a Maxted *et al.* (2014), los parientes silvestres son utilizados incipientes en la mayoría de los casos; algunas excepciones son el arroz y el trigo. En el caso del frijol existe en México un gran acervo silvestre, que es un recurso desaprovechado de acuerdo con Peña-Valdivia *et al.* (2013).

Las poblaciones silvestres de varias especies, entre ellas del género *Phaseolus* están desapareciendo debido al crecimiento acelerado de la población mundial (Estrada *et al.*, 2007), pues la humanidad ha pasado de menos de mil millones de individuos en el año de 1750 a más de seis mil millones en el año 2000 (SINAVEF, 2009); esto ha impactado en la temperatura global, que por su incremento generalizado se ha reconocido como calentamiento global y ha modificado el clima mundial. Los climas extremos, que incluyen temperaturas altas y bajas representan una amenaza en la productividad de los cultivos (Hódar *et al.*, 2004).

El frijol se caracteriza por su rendimiento bajo (menor a 250 kg ha⁻¹) cuando la temperatura media durante el ciclo de desarrollo es menor a 18 °C o si se eleva a más de 27 °C (Masaya y White, 1991). En contraste, el rendimiento puede rebasar los 3 000 kg ha⁻¹ si la temperatura media durante el ciclo de desarrollo está entre 18 y 24 °C. Pero, de acuerdo con Peña-Valdivia *et al.* (1999 y 2002) la sensibilidad a las temperaturas extremas se debe a la combinación de varios factores

climáticos, edáficos y plagas, pues el cultivo en la mayoría de las regiones productoras se realiza en condiciones de secano (García-Esteva *et al.*, 2003). Entonces, ya que las poblaciones silvestres representan un acervo genético que podría utilizarse para mejorar los cultivares que se consumen actualmente, es primordial evaluar las características morfológicas y fisiológicas que determinan la tolerancia a factores ambientales fluctuantes (propios de su hábitat) y el rendimiento de esas poblaciones silvestres, ya que su estudio ha sido insuficiente (Aguirre *et al.*, 2003). Igualmente es necesario complementar la caracterización morfológica y calidad agronómica y alimenticia de las semillas silvestres (Peña-Valdivia *et al.*, 2011) y de la progenie de las cruzas de los cultivares con las poblaciones silvestres.

El estrés por temperatura es un factor abiótico que se expresa como una gama amplia de alteraciones de las plantas en las vías de regulación genética, bioquímica y fisiológica (Bita y Gerats, 2013), pues influye en los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas (Machado *et al.*, 2006). En el frijol el intervalo óptimo de temperatura media para su cultivo es entre 24 y 25 °C (Socorro y Martin, 1989). Cuando la temperatura ambiente alcanza 30 a 35 °C la respiración incrementa, la viabilidad del polen se reduce, el aborto de flores se incrementa y el llenado de vaina disminuye (Barrios-Gómez *et al.*, 2011; Devi *et al.*, 2013; Raven *et al.*, 1992; Singh *et al.*, 1997). Asimismo, los efectos de las temperaturas moderadamente bajas (1 a 5 °C) se han reconocido en todas las etapas de desarrollo de los cultivares de frijol. Por ello, la necesidad de generar cultivares tolerantes al frío y al calor se ha señalado.

Aunque la especie *P. vulgaris* se ha clasificado como termófila (Schoonhoven y Voysest, 1991), pues las heladas afectan el follaje, reducen el periodo reproductivo (Ayala *et al.*, 2006), provocan deshidratación (Peña-Valdivia *et al.*, 1994) y desencadenan cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y moleculares en las plantas (Shangera *et al.*, 2011). El nivel de daño por temperaturas extremas está en función de la intensidad, la etapa de desarrollo en

la que se encuentre la planta (Ayala *et al.*, 2006), la duración de exposición y la sensibilidad de las especies (Lukatkin *et al.*, 2012). Uno de los indicadores de resistencia a los factores abióticos, como las temperaturas extremas, es el daño a las membranas celulares, pues cuando la planta muestra este tipo de estrés el contenido celular es expulsado de las regiones subcelulares al citosol y de éste al exterior de la célula. La cuantificación del contenido celular expulsado refleja la integridad, estabilidad y funcionalidad de las membranas (Blum y Ebercon, 1981; Chakherman, *et al.*, 2009; Morales *et al.*, 2015).

El objetivo de la presente investigación fue evaluar variantes de frijol (*P. vulgaris* L.) silvestre, domesticado y la progenie de estos mediante las características morfológicas y fisiológicas de las semillas, como la germinación y emergencia y el efecto de la temperatura en la estabilidad de las membranas celulares de sus hojas.

1.1 LITERATURA CITADA

- Ayala G., O. J., J. M. Pichardo G., J. A. Estrada G., J. A. Carrillo S., y A. Hernández L. 2006. Rendimiento y calidad de semilla del frijol ayocote en el Valle de México. *Agricultura Técnica en México* 32(3): 313-321.
- Aguirre R., J. R., C. B. Peña-Valdivia, and J. S. Bayuelo-Jiménez. 2003. Morphology, phenology and agronomic traits of two wild Mexican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) populations under cultivation. *South African Journal of Botany* 69(3): 410-421.
- Barrios-Gómez, E. J., C. López-Castañeda, y J. Kohashi-Shibata. 2011. Relaciones hídricas y temperaturas altas en frijol del tipo Flor de Mayo. *Agronomía Costarricense* 35: 131-145.

- Bitá, C. E., and T. Gerats. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress-tolerant crops (Resumen). En línea: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3728475/> (Consulta: septiembre de 2015).
- Blair, M. W., A. Soler, and A. J. Cortés. 2012. Diversification and population structure in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). PloS ONE 7(11): 1-12.
- Blum, A., and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Science 21: 43-47.
- Chacón, S. M., I. B. Pickersgill, and D. Debouck G. 2005. Domestication patterns in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) and the origin of the Mesoamerican and Andean cultivated races. Theoretical Applied Genetic 110: 432-444.
- Chakherman, A. S., H. Mostafaei, A. Yari, M. Hassanzadeh, S. Jamaati-e-Somarin, and R. Easazadeh. 2009. Study of relationships of leaf relative water content, cell membrane stability and duration of growth period with grain yield of lentil under rain-fed and irrigated conditions. Research Journal of Biological Sciences 4(7): 842-847.
- Delgado H., E. H. Pinzón, M. Blair, y P. C. Izquierdo. 2013. Evaluación de líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de retrocruce avanzado entre una accesión silvestre y radical cerinza. Revista U. D. C. A. Actualidad y Divulgación Científica 16(1): 79–86.
- Devi, M. J., T. R. Sinclair, and S. E. Beebe. 2013. Comparison of common bean genotypes for nitrogen fixation tolerance to soil drying. Plant and Soil 364: 29-37.

- Estrada G., G. Guillén, J. E. Olivares, C. Díaz, X. Alvarado, y F. Sánchez. 2007. La transformación genética y genómica del frijol. *Biotecnología* 14: 281-290.
- García-Esteva, A., J. Kohashi-Shibata, G. A. Baca-Castillo, y J. A. S. Escalante-Estrada. 2003. Rendimiento y asignación de materia seca de una variedad de frijol en un sistema hidropónico y suelo. *TERRA Latinoamericana* 21(4): 471-480.
- Hernández-López, V. M., Ma. L. P. Vargas-Vázquez, J. S. Muruaga-Martínez, Hernández-Delgado, y N. Mayek-Pérez. 2013. Origen, domesticación y diversificación del frijol común. Avances y perspectivas. *Revista Fitotecnia Mexicana*. 36(2): 95-104.
- Hódar, J. A., R. Zamora, y J. Peñuelas. 2004. El efecto del cambio global en las interacciones planta-animal. En: Valladares, F. 2004. *Ecología del bosque mediterráneo en un mundo cambiante*. Ministerio de Medio Ambiente, EGRAF, S.A., pp. 461-478.
- Lukatkin, A., S., A. Brazaityte, C. Bobinas, and P., Duchovskis. 2012. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review. *Žemdirbystė=Agriculture* 9(2): 111-124.
- Machado N., N. B., M. R. Prioli, A. B. Gatti, and V. J. Mendes C. 2006. Temperature effects on seed germination in races of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Acta Scientiarum Agronomy* 28: 155-164.
- Masaya, P., and J. W. White. 1991. Adaptation to photoperiod and temperature. *In*: Schoonhoven A. V., y O. Voysest (eds.) *Common beans: Research for Crop Improvement.*, A. B. Intl. U. K. and CIAT, Cali, Colombia. pp. 445-500

- Maxted, N., S. Kell, and J. M. Brehm. 2014. Crop wild relatives and Climate Change. *In: Plant genetic resources and Climate Change* (eds) Jackson M., B. Ford-Lloyd, M. Parry. CAB International 2014. p.14.
- Morales R. A., A. Morales T., D. Rodríguez de S., y S. J. Rodríguez M. 2015. Estabilidad de la membrana celular para estimar tolerancia a la sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Avanzada Científica* 18: 1-9.
- Peña-Valdivia, C. B., L. del C. Lagunes E., and H. R. Perales R. 1994. Chilling effects on leaf photosynthesis and seed yields of *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 72: 1403-1411.
- Peña-Valdivia, C. B., E. del R. García H, I. Bernal-Lugo, and J. R. Aguirre R. 1999. Seed quality of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) after storage. *Interciencia* 24(1): 8-13.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2002. The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Seed Science and Technology* 30(2): 231-248.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. García N., J. R. Aguirre R., Ma. del C. Ybarra-Moncada, and M. López H. 2011. Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. *Chemistry & Biodiversity* 8(12): 2211-2225.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V. B. Arroyo-Peña. 2012. El frijol silvestre. Síndrome de domesticación. Editorial Colegio de Postgraduados. México. 206 p.

- Peña-Valdivia, C. B., C. Trejo L., R. Celis-Velázquez, y A. López O. 2013. Reacción del frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L.) a la profundidad de siembra. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4: 89-102.
- Raven, P., H., R. F. Evert, y S. E. Eichhorn. 1992. *Biología de las plantas*. Editorial Reverte S.A. España. 550 p.
- Shangera, G., S., S. H. Wani, W. Hussain, and N. B. Singh. 2011. Engineering cold stress tolerance in crop plants. *Current Genomics* 12: 30-43.
- Schoonhoven, A., V., and O. Voysest. 1991. *Common Beans. Research for Crop Improvement*. CAB International, Wallingford, UK, CIAT, Cali, Colombia. 980 p.
- SINAVEF (Sistema Nacional de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria). 2009. http://portal.sinavef.gob.mx/documentos/SINAVEF_CambioClimaticoYPlagas.pdf (Consulta: mayo de 2015).
- Singh, S., P. Gepts, and O. Voysest. 1997. *Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI: Bases para una estrategia para América Latina*. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) Cali, Colombia. 559 p.
- Socorro, M., y W. Martín. 1998. *Granos*. Instituto Politécnico Nacional. México. 318 p.

CAPÍTULO II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1 Características botánicas del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)

La especie de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) taxonómicamente pertenece al orden de los Rosales, a la familia Leguminosae, subfamilia Papilionoideae, tribu Phaseolae y género *Phaseolus* (Debouck e Hidalgo, 1984). Los frijoles también forman parte del grupo de las leguminosas, el que se describe como grupo de semillas secas de plantas de la familia de las leguminosas y se distinguen de las semillas oleaginosas por su contenido bajo de grasa (FAO, 2007).

El género *Phaseolus* agrupa alrededor de 50 especies, de ellas destacan las cuatro con grado mayor de domesticación: *Phaseolus vulgaris* (frijol común), *P. lunatus* L. (frijol lima), y *P. acutifolius* (frijol tépari), *P. coccineus subsp. coccineus* (frijol ayocote) y *P. coccineus subsp. polyanthus* (Gepts, 1990).

La planta de *P. vulgaris* L. es anual, herbácea, en general, tiene hojas pinnadas con tres foliolos; presenta estipelas, la corola puede ser blanca, amarilla, violeta o roja y estandarte de 9 a 12 mm (Thulin, 2010). Aunque en la planta se distingue la raíz primaria, el sistema radical tiende a ser fasciculado y fibroso en algunos casos, pero con variaciones aún dentro de un mismo cultivar, el tipo de raíz pivotante auténtico se presenta en porcentaje bajo (Debouck e Hidalgo, 1984). El frijol, como el género *Phaseolus* completo, es originario de América.

El tallo es herbáceo y en su sección transversal es cilíndrico o levemente angular, generalmente tiene diámetro mayor que las ramas, puede ser erecto, semipostrado o postrado, según el hábito de crecimiento (Debouck e Hidalgo, 1984). En las plantas de frijol se han descrito dos hábitos de crecimiento denominado determinado e indeterminado y cuatro tipos (I, II, III y IV) según el (CIAT, 1984).

La semilla de frijol es exalbuminosa (no presenta endosperma perceptible en la madurez), por lo tanto las reservas nutritivas se concentran en los cotiledones. Se origina de un óvulo campilótropo, su forma puede ser cilíndrica, reniforme, esférica y otras. Las estructuras que forman a las semillas son la testa, el hilum o hilo, el micrópilo y la rafe (Schoonhoven y Voysest, 1991). Kaplan (1965), indicó que el tamaño de las semillas domesticadas varía ampliamente de las semillas silvestres.

En los tipos silvestres el color de la testa se debe a la selección natural que las hace menos visibles a los depredadores (Gepts y Debouck, 1991). Otra característica en las semillas en las formas silvestres del frijol es que presentan latencia, ocasionada por una capa de material impermeable sobre la testa y una cera repelente al agua que sella el hilo y micrópilo (Smartt, 1988). Para este tipo de latencia cualquier grado de escarificación mecánica, que no dañe al embrión, es suficiente para que las semillas de las especies silvestres germinen. Además, los frijoles conocidos como intermedios o tipos maleza, no presentan este fenómeno en la semilla (Lépiz *et al.*, 2005).

González *et al.* (2008) obtuvieron el peso de cien semillas obtenidas en condiciones de secado, y observaron una relación negativa entre la germinación y envejecimiento acelerado, las semillas de frijoles pintos y azufrados de peso mayor fueron más afectadas por esta prueba que las variedades tipo Flor de Mayo. Los autores indicaron además, que la tasa de acumulación de peso en el grano fue mayor en genotipos con hábito de crecimiento indeterminado y adaptados a la región del Bajío, lugar donde se llevó a cabo este estudio, que en genotipos con hábito de crecimiento determinado, desarrolladas para regiones del trópico seco. En relación con esto, Salinas *et al.* (2008) evaluaron genotipos con hábitos de crecimiento determinado e indeterminado, encontrando que los segundos tuvieron mayor rendimiento. Sin embargo si tomamos en cuenta la longitud del ciclo biológico es posible que estos resultados difieran, así como el origen de los genotipos y el ambiente en donde fueron estudiados.

El frijol es una especie clasificada como termófila, porque no tolera heladas, y se cultiva desde el trópico hasta las zonas templadas, entre los 52° LN y los 32° de LS, en los trópicos húmedo y semiárido, e incluso en regiones con clima frío (Schoonhoven y Voysest, 1991), esencialmente para obtener las semillas, que pueden ser consumidas inmaduras o secas (Debouck e Hidalgo, 1984).

El desarrollo de la planta comprende dos fases sucesivas: la vegetativa y la reproductiva, la primera se inicia en el momento en que la semilla dispone de condiciones favorables para germinar y termina con la exposición de los primeros botones florales. En esta etapa se forma la mayor parte de la estructura vegetativa que necesita para iniciar su reproducción; la segunda fase inicia con la formación de los primeros botones o racimos florales y termina cuando el grano alcanza el grado de madurez requerido para su cosecha; durante la fase reproductiva. Las variedades de crecimiento indeterminado (tipo II, III y IV) continúan produciendo estructuras vegetativas, aunque con menor intensidad que en la etapa vegetativa (Fernández *et al.*, 1986; Aguirre *et al.*, 2003).

La duración de las etapas está afectada por factores diversos, como el hábito de crecimiento, el clima (temperatura, fotoperiodo), el suelo (fertilidad, condiciones físicas), y el genotipo (aún dentro del mismo hábito de crecimiento) entre otros (Fernández *et al.*, 1986). La semilla del frijol al ser una semilla ortodoxa, posibilita su desecamiento y almacenamiento por periodos prolongados (Cárdenas, 2000).

2.2 El frijol como alimento nutracéutico

El término de alimento nutracéutico fue planteado en 1989 por el Dr. Stephen de Felice, y actualmente se define como las sustancias químicas o biológicas activas que pueden encontrarse como componentes naturales de los alimentos o adicionados, que administradas en dosis superiores a las existentes en esos alimentos, supuestamente tienen un efecto favorable en la salud, así como la capacidad de fortalecer las condiciones saludables. Son auxiliares en el cuidado y

mantenimiento de la salud, en la prevención de enfermedades y en la mejora de las funciones fisiológicas del organismo (Pérez, 2006; Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

En años recientes el frijol (*P. vulgaris* L.) domesticado, ha recibido mayor atención debido a su carácter nutracéutico, ya que contiene componentes que juegan un papel importante en la prevención de enfermedades crónico-degenerativas. Por ejemplo los compuestos fenólicos que el frijol contiene principalmente en la testa han mostrado actividad biológica como antioxidantes, antimutagénicos y anticancerígenos (Espinosa-Alonso *et al.*, 2006).

En la pirámide de los alimentos guía para la selección diaria de ellos, del Departamento de Agricultura de los Estados Unidos de América, el frijol está colocado en el mismo grupo de las nueces, carnes rojas, pescados, aves y huevos (Escaff *et al.*, 2006); esto ubica al frijol como un producto altamente recomendado y significa que el consumo de alguno de los productos de este grupo podría ser sustituido por frijol.

Recientemente se ha reconocido que el frijol tiene algunas propiedades que muestran una contribución positiva a los principales problemas de salud, como el control de la diabetes tipo II, que en la actualidad ocupa el segundo lugar de causa de muerte en México (Hernández-Ávila *et al.*, 2013). Entre los componentes importantes del frijol están los minerales esenciales, como Fe y Zn, y un contenido alto de fibra y polifenoles (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

El frijol es una excelente fuente de ácido fólico, calcio, fósforo, hierro, magnesio y zinc; y aunque el contenido de calcio y magnesio es menor al recomendado, puede contribuir a la prevención de osteoporosis, cáncer de colon e hipertensión, y disminuye el riesgo de problemas relacionados con el sistema vascular y disfunciones del cerebro (Paredes y Valverde, 2006).

Las propiedades nutracéuticas de algunos compuestos del frijol se han investigado. Espinosa-Alonso *et al.* (2006) cuantificaron los principales compuestos fenólicos en muestras de frijol silvestre e intermedio ("weedy" o

enmalezado). Identificaron entre los ácidos fenólicos al ácido ferúlico como el más abundante, los principales flavonoides identificados fueron la quercetina y el kaemferol, asociados con la reducción del riesgo de cáncer de pulmón y enfermedades cardiovasculares, ambos también tienen efecto antioxidante. Además, la quercetina también presenta actividad citotóxica como inductora de la apoptosis, arresto celular, y efecto antiproliferativo.

En el frijol la proporción mayor de fenoles se encuentran en la cubierta seminal pero en los cotiledones se encuentran en cantidad menor. Esta concentración está influenciada por las condiciones de crecimiento y factores genéticos. Los taninos y antocianinas determinan el color de la cubierta de la semilla y en la cubierta oscura la concentración de estos compuestos es mayor (Mojica *et al.*, 2014).

Los componentes fitoquímicos del frijol pueden utilizarse como estrategia adicional contra la diabetes tipo II, ya mencionada anteriormente, debido a la capacidad de inhibición de enzimas relacionadas a la absorción de glucosa. Los compuestos fenólicos presentes en los frijoles indican actividad antioxidante alta contra especies reactivas de oxígeno con significado biológico, como el óxido nítrico. Los frijoles negros contienen concentración alta de antocianinas, especialmente delphinidina, y compuesto fenólico, como el ácido ferúlico (Mojica *et al.*, 2014).

Entre los alimentos de cierta parte de la población, se estima que el frijol y el maíz aportan 70% de las calorías y 91% de la proteína ingerida; de ésta, 34% proviene del frijol; además, 40% del hierro consumido proviene de estos dos alimentos (Rosado *et al.*, 1992; Peña-Valdivia *et al.*, 2011). La combinación nutritiva de estos dos alimentos se debe a que el frijol es rico en aminoácidos como la lisina, que el maíz tiene en poca o pobre proporción y, viceversa, el maíz es rico en aminoácidos azufrados como la metionina y la cisteína, que el frijol tiene en baja concentración (Estrada *et al.*, 2007; Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

Se ha obtenido la composición química de las semillas de tipos diferentes de *P. vulgaris*. Sotelo *et al.* (1995) compararon la composición química de frijoles

silvestres y cultivares. Observaron que el contenido de proteína total, fibra cruda y cenizas fue más alto en el frijol silvestre que en los cultivares, mientras que grasas y carbohidratos fueron más altos en los cultivares, además también determinaron que algunos compuestos como inhibidores de tripsina y lectinas fueron mayores en las muestras silvestres.

Peña-Valdivia *et al.* (2011) compararon doce características físicas y químicas del grano crudo y cuatro del cocido (potencial de la calidad culinaria del grano) de seis recolectas de frijol silvestre mexicano (*P. vulgaris* L.) con tres cultivares tradicionales y tres cultivares mejorados. Los resultados mostraron una variabilidad mayor de las características físicas y químicas en los frijoles silvestres que en los domesticados. Mediante análisis multivariado de componentes principales los investigadores confirmaron que el gigantismo de grano es la característica física principal resultado de la domesticación, además que el contenido de proteína y triptófano tendió a ser mayor en los silvestres que en los domesticados. Algunas muestras silvestres de Chihuahua y Durango (México), demostraron ser un recurso genético para mejorar la calidad de los alimentos, debido a su riqueza en minerales, proteínas, lisina, triptófano y fibra dietética.

2.3 Origen e importancia del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.)

El frijol es una especie de las más importantes dentro del grupo de las leguminosas, es originario del continente Americano (FAO, 2007) y su cultivo es considerado uno de los más antiguos. Hallazgos arqueológicos en su centro de origen en Mesoamérica y en Suramérica indican que eran conocidos 5 000 años antes de Cristo (Fernández *et al.*, 1986). Dentro del género *Phaseolus*, las especies *P. vulgaris* L., *P. coccineus* L., *P. lunatus* L. y *P. acutifolius* son las más importantes agrónomicamente (Hidalgo, 1991) y García *et al.*, (1997) incluyen además la especie *P. polyanthus* en este grupo.

En el frijol existen dos grandes grupos de germoplasma derivados de los acervos genéticos Mesoamericano y Andino, que han sido separados en tres razas para cada grupo (Durango, Jalisco, Mesoamérica y Chile, Nueva Granada, Perú) respectivamente (Voyses, 2000). Así este cultivo se encuentra geográficamente distribuido ampliamente, y posee una gran adaptación a ecosistemas distintos, debido a su gran diversidad genética (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 1999; Berrocal *et al.*, 2002; Singh *et al.*, 1991), aunque su diversidad mayor se encuentra entre los 500 y 1800 m de altitud, y en 1200 m ocurre la de frecuencia mayor para los frijoles silvestres (Miranda, 1967).

Las poblaciones de frijol silvestre se distribuyen a lo largo de la Sierra Madre Occidental y en Sudamérica, particularmente, en Colombia, Ecuador, Perú, Bolivia y el noroeste de Argentina (Miranda, 1967).

El frijol fue domesticado de sus congéneres silvestres, con crecimiento indeterminado, que se cultiva desde altitudes intermedias neotrópicas y subtropicas y tiene distribución amplia desde México septentrional al noroeste de Argentina (Gepts y Debouck, 1991).

La afirmación de que la mayor parte de la variación originada durante el proceso de dispersión de *Phaseolus* desde su forma ancestral todavía existente en un área que comprende del sur de Ecuador y norte de Perú, está basada en estudios de la secuencia de ADN de faseolina (Kami *et al.*, 1995).

Durante el proceso de domesticación el hombre seleccionó genotipos de acuerdo a sus necesidades alimentarias y de producción. Entre las características de selección están el color, tamaño, la forma y el brillo de las semillas, las cuales han sido factores muy importantes para el mantenimiento y ampliación de la diversidad genética en esta especie (Gepts y Debouck, 1991).

Peña-Valdivia *et al.* (2012) mencionan también que los cultivares actuales fueron seleccionados desde un punto de vista antropocéntrico. En la semilla las características más importantes son su tamaño mayor, la escasez o ausencia de

factores antifisiológicos, poca o nula latencia, y vainas sin dehiscencia; pero durante el proceso de domesticación algunas características indeseables, en la planta y semilla han persistido.

Aunque la preservación de la diversidad de *P. vulgaris* es tan importante con todo lo que representa en el ámbito económico y genético, esta diversidad está desapareciendo aceleradamente, en parte debido a la tala y erosión de zonas donde crecen los frijoles silvestres y muchas otras especies evolutivamente cercanas (Estrada *et al.*, 2007)

En este ámbito de la preservación, Vargas-Vázquez *et al.* (2008) seleccionaron y caracterizaron 200 accesiones que forman la colección núcleo del INIFAP, enfatizando que la variabilidad genética es significativa en la especie de frijol, considerándola representativa de la forma cultivada de *P. vulgaris* en México; además encontraron accesiones de frijol con tolerancia a enfermedades como el tizón común.

El significado económico principal de *Phaseolus* es probablemente su papel como fuente de proteína vegetal en la semilla seca (Kaplan, 1965). El frijol es uno de los alimentos básicos de África, América Latina y el Caribe (Jiménez-Galindo *et al.* 2010). En múltiples países de América Latina es parte de los principales alimentos de las zonas rurales y las áreas urbanas pobres (Rosas *et al.*, 2003).

La producción mundial de frijol en el año 2013 fue de 23.2 millones de toneladas (CEDRSSA, 2014). En México, el cultivo de frijol se realiza prácticamente en casi todas las regiones del país y condiciones de suelo y clima. Por lo anterior, ocupa el segundo lugar en importancia después del maíz, dentro de la superficie sembrada total del territorio nacional (Secretaría de Economía, 2012). La producción de frijol fue de alrededor de 1.2 millones de toneladas en el año 2014 (SIAP, 2015) y aunque se cultiva en casi todas las regiones agrícolas del país y en climas distintos, destacan las regiones templada-semiárida y cálida con invierno seco, tanto por la superficie sembrada, como por el valor de la producción;

Zacatecas, Durango, Sinaloa y Nayarit son los productores principales (SAGARPA, 2007). Sin embargo hay factores bióticos y abióticos que afectan su metabolismo, producción y calidad de la semilla.

El frijol (*P. vulgaris* L.) domesticado es de gran importancia para los humanos, ya que es una fuente importante de proteínas (14 a 33%), calorías, vitaminas del complejo B, minerales (Ca, Cu, K, Mg, P, y Zn) y fibra alimentaria (15.5 a 21 g por cada 100 g de grano cocinado), se caracteriza porque es deficiente en aminoácidos azufrados y triptófano pero contiene grandes cantidades de lisina (1.2 a 1.5 g por 100 g de grano) (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). Tiene de 1.5 a 6.2 % de lípidos con diferentes ácidos grasos, especialmente monoinsaturados y poli insaturados, como oleico, linoléico y linolénico (Paredes y Valverde, 2006). Es un cultivo fundamental en la economía campesina y su consumo es principalmente en forma de grano integral (Leterme y Muñoz, 2002), su importancia data de tiempos prehispánicos, que de acuerdo con el Códice Mendocino, los Aztecas lo incluían en los tributos exigidos a otros pueblos (Muñoz, 2010). Representa una fuente de nutrimentos, pero principalmente de proteína con costo bajo para la población mexicana (Censo Agropecuario, 2007).

2.4 Efectos de factores bióticos y abióticos en frijol (*P. vulgaris* L.)

A pesar de su consumo amplio como alimento básico, el frijol se caracteriza por sus rendimientos bajos, que contrastan con los de la mayoría de los cereales y algunas otras leguminosas que pueden ser varias veces más altos (White, 1988).

Los rendimientos bajos del frijol son resultado de su notable sensibilidad a factores bióticos y abióticos, y en la mayoría de las regiones productoras el rendimiento se reduce por efectos combinados de problemas climáticos, edáficos y plagas (Peña-Valdivia *et al.*, 1999 y 2002) esto se debe a que la mayor parte del área sembrada es de secano (Acosta y Kohashi, 1989).

Entre los factores bióticos que afectan al cultivo de frijol están numerosos patógenos, entre ellos, virus, bacterias y hongos, que pueden ser transmitidos a través de la semilla (Rao *et al.*, 2007).

La sequía, la deficiencia de fósforo son factores abióticos limitantes para la agricultura en el 60% de los suelos tropicales, además de la salinización (Singh *et al.*, 1997). La temperatura es uno de los factores abióticos de mayor importancia del ambiente, pues influye en los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas (Machado *et al.*, 2006), y en el establecimiento y desarrollo del cultivo, así como en la germinación.

La época de temperaturas altas es propicia para el desarrollo de enfermedades, como el virus del mosaico del frijol (VMDF) y la bacteriosis común (Singh *et al.*, 1997). Por ello, la planta de frijol requiere niveles adecuados de tolerancia a estas y otras enfermedades, cuya incidencia y severidad son favorecidas por temperaturas medias de 18 a 25 °C y altas, mayores a 28 °C, estas últimas favorecen además la expresión de necrosis (Rosas, 2003).

De acuerdo con Rosas (2003), las temperaturas nocturnas cálidas afectan más el cultivo que las diurnas, pues se relacionan con la caída de flores en el detrimento de la producción. Singh, (2005) concuerda con lo descrito por Rosas, ya que indica que cuando las temperaturas son altas (>30°C en el día o >20°C en la noche) y la humedad relativa es baja en la etapa de antesis y llenado de semilla la producción de frijol disminuye. Así, las temperaturas altas nocturnas, tienen efectos más adversos que las temperaturas altas en el día.

Un aumento de la temperatura ambiente (30 a 35 °C) incrementa la respiración y concomitantemente la concentración de bióxido de carbono intercelular, que puede ser la causa del cierre estomático en respuesta al calor. Muchas plantas de climas cálidos cierran sus estomas regularmente al mediodía (Raven *et al.*, 1992), aparentemente debido al efecto de la temperatura en la acumulación de bióxido de

carbono y a la deshidratación de las hojas, cuando la pérdida de agua por transpiración excede a la toma de agua por absorción (Devi *et al.*, 2013).

Las temperaturas altas reducen la viabilidad del polen, el crecimiento del tubo polínico y la fecundación del óvulo, aceleran la tasa de desarrollo de la planta y acortan el periodo de crecimiento de los órganos reproductores (Barrios-Gómez *et al.*, 2011), además de ocasionar incrementos considerables en el aborto de flores y disminución en el llenado de vaina (Singh *et al.*, 1997).

Barrios-Gómez *et al.* (2011) observaron en variedades del tipo Flor de Mayo que la temperatura alta de la planta redujo el rendimiento de semilla, la biomasa aérea final, el número de vainas normales por metro cuadrado y el peso de 100 semillas en 12.5, 10.7, 10.2 y 3.4% por cada grado Centígrado de aumento en la temperatura del dosel del cultivo de frijol, en promedio de tres condiciones de humedad del suelo.

La planta se ve afectada tanto por el exceso como por la falta de humedad, por el frío (heladas) y el calor. Las temperaturas promedio óptimas adecuadas del frijol son 15 a 27 °C (White, 1985), con intervalos óptimos de temperatura media entre 24 a 25 °C (Socorro y Martin, 1989).

El efecto de las temperaturas extremas (calor o frío) ha sido menos estudiado que el déficit de agua en el cultivo de frijol. El rendimiento es notablemente reducido (menor a 250 kg ha⁻¹) cuando la temperatura media durante el ciclo de desarrollo es menor a 18°C o es mayor a 27 °C. Dicho rendimiento puede rebasar los 3 000 kg ha⁻¹ cuando la temperatura media durante el ciclo de desarrollo está entre 18 y 24 °C (Masaya y White, 1991).

La productividad promedio nacional es de alrededor de 200 a 500 kg ha⁻¹ en condiciones de secano, cuando en condiciones óptimas de riego y manejo de plagas y malezas es de 3 a 5 ton ha⁻¹ según Estrada *et al.* (2007).

Los efectos de las temperaturas moderadamente bajas (1 a 5 °C) se han reconocido en todas las etapas de desarrollo de los cultivares de frijol; por ello, se ha señalado la necesidad de generar cultivares tolerantes al frío. En México, el daño por frío es frecuente, ya que el frijol se cultiva durante el período de lluvias de verano en zonas amplias (valles centrales del Estado de México y sus alrededores) con altitudes cercanas a los 2500 m, y en esas zonas son frecuentes las heladas tempranas, coincidentes con la etapa crítica de formación del grano (Peña-Valdivia *et al.*, 1994). Las heladas tienen efecto negativo sobre el follaje y reducen la duración del periodo reproductivo en frijol (*P. vulgaris* L.); el nivel de daño de una helada está en función de su intensidad y de la etapa de desarrollo en la que se encuentre (Ayala *et al.*, 2006).

Entre los factores ambientales que pueden afectar el desarrollo de la planta de frijol está la exposición prolongada al exceso de humedad en el suelo o inundaciones, que puede inducir clorosis y deficiencia de zinc. El calor extremo, las heladas y la humedad limitada ocasionan el marchitamiento de la planta, por deshidratación, y su muerte; el viento, las partículas del suelo que el viento eleva y el granizo pueden romper los tejidos de las plantas (Cardona *et al.*, 1982). Estos factores afectan las etapas de desarrollo de la planta en diferente nivel.

Acosta-Díaz *et al.* (2007) observaron que las líneas mejoradas tipo Flor de Junio (raza Jalisco) fueron notablemente resistentes, incluso más que una variedad criolla, al déficit de humedad en campo e invernadero, de acuerdo con la reducción del rendimiento, índice de susceptibilidad a sequía y su media geométrica.

Las temperaturas extremas pueden dañar las células y tejidos al favorecer la disociación de las proteínas enzimáticas y las membranas celulares. En México Barrios-Gómez y López-Castañeda (2009) concluyeron que el valor de temperatura base para variedades mexicanas es de 8.3 °C en promedio, y que es menor al usado comúnmente de 10°C.

Las tensiones bióticas y abióticas pueden ser controladas parcial o totalmente mediante la fecha de siembra y las prácticas de cultivo, así como con el uso de productos agroquímicos y procesos tecnológicos desarrollados para tal fin. Debido a que pocos productores de frijol tienen acceso a estos insumos y recursos tecnológicos, por desconocimiento o falta de recursos económicos, debe buscarse un incremento substancial en el rendimiento mediante el mejoramiento genético. Con el mejoramiento deben generarse cultivares tolerantes a las diferentes tensiones que limitan el rendimiento y la calidad. La fuente de variabilidad genética para este fin se encuentra dispersa en los cultivares criollos de frijol con los que cuenta México, pero principalmente entre sus poblaciones silvestres (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

Una explicación para esta sensibilidad podría ser que, como resultado de la domesticación, los cultivares actuales han adquirido diversas características deseables para agricultores y consumidores, pero a la vez han perdido algunas otras que los hacen más sensibles a factores bióticos y abióticos diversos (Peña-Valdivia *et al.*, 1999).

Sin embargo en México existe un potencial genético de numerosas especies silvestres que pueden usarse como fuente de resistencia a estrés biótico y abiótico, y con mejores características agronómicas y nutrición (Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

2.5 Cambio climático y sus efectos en la agricultura

El incremento de la población en el mundo ha modificado el equilibrio natural. La humanidad ha pasado de menos de mil millones de individuos en el año de 1750 a más de 6 mil millones en el 2000 (SINAVEF, 2009). Es así que desde la época de la revolución industrial se ha detectado la tendencia de incremento de la temperatura media del planeta por la actividad humana, lo cual es uno de los indicadores de cambio climático (Fernández *et al.*, 2015).

A pesar de los avances tecnológicos, variedades mejoradas, organismos genéticamente modificados y sistemas de irrigación, el clima sigue siendo un factor clave de la productividad en la agricultura (Tarquis *et al.*, 2010). Evaluar el impacto del cambio climático en la biodiversidad es difícil, porque los cambios ocurren lentamente y los efectos del cambio climático interactúan con otros factores de estrés impuestos ya sobre el ambiente (Kappelle *et al.*, 1999).

Los estudios del calentamiento de la Tierra se han basado en datos históricos de temperatura, modelos computarizados y ecuaciones matemáticas (SINAVEF, 2009). Distintas investigaciones se han realizado sobre el cambio climático y de acuerdo con proyecciones realizadas se menciona que en latitudes medias a altas incrementaría la temperatura de 1 hasta 3 °C, y que la productividad (en función del tipo de cultivo) aumentaría. En latitudes inferiores, la productividad de los cultivos disminuiría por aumentos de temperatura entre 1 y 2 °C, especialmente en zonas secas y tropicales estacionarias (FAO-SAGARPA, 2012; IPCC, 1997).

En los últimos 30 años el cambio climático ha producido numerosos cambios en la distribución y en la abundancia de las especies, y las proyecciones del cambio climático indican que en el año 2050 un porcentaje alto (15 a 37 %) de las especies en algunas regiones podría estar altamente amenazada o desaparecer (Thomas *et al.*, 2004).

El riesgo mayor de extinción de especies por el calentamiento global puede ocurrir en los trópicos donde la biodiversidad es mayor (Campbell *et al.*, 2009). En México, de acuerdo con Chávez *et al.* (2014), las zonas de transición con tendencia a cálidas y cálido secas, donde los ecosistemas son particularmente sensibles a incrementos en la temperatura y reducciones de precipitación, incrementaría 34.65 % del total (29.61 %) de la superficie continental, con un incremento en la temperatura de 0.7 °C.

En diferentes partes del mundo se han creado organizaciones e instituciones para mitigar el cambio climático. En 1988 la Organización Meteorológica Mundial

(OMM) y el Programa de las Naciones Unidas para el Medio Ambiente (PNUMA), crearon el principal órgano internacional encargado de evaluar el cambio climático, el Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático (IPCC, por sus siglas en inglés) que está conformado por científicos expertos de todo el mundo, y que presentan constantemente evaluaciones sobre los avances en el conocimiento sobre el sistema climático, la variabilidad climática y el cambio climático (IPCC, 2012).

Actualmente ya se observan y se seguirán experimentando en las próximas décadas impactos como: aumentos en la temperatura promedio global de los océanos y la superficie terrestre, en el promedio mundial del nivel del mar, en la temperatura superficial de los océanos, en el número de días y noches cálidas globales, en el número e intensidad de huracanes, principalmente en el Atlántico Norte, así como disminuciones en: la productividad agrícola, de los glaciares del mundo, de la temperatura promedio en ciertos lugares, de la capa de nieve primaveral del hemisferio norte, en la disponibilidad de agua para consumo humano, agrícola e hidroeléctrico, así como modificación de los patrones naturales de precipitación, inundaciones recurrentes y sequías más prolongadas entre otras (INECC, 2012).

El incremento de la temperatura promedio del planeta, podría sobrepasar los 4 °C, hacia finales del siglo, de ser así la sociedad enfrentaría consecuencias graves ambientales, económicas y sociales. Por ello, es de vital importancia tomar acciones que minimicen el agravamiento y los impactos del cambio climático (DOF, 2013). México es especialmente vulnerable a los efectos del cambio climático al situarse en zonas que serán impactadas por sequías (Noroeste) e inundaciones (Sureste); por fenómenos meteorológicos extremos, por un lado temperaturas altas y por otro lado muy bajas. Se estima que entre 2020 y 2050 los estados que pueden resentir mayores incrementos en sus temperaturas medias son Guanajuato, Estado de México, San Luis Potosí, Tlaxcala y Veracruz, lo que afectará las actividades agrícolas (FAO-SAGARPA, 2012).

Otro de los efectos del cambio climático, es que éste modifica la distribución de las plagas y las enfermedades de los animales y las plantas. La sequía prolongada y el incremento constante de temperaturas al igual que otros fenómenos derivados del calentamiento global (ciclones y nortes), favorecerán de manera general a las especies invasoras de insectos (transfronterizas) más que a las nativas y establecidas, ya que aquéllas están adaptadas a intervalos mayores de temperatura (SINAVEF, 2009). Entre los factores más importantes que influyen en el incremento de las plagas están la temperatura, la humedad relativa y el fotoperiodo.

La amenaza creciente de los climas extremos, incluyendo temperaturas muy elevadas podría dar lugar a la pérdida catastrófica de la productividad de los cultivos. El estrés por temperatura alta se expresa como una gama amplia de alteraciones de las plantas en las vías de regulación genética, bioquímica y fisiología (Bita y Gerats, 2013).

Aunque los humanos han cultivado cerca de 7000 especies de plantas para alimento, sólo cerca de 15 especies de plantas y ocho de animales proveen 90 % de nuestra alimentación. Durante la domesticación ciertas características de las plantas se modifican y cambian respecto a sus congéneres silvestres. Entre esos cambios está la imposibilidad de crecer y permanecer en los ambientes silvestres, que difieren ampliamente de los ambientes de cultivo. Así, los parientes silvestres representan un reservorio genético para mejorar los cultivares modernos (Peña-Valdivia *et al.*, 2011; CDB, 2007).

Todos estos factores, el cambio climático, la erosión, la tala de bosques, y el avance de las manchas urbanas han contribuido y están contribuyendo a la extinción de frijoles criollos y silvestres de las especies del género *Phaseolus* (Estrada *et al.*, 2007).

Por lo anterior es necesaria la identificación de cultivares y variantes silvestres tolerantes a temperaturas altas y conocer los procesos biofísicos y fisiológicos que

les permiten esa tolerancia. De acuerdo al Convenio sobre la Diversidad Biológica, las consecuencias del cambio climático en el componente de las especies son: cambios en la distribución, aumento de las tasas de extinción, cambios en los tiempos de reproducción, y cambios en la duración de la estación de crecimiento de las plantas (CDB, 2007). Además de los cultivares, muchas de sus congéneres silvestres de los alimentos básicos corren peligro de extinción. Por ejemplo, se prevé que en 50 años desaparecerá una cuarta parte de todas las especies silvestres de la patata.

2.6 Variantes silvestres y su tolerancia a factores bióticos y abióticos

Para utilizar adecuadamente a los progenitores silvestres como fuente de tolerancia a estrés o para mejorar o incorporar otro atributo, es necesario entender y conocer su variabilidad genética, definir la asociación de caracteres distintivos y evaluar la estabilidad de caracteres fenológicos, morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y biofísicos, asociados a la calidad agronómica, culinaria y nutricia (Peña-Valdivia *et al.*, 2012).

Los parientes silvestres del frijol pueden ser utilizados en el mejoramiento como fuente de características agronómicas deseables, entre las que destacan la resistencia a enfermedades, nemátodos, insectos y condiciones ambientales desfavorables, así como por su valor nutricional, determinado por su alto contenido de proteínas y de aminoácidos esenciales (Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

López *et al.* (2005) mencionan que algunas especies del género *Phaseolus* en sus formas silvestres, entre ellas *P. vulgaris* L. se adaptan mejor a climas semicálidos (18 a 22°C), con límites altitudinales de 493 y 2700 m, y que el límite inferior de precipitación es de 406 mm, estos valores son similares a los reportados en otros estudios (Singh *et al.*, 1997).

De acuerdo con estos límites de tolerancia climática, se ha documentado que las formas silvestres de *P. vulgaris* tienen un intervalo menor de adaptación que en su

forma domesticada. Entonces surge la cuestión de porqué la especie *P. vulgaris* está actualmente tan ampliamente distribuida, Gaut (2014) menciona que el mejoramiento genético realizado en esta especie a partir de sus formas silvestres, es lo que le ha permitido ampliar su adaptación a diversos ambientes.

Las poblaciones silvestres de *P. vulgaris* L. poseen mecanismos diversos que les permiten tolerar a factores bióticos y abióticos extremos, uno de ellos es la latencia, que es un estado en el que las semillas maduras intactas no germinan en un periodo específico de tiempo aunque las condiciones ambientales, como luz, temperatura, humedad y oxígeno, sean las normales para que el resto de las semillas de la misma especie germinen. Al respecto Peña-Valdivia *et al.* (2002) estudiaron el fenómeno de latencia y crecimiento inicial de las plántulas en un intervalo de temperatura de 25 a 45 °C de muestras silvestres y domesticadas; estos autores observaron que algunas poblaciones silvestres tuvieron más tolerancia a las temperaturas altas (30 a 45 °C) durante la germinación. En contraste, en el frijol domesticado las temperaturas altas aunque no afectaron la imbibición sí afectaron severamente la germinación y el crecimiento inicial de la plántula.

Las respuestas bioquímicas, fisiológicas y anatómicas de las plantas a los factores ambientales que influyen en su crecimiento y desarrollo deben conocerse y entenderse para evitar pérdidas de los cultivos y en general de la biota debidas al cambio climático. Al respecto se han documentado los cambios en la anatomía de la raíz por efecto de déficit de agua. Peña-Valdivia *et al.* (2010) evaluaron la respuesta anatómica de la raíz al potencial de agua del sustrato (entre -0.03 y -2.35 MPa.) en plántulas de frijol (*P. vulgaris* L.) de una población silvestre y una domesticada. Estos autores observaron que a -2.35 MPa. el área celular del parénquima en la variante domesticada disminuyó 71%, respecto a las plántulas con el potencial de agua mayor y que en la muestras silvestres solo disminuyó 32 %. El número de células en la corteza y el espesor de la pared del xilema incrementaron en ambas variantes con el potencial de agua menor en el sustrato, pero el efecto fue menor en el silvestre. También encontraron que el número de

vasos del xilema incrementó en el cultivar, mientras que en el silvestre disminuyó (40 y 33% respectivamente). Las respuestas anatómicas de la raíz demostraron que el frijol silvestre reaccionó en forma diferente al domesticado a los potenciales bajos de agua, lo que sugiere que los cambios durante la domesticación modificaron negativamente la capacidad de respuesta del frijol al estrés por déficit de agua.

2.7 Variantes silvestres, domesticadas y líneas

Gepts y Debouck (1991) sugirieron que la selección del color de la semilla, su brillo, tamaño y forma, han sido los factores evolutivos principales responsables del mantenimiento y la ampliación de la variación genética en *P. vulgaris* L.

Celis-Velázquez *et al.* (2010) compararon datos del color de las semillas de nueve cultivares domesticados y seis silvestres y observaron que en promedio existió un gradiente de colores y tonos en la testa seminal tanto en los cultivares como en los silvestres seleccionados para el estudio, pues tanto la saturación o pureza del color ("croma") como la luminosidad y el tono fueron estadísticamente diferentes entre los grupos, y en los grupos hubo semillas de testa clara y oscura.

Peña-Valdivia *et al.* (2011) indicaron que para utilizar mejor las poblaciones silvestres de frijol, es necesario identificar sus características útiles al evaluar su valor nutritivo, comercial e industrial ya que los consumidores de frijol común consideran varios atributos del grano, como su tamaño (peso por grano), forma, color, brillo, uniformidad de color, daños mecánicos, y tiempo de cocción. Es importante considerar también el contenido de proteínas, minerales e hidratos de carbono y las modificaciones de la cocción. Los mismos autores demostraron mediante análisis multivariado de componentes principales variabilidad mayor en las características físicas y químicas de seis variantes silvestres en comparación con tres domesticadas y confirmaron que entre 14 características físicas y

químicas el gigantismo del grano es la característica principal resultado de la domesticación.

Kaplan (1965) indica que el tamaño de las semillas domesticadas varía ampliamente de las semillas de las especies silvestres. Sugiere que el incremento entre el tamaño de los cotiledones y el embrión meristemático se ha mantenido aproximadamente en la misma proporción. Este rasgo es la indicación más directa de domesticación en granos, disponible en estudios con materiales arqueológicos.

En este mismo contexto, con muestras silvestres de *P. vulgaris* L. recolectadas en sitios diferentes, existen contrastes en caracteres relacionados con la fotosíntesis. Además se han estudiado también algunos parámetros fotosintéticos en poblaciones de frijoles silvestres en comparación con muestras de frijoles domesticados en donde se ha encontrado heterogeneidad entre y dentro de cada grupo de materiales estudiados (López-Herrera *et al.*, 2007). Esos resultados sugieren que la riqueza y variabilidad genética entre las variantes silvestres podría aprovecharse para el mejoramiento de los cultivares vigentes en la actualidad.

Celis-Velázquez *et al.* (2010) determinaron el tamaño promedio de tres grupos de semillas de frijol (silvestres, criollos o tradicionales y mejorados) y observaron que el de los domesticados fue alrededor de tres veces mayor que el de los silvestres, pero la proporción de testa y eje embrional fueron mayores (33 y 28 %) en los silvestres que en los cultivares. Las poblaciones nativas diversas de frijol muestran una gran variación en características fenotípicas como hábito de crecimiento, resistencia a enfermedades, precocidad y rendimiento, así como en forma, tamaño y color de semilla (Avendaño *et al.*, 2004).

Las variantes silvestres representan un recurso genético que puede ser utilizado como fuente de variabilidad para el mejoramiento de la calidad de los cultivares actuales, por sus características relacionadas con la adaptación a condiciones desfavorables, como temperaturas extremas, sequía y daño por insectos y otras

plagas de las plantas en desarrollo y de las semillas cosechadas (Peña-Valdivia *et al.*, 2013).

El mejoramiento genético permite obtener en un grupo, cualidades que no se encuentran en el grupo del cual fueron obtenidas (Cubillos, 1990), pero debido a la brecha genética entre el germoplasma élite y el germoplasma exótico, existe una etapa previa que consiste en la incorporación de genes o grupos de genes asociados a características favorables, provenientes de genotipos exóticos, llamado premejoramiento (pre-breeding) (Pritsch, 2001), de las cuales se obtienen líneas, que en algunos casos, permiten obtener rendimientos mayores que alguno o ambos progenitores (Delgado *et al.*, 2013).

Una parte amplia de la variación observada en la cruce entre genotipos silvestres y cultivados puede explicarse como efecto de genes vinculados con el síndrome de domesticación. La domesticación de plantas es un proceso resultante de la combinación de la evolución natural y la selección empírica practicada por el hombre, mediante la cual se derivan los cultivos domesticados a partir de sus progenitores silvestres (Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Delgado *et al.*, 2013; Hernández-López *et al.*, 2013). Aunque la domesticación en esta evolución ha llevado al aumento de la productividad, también ha estrechado la base genética de las especies cultivadas (Zamir, 2001).

2.8 Efecto de las temperaturas extremas en las membranas celulares de las plantas

Las membranas celulares tienen un papel fundamental en la estabilidad de las funciones celulares y este papel es incrementado bajo condiciones de estrés (Blum y Ebercon, 1981). Los lípidos de la membrana son importantes para mantener la actividad fotosintética, la respiración, el intercambio de iones orgánicos e inorgánicos, nutrientes y metabolitos de desecho en las células, por lo que las plantas expuestas a estrés por temperaturas extremas dependen en gran

medida de la tolerancia de sus membranas al calor y al frío. En general, los factores abióticos como la temperatura, la calidad e intensidad de la luz, el grado de hidratación, las interacción entre iones, pH y fitohormonas afectan la fluidez de las membranas y sus funciones celulares (Bingru, 2006).

Algunas funciones celulares son más afectadas que otras por temperaturas extremas. Es el caso de la fotosíntesis, en ciertas temperaturas no se afecta significativamente, siempre y cuando la calidad y cantidad de luz sean adecuadas, pero hay intervalos de temperatura para cada especie donde la fotosíntesis es más eficiente. Las variedades de frijol de zonas frías y cálidas presentan variación genética significativa en la respuesta a la temperatura (White, 1988).

A temperaturas altas la fuerza de los puentes de hidrógeno y de las interacciones electrostáticas entre los grupos polares de las proteínas en la fase acuosa de la membrana disminuyen. Esos cambios, entre otros, modifican la estructura y composición de la membrana y provocan la pérdida de iones (Taiz y Zeiger, 2006), también se generan cambios en sus lípidos y en actividades enzimáticas, como de la H⁺-ATPasa, dependientes de la integridad y propiedades fisicoquímicas de la membrana. Estos cambios generan un aumento de la liberación de solutos y la muerte eventual de la célula (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003). Las células dañadas por estrés por calor o frío son incapaces de mantener la composición química de sus contenidos ya que liberan electrolitos a través de las membranas celulares (Murray *et al.*, 1989).

El daño en las membranas se utiliza como una medida de su tolerancia a tensiones ambientales (Blum y Ebercon, 1981). La liberación de electrolitos, medida por los valores de conductividad eléctrica del medio en el que se encuentren los tejidos se incrementa al mismo tiempo que aumenta el grado de daño en las membranas (Binotti *et al.*, 2008).

La exposición de las plantas a temperaturas extremas afecta todos los procesos fisiológicos, régimen de agua, nutrición mineral, fotosíntesis, respiración y

metabolismo. Provoca cambios en el estado de las membranas que pueden conducir a reacciones secundarias o irreversibles, dependiendo de la temperatura, la duración de la exposición y la sensibilidad de las especies (Lukatkin *et al.*, 2012). La exposición prolongada al frío, además de la pérdida de la integridad y de la compartimentación por las membranas, así como la salida de solutos de las regiones subcelulares, provoca disminución de la actividad oxidativa de las mitocondrias, aumento de la energía de activación de enzimas de membrana, reduce la tasa de fotosíntesis, causa perturbación y desequilibrio del metabolismo y acumulación de sustancias tóxicas (Lukatkin *et al.*, 2012).

Las lesiones de deshidratación, frío y calor se atribuyen a los daños en la estructura de las membranas. La disminución en la respiración está correlacionada con la disminución en la actividad mitocondrial. La tolerancia a la deshidratación y al calor en las plantas se deben en parte a reacciones celulares similares a las causadas por el frío, uno es el reordenamiento de la cromatina en masas grandes alrededor de los nucleolos y el desplazamiento de los lípidos de las membranas que forman gotas minúsculas en el citoplasma (Kramer, 1995).

Un caso extremo de tolerancia a la desecación de las membranas y de las reacciones naturales de tolerancia y su alteración por el frío son las referentes a las semillas. Tao *et al.* (1991) sugirieron que las temperaturas bajas durante la imbibición de las semillas, generalmente deshidratadas, afectan la reorganización de las membranas, particularmente las membranas de las mitocondrias.

En estudios de frijol con déficit de humedad, basados en evaluaciones del contenido relativo de agua, conductividad eléctrica, índice de daño y recuperación del crecimiento posterior al estrés, Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003) concluyeron que las membranas radicales de plántulas de frijol silvestre de Chihuahua fueron menos afectadas por los diferentes potenciales de agua que las del frijol silvestre de Durango y las del frijol domesticado.

2.9 LITERATURA CITADA

- Acosta-Díaz, E., M. D. Amador-Ramírez., J. S. Padilla-Ramírez., J. P. Gómez-Delgado y H. Valadez-Montoya. 2007. Biomasa y rendimiento de frijol tipo Flor de Junio bajo riego y sequía. *Agricultura Técnica en México* 33(2): 153-162.
- Acosta G., J. A., y J. Kohashi S. 1989. Efecto de la sequía en tres etapas de desarrollo sobre el rendimiento y sus componentes de dos variedades de frijol, *Phaseolus vulgaris* L. *Agricultura Técnica en México* 15: 51-66.
- Aguirre R., J. R., C. B. Peña-Valdivia, and J. S. Bayuelo-Jiménez. 2003. Morphology, phenology and agronomic traits of two wild Mexican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) populations under cultivation. *South African Journal of Botany* 69(3): 410-421.
- Ayala G., O. J., J. M. Pichardo G., J. A. Estrada G., J. A. Carrillo S., y A. Hernández L. 2006. Rendimiento y calidad de semilla del frijol ayocote en el Valle de México. *Agricultura Técnica en México* 32(3): 313-321.
- Avendaño A., C. H., P. Ramírez V., F. Castillo G., J. L. Chávez S., y G. Rincón E. 2004. Diversidad isoenzimática en poblaciones nativas de frijol negro. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 31-40.
- Barrios-Gómez, E. J., C. López-Castañeda, y J. Kohashi-Shibata. 2011. Relaciones hídricas y temperaturas altas en frijol del tipo Flor de Mayo. *Agronomía Costarricense* 35: 131-145.
- Barrios-Gómez, E. J., y C. López-Castañeda. 2009. Temperatura base y tasa de extensión foliar en frijol. *Agrociencia* 43: 29-35.

- Bayuelo-Jiménez, J. S., C. B. Peña-Valdivia & J. R. Aguirre R. 1999. Yield components of samples of two wild Mexican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) populations grown under cultivation. South African Journal of Plant and Soil 16(4): 197-203.
- Berrocal I. S., J. Ortíz C., and C. B. Peña-Valdivia. 2002. Yield components, harvest index and leaf area efficiency of a sample of wild population and a domesticated variant of the common bean *Phaseolus vulgaris*. South African Journal of Botany 68: 205-211.
- Bitá, C. E., and T. Gerats. 2013. Plant tolerance to high temperature in a changing environment: scientific fundamentals and production of heat stress- tolerant crops (Resumen). En línea: <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/pmc/articles/PMC3728475/> (Consulta: septiembre de 2015).
- Bingru, H. 2006. Plant-Environment Interactions. 3a. ed. Taylor & Francis Group.
- Blum, A., and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. Crop Science 21: 43-47.
- Campbell, A., V. Kapos, J.P.W. Scharlemann, P. Bubb, A. Chenery, L. Coad, B. Dickson, N. Doswald, M.S.I. Khan, F. Kershaw, and M. Rashid. 2009. Review of the literature on the links between biodiversity and climate change: impacts, adaptation, and mitigation. Secretariat of the convention on biological diversity, Montreal. Technical series No. 42. 124p.
- Cardona C., C. Flor A., F. Morales. J., y M. Corrales P. A. 1982. Problemas de campo en los cultivos de frijol en América Latina. 2ª ed. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali. Colombia. 100 p.

- Cárdenas R., F. A. 2000. Investigación agrícola sobre frijol en México durante el periodo 1943 a 1980. *Agricultura Técnica en México* 26: 63-78.
- Celis-Velázquez, R., C. B. Peña-Valdivia., M. Luna-Cabazos y J. R. Aguirre R. 2010. Caracterización morfológica de las semillas y consumo de reservas durante la emergencia de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 27: 61-87.
- Censo Agropecuario 2007. El cultivo del frijol en Zacatecas. Instituto Nacional de Estadística y Geografía 2013. México. 54 p.
- CEDRSSA (Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria). 2014. Evolución de los precios del maíz, frijol y sorgo. 24 p. www.cedrss.gob.mx (Consulta mayo de 2015).
- Chávez D., A. A., H. E. Flores L., C. de la Mora, J. A. Ruiz C., G. Ramírez O., y E. Rubio C. 2014. Sensibilidad de zonas bioclimáticas de México frente al cambio climático. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 10: 2021-2033.
- CDB (Convenio sobre la diversidad biológica). 2007. Cambio climático y diversidad biológica. Día internacional de la diversidad biológica. Naciones Unidas <https://www.cbd.int/doc/legal/cbd-es.pdf> (Consulta: junio 2015).
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1984. Morfología de la planta de frijol común; guía de estudio. Debouck, D. G.; Hidalgo R. Cali, Colombia. 56 p.
- Cubillos A., G. 1990. Biotecnologías e ingeniería genética y su aplicación en papa. 1990. En: Hidalgo, O.A., H. Rincon (eds.). *Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del Cono Sur*. CIP, Lima. pp. 223-237.

- Debouck, D., G., and R. Hidalgo. 1984. Morfología de la planta de frijol común. Guía de estudio. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) Cali, Colombia. 56 p.
- Delgado H., E. H. Pinzón, M. Blair, y P. C. Izquierdo. 2013. Evaluación de líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de retrocruce avanzado entre una accesión silvestre y radical cerinza. Rev. U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica 16(1): 79–86.
- Devi, M. J., T. R. Sinclair, S. E. Beebe, and I. M. Rao. 2013. Comparison of common bean genotypes for nitrogen fixation tolerance to soil drying. Plant and Soil 364: 29-37.
- DOF (Diario Oficial de la Federación). 2013. http://www.dof.gob.mx/nota_detalle.php?codigo=5301093&fecha=03/06/2013. (Consulta: junio de 2015).
- Escaff, G. M., G. D. Saavedra, y C. M. Blanco. 2006. La demanda por alimentos funcionales fuentes de nutraceuticos. Instituto de Investigaciones Agropecuarias (INIA). Tierra Adentro 71: 12-14.
- Espinosa-Alonso, G., A. Lygin, J. Widholm, y O. Paredes-López. 2006. Polifenoles (compuestos nutraceuticos) en frijol silvestre de México. XXVI Congreso Nacional de Bioquímica. Noviembre 2006. Guanajuato, Gto. México.
- Estrada G., G. Guillén, J. E. Olivares, C. Díaz, X. Alvarado, y F. Sánchez. 2007. La transformación genética y genómica del frijol. Biotecnología 14: 281-290.
- FAO, 2007. Legumbres, nueces y semillas oleaginosas. Deposito de documentos de la FAO. www.fao.org/docrep/006/w0073s/w0073s0v.htm (Consulta: junio 2015).

- FAO-SAGARPA. 2012. México: El sector agropecuario ante el desafío del cambio climático. <http://www.sagarpa.gob.mx> (Consulta: mayo de 2015).
- Fernández de C., F., P. Gepts, y M. López. 1986. Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). (Centro Internacional de Agricultura Tropical) Cali, Colombia. 34 p.
- Fernández E., V. Trejo, H. Zavala, y C. Romero. 2015. Actualización de los escenarios de cambio climático para estudios de impactos, vulnerabilidad y adaptación en México y Centroamérica en línea: http://atlasclimatico.unam.mx/inecc/Atlas_2_190215_documentacion.pdf (Consulta: junio 2015).
- García H. E., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., and J. S. M. Muruaga. 1997. Morphological and agronomic traits of a wild population and an improved cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Annals of Botany* 79: 207-213.
- Gaut, S., B. 2014. The complex domestication history of the common bean. *Nature Genetics* 46(7): 663-664.
- Gepts, P. 1990. Biochemical evidence bearing on the domestication of *Phaseolus* (Fabaceae) beans. *Economic Botany* 44(3): 28-38.
- Gepts, P., and D. Debouck. 1991. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *In*: Schoonhoven A. van, and O. Voysest (eds). *Common Beans: Research for Crop Improvement*. CAB International and Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Wallingford, UK.

- González T. G., F. M. Mendoza H., J. Covarrubias P., N. Morán V., y J.A. Acosta G. 2008. Rendimiento y calidad de semilla de frijol en dos épocas de siembra en la región del Bajío. *Agricultura Técnica en México* 34(4): 421-430.
- Hernández-Ávila, M., J. P. Gutiérrez, y N. Reynoso-Noverón. 2013. Diabetes mellitus en México. El estado de la epidemia. *Salud Pública de México*. 55(2): 129-136.
- Hernández-López, V. M., Ma. L. P. Vargas-Vázquez, J. S. Muruaga-Martínez, Hernández-Delgado, y N. Mayek-Pérez. 2013. Origen, domesticación y diversificación del frijol común. *Avances y perspectivas. Revista Fitotecnia Mexicana* 36 (2): 95-104.
- Hidalgo, R. 1991. Colección Mundial de *Phaseolus* del CIAT. Common beans 34:163 -197. En: Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). *Resúmenes Sobre Frijol* 16(3): 43.
- INECC (Instituto Nacional de Ecología y Cambio Climático). 2012. Cambio climático en México. 2012. En línea <http://iecc.inecc.gob.mx/efecto-cambio-climatico.php> (Consulta: octubre 2015).
- INIFAP (Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias). 2007. 2da Reunión Nacional de Innovación Agrícola y Forestal 2007. Cualidades nutraceuticas del frijol. Memoria. México. 344 p.
- IPCC (Intergovernmental Panel on Climate Change). 1997. IPCC special report. The regional impacts of climate change: an assessment of vulnerability. Geneva: IPCC.

- IPCC (Panel Intergubernamental de Expertos sobre el Cambio Climático) 2012.
En línea: http://www.ipcc.ch/home_languages_main_spanish.shtml
(Consulta: mayo 2015).
- Jiménez-Galindo, J., C. E. Valadez-Moctezuma, y N. Marbán-Mendoza. 2010.
Evaluación y caracterización de *Phaseolus* spp. como fuente de resistencia a *Fusarium oxysporum* f sp. *phaseoli* (Fop). Revista Chapingo Serie Horticultura 16(2): 99-105.
- Kaplan, L. 1965. Archeology and domestication in American *Phaseolus* (beans).
Economic Botany 19(4): 358-368.
- Kappelle, M., M.I. Margret, V. Vuuren, and P. Bass. 1999. Effects of climate change on biodiversity: a review and identification of key research issues.
Biodiversity and Conservation 8: 1383-1397.
- Kramer, P.J., and J. Boyer S. 1995. Water relations of plants and soils. Academic Press, San Diego. USA. 495 p.
- Pérez L., H. 2006. Nutracéuticos: componente emergente para la salud. Instituto Cubano de Investigaciones de los Derivados de la Caña de Azúcar (ICIDCA). Sobre los Derivados de la Caña de Azúcar 40(3): 20-28.
- Lépiz I., R., J. de J. López A., F. Santacruz R., y E. Rodríguez G. 2005. Latencia y escarificación química en semillas de frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). Scientia-CUCBA 7(2): 105-113.
- Leterme, P., and L. C. Muñoz. 2002. Factors influencing pulse consumption in Latin America. Brit. J. Nutr. 88: S251-S254.

- López S., J. L., J. A. Ruíz C., J de J. Sánchez G., y R. Lépiz I. 2005. Adaptación climática de 25 especies de frijol silvestre (*Phaseolus* spp.) en la República Mexicana. *Revista Fitotecnia Mexicana* 28(3): 221-230.
- López-Herrera, M., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., C. Trejo L., y A. L. López E. 2007. Estudio comparativo de intercambio gaseoso y parámetros fotosintéticos en dos tipos de hojas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *UDO Agrícola* 7(1): 49-57.
- Lukatkin, A., S., A. Brazaityte, C. Bobinas, and P., Duchovskis. 2012. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review. *Žemdirbystė=Agriculture* 9(2): 111-124.
- Kami, J., V. Becerra-Velásquez, D. Debouck, and P. Gepts. 1995. Identification of presumed ancestral DNA sequences of phaseolin in *Phaseolus vulgaris*. *PNAS* 92(4): 1101-1104.
- Kaplan, L. 1965. Archeology and domestication in American *Phaseolus* (beans). *Economic Botany* 19(4): 358-368.
- Machado N., N. B., M. R. Prioli, A. B. Gatti, and V. J. Mendes C. 2006. Temperature effects on seed germination in races of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Acta Scientiarum Agronomy* 28:155-164.
- Masaya, P., and J. W. White. 1991. Adaptation to photoperiod and temperature. *In*: Schoonhoven A. V., y O. Voysest (eds.) *Common beans: Research for Crop Improvement.*, A. B. Intl. U. K. and CIAT, Cali, Colombia. pp. 445-500.
- Miranda C., S. 1967. Origen de *Phaseolus vulgaris* L. (frijol común). *Agrociencia* 1: 99-109.

- Mojica, L., A. Meyer., M.A. Berhow. and E. González de Mejía. 2014. Bean cultivars (*Phaseolus vulgaris* L.) have similar high antioxidant capacity, *in vitro* inhibition of α -amylase and α -glucosidase while diverse phenolic composition and concentration. Food Research International 69: 38-48.
- Murray, M. B., J.N. Cape, and D. Fowler. 1989. Quantification of frost damage in plant tissues by rates of electrolyte leakage. New Phytologist. 113: 307-311.
- Muñoz S., R. 2010. Frijol, rica fuente de proteínas. CONABIO. Biodiversitas 89: 7-11.
- FAO, 2007. Codex alimentarius. Cereales, legumbres, leguminosas y productos proteínicos vegetales. Roma. 115 p.
- Paredes L. O., y M. E. Valverde. 2006. Los recursos nutraceuticos y medicinales que Mesoamérica le ha dado al mundo. CINVESTAV, México. <http://www.cinvestav.mx/> (Consulta septiembre de 2015).
- Peña-Valdivia, C. B., L. C. Lagunes E. and H. R. Perales R. 1994. Chilling effects on leaf photosynthesis and seed yields of *Phaseolus vulgaris* L. Canadian Journal of Botany 72: 1403-1411.
- Peña-Valdivia, C. B., E. del R. García H, I. Bernal-Lugo, and J. R. Aguirre R. 1999. Seed quality of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) after storage. Interciencia 24(1): 8-13 y 79-80.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2002. The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Seed Science and Technology 30(2): 231-248.

- Peña-Valdivia, C.B., A. B. Sánchez-Urdaneta., J. Meza R. J. Juárez M., R. García-Nava, and R. Celis V. 2010. Anatomical root variations in response to water deficit: wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Biological Research* 43:417-427.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. García N. J. R. Aguirre R., Ma. del C. Ybarra-Moncada, and M. López H. 2011. Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. *Chemistry & Biodiversity* 8(12): 2211-2225.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V. B. Arroyo-Peña. 2012. El frijol silvestre. Síndrome de domesticación. Editorial Colegio de Postgraduados. México. 206 p.
- Peña-Valdivia, C. B., C. Trejo L., R. Celis-Velázquez, y A. López O. 2013. Reacción del frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L.) a la profundidad de siembra. *Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas* 4: 89-102.
- Pritsch, C. 2001. El premejoramiento y la utilización de los recursos fitogenéticos. En: Berretta, A.; Rivas, M. Estrategia en Recursos Fitogenéticos para los Países del Cono Sur. Montevideo: PROCISUR. pp. 111-121.
- Rao, N., K., J. Hanson, M.E. Dulloo, K. Ghosh, D. Novell, y M. Larinde. 2007. Manual para el manejo de semillas en bancos de germoplasma. Manuales para Bancos de germoplasma No.8. Roma Italia. Biodiversity International. 164 p.
- Raven, P., H., R. F. Evert, y S. E. Eichhorn. 1992. Biología de las plantas. Editorial Reverte S.A. España. 550 p.

- Rosado, J. L., López, P., M. Morales, E. Muñoz, and H. Allen. 1992. Bioavailability of energy, nitrogen, fat, zinc, iron and calcium from rural and urban Mexican diets. *British Journal of Nutrition* 68: 45-58.
- Rosas J., C. 2003. El Cultivo del Frijol Común en América Tropical. Escuela Agrícola Panamericana, Zamorano. 2 edición. Honduras. 57 p.
- Rosas J., C., O. Gallardo y J. Jiménez, 2003. Mejoramiento genético del frijol común mediante enfoques participativos en Honduras. *Agronomía Mesoamericana* 14 (1): 1-9.
- Salinas P., R. A., J. A. Acosta G., E. López S., C. A Torres E., F. J Ibarra P., y R. F. Gastelum. 2008. Rendimiento y características morfológicas relacionadas con tipo de planta erecta en frijol para riego. *Revista Fitotecnia Mexicana* 31: 1-9.
- Sánchez-Urdaneta, A., B., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, J. R. Aguirre R., E. Cárdenas y A.B. Galicia J. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia* 28(10): 597-603.
- Secretaría de Economía. 2012. Análisis de la cadena de valor del frijol. *Dirección General de Industrias Básicas*. www.economia.gob.mx (Consulta septiembre de 2015).
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural, Pesca y Alimentación). 2007. Centro de Estadísticas agropecuarias: www.siap.sagarpa.gob.mx (Consulta septiembre de 2015).

- Schoonhoven, A., V., and O. Voysest. 1991. Common Beans. Research for Crop Improvement. CAB International, Wallingford, UK, CIAT, Cali, Colombia. 980 p.
- SIAP (Servicio de Información Agroalimentaria y Pesquera). 2015. www.siap.gob.mx (Consulta septiembre de 2015).
- Singh, S., P. Gepts, and D. Debouk. 1991. Races of common bean (*Phaseolus vulgaris*, Fabaceae). *Economic Botany* 45:379-396.
- Singh, S., P. Gepts, y O. Voysest. 1997. Taller de mejoramiento de frijol para el siglo XXI: Bases para una estrategia para América Latina. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) Cali, Colombia. 559 p.
- Singh, S., P. 2005. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *In*: R.J. Singh; P.P. Jauhar (eds.). Genetic resources, chromosome engineering, and crop improvement. Volume 1, Grain Legumes, Taylor and Francis Group, Boca Raton, Florida, U.S.A. pp. 11-48.
- SINAVEF (Sistema Nacional de Vigilancia Epidemiológica Fitosanitaria). 2009. Consultado en línea: http://portal.sinavef.gob.mx/documentos/SINAVEF_CambioClimaticoYPlagas.pdf (Consulta: mayo de 2015).
- Smartt, J. 1988. Morphological, physiological and biochemical changes in *Phaseolus* beans under domestication. *In*: Gepts, P. (ed.). Genetic Resources of *Phaseolus* beans. Kluwer Academic Publishers. pp. 143-161.
- Socorro, M., y W. Martín, 1998. Granos. Instituto Politécnico Nacional. México. 318 p.

- Sotelo, A., H. Sousa, and M. Sánchez. 1995. Comparative study of the chemical composition of a wild and cultivated beans (*Phaseolus vulgaris*). *Plant Foods for Human Nutrition* 47: 93-100.
- Taiz, L., y E. Zeiger. 2006. *Fisiología Vegetal*. Publicacions de la Universitat Jaume I, D.L. Vol. I y II.
- Tao Zong-ya, Zou Qi and Cheng Bing-Song . 1991. Effect of low temperature during imbibition on ultrastructure in hypocotyls . *Acta botánica Sinica* 1991 33(7): 511-515.
- Tarquis, A. M., A. Gobin, and M. A. Semenov. 2010. Agriculture in a changing climate: Preface. *Climate Research* 44: 1-114.
- Thomas D. C., A. Cameron, R. E. Green, M. Bakkenes, L. J. Beaumont, Y. C. Collingham, F. N. Barend, E. Martinez F. de S., A. Grainger, L. Hannah, L. Hughes, B. Huntley, A. S. van Jaarsveld, G. F. Midgley, L. Miles, M. A. Ortega-Huerta, A. T. Peterson, O. L. Phillips, and S. E. Williams. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature* 427: 145-148.
- Thulin, Mats. 2010. *Phaseolus Linnaeus, Sp. P1. 2: 723. 1753. Flora of China. 10: 260-261*
- Vargas-Vázquez, M., L. P., J. S. Muruaga-Martínez, P. Pérez-Herrera, H.R. Gill-Langarica, G. Esquivel-Esquivel, M. A. Martínez-Damián, R. Rosales-Serna, y N. Mayek-Pérez. 2008. Caracterización morfoagronómica de la colección núcleo de la forma cultivada de frijol del INIFAP. *42:787-797*.
- Voysest, V., O. 2000. Mejoramiento genético del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): legado de variedades de América Latina 1930-1999. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 195 p.

White, J., W. 1988. Conceptos básicos de la fisiología del frijol: guía de estudio. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Cali, Colombia. 56 p.

White, J., N. Sponchiado. 1985. Tolerancia del frijol a la sequía. Interrogantes y algunas respuestas. Hojas de Frijol Para América Latina 7(2): 1-2.

Zamir, D. 2001. Improving plant breeding with exotic genetic libraries. Nature Reviews 2: 983-989.

CAPÍTULO III. CARACTERIZACIÓN FÍSICA, DE GERMINACIÓN Y EMERGENCIA DE SEMILLAS DE FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE

3.1 RESUMEN

La fuente de tolerancia del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) a algunos de factores bióticos y abióticos podría hallarse en los congéneres silvestres, pero éstos deben caracterizarse primero. El objetivo de este estudio fue caracterizar físicamente, la germinación y emergencia de semillas de frijol silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis fue que una o más característica de la progenie son sobresaliente respecto a los cultivares. A muestras silvestres (Durango Típico, Chihuahua y S13), dos cultivares (Bayo Mecentral y Negro Tacaná) y cinco progenies (53b, 51b, 3.3, 118b y 11.1) del S13 y Negro Tacaná se les evaluó: biomasa, anchura, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa, porcentaje de germinación y emergencia de las semillas. El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar con 100 repeticiones, y una semilla como unidad experimental. Los resultados se analizaron con las curvas de frecuencia de tamaño, ANDEVA y comparación múltiple de medias con la prueba de Tukey. Las características físicas, como biomasa, anchura, longitud y el grosor de las semillas mostraron un gradiente entre las variantes silvestres, la progenie (de domesticado con silvestre) y las domesticadas (67 a 124 mg, 4.36 a 5.72 mm, 2.65 a 4.92 mm y 6.81 a 8.47 mm). Las semillas silvestres y de la progenie (1.74 % y 2.12 %) tuvieron proporción mayor de eje embrionario que las domesticadas (1.34 %). Todas esas características pueden ayudar a caracterizar a la progenie del frijol domesticado y el silvestre. La germinación de las semillas y emergencia de las plántulas en condiciones óptimas no difirieron entre las variantes. Solo algunas característica de la progenie, como la proporción de cotiledones y de eje embrionario en las semillas, son características sobresalientes respecto a los cultivares.

Palabras clave: Biomasa de semillas, dimensiones de semillas, domesticación, silvestre.

3.2 ABSTRACT

The source of tolerance of beans (*Phaseolus vulgaris* L.) to some of biotic and abiotic factors could be in wild congeners, but these should be characterized first. The objective of this study was to characterize physically, germination and emergence of seeds of wild, domesticated beans and their progeny. The hypothesis was that one or more characteristic of the progeny are outstanding on the cultivars. Biomass, length, width, thickness, proportion of cotyledons, embryonic axis and seed coat, and percentage of germination and emergence of seeds were evaluated in wild samples (Durango Típico, Chihuahua and S13), two cultivars (Bayo Mecedral and Negro Tacaná) and five selections of Negro Tacaná and S13 progeny (53b, 51b, 3.3, 118b and 11.1): The study was developed with an experimental design completely at random with 100 repetitions, and a seed as experimental unit. Results were analyzed with the curves of frequency of size, ANOVA and multiple comparison of means with the Tukey test. Physical characteristics, such as biomass, width, length and thickness of the seeds showed a gradient between the wild variants, progeny and the domesticated (67 to 124 mg, 4.36 to 5.72 mm, 2.65 to 4.92 mm, and 6.81 to 8.47 mm). Wild seed and progeny (1.74% and 2.12%) had higher proportion of embryonic axis than the domesticated (1.34%). All of these features can help to characterize the progeny of domesticated and wild beans. Seed germination and seedling emergence in optimal conditions did not differ between the variants. Only some feature of the progeny, as the proportion of cotyledons and embryo axis in the seeds, are outstanding features respect the cultivars.

Keywords: Seed biomass, seed dimensions, domestication, wild.

3.3 INTRODUCCIÓN

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa alimenticia más importante en el mundo. Según la FAO este cultivo es producido en sistemas, regiones y ambientes diversos en América Latina, África, el Medio Oriente, China, Europa, Estados Unidos, y Canadá. En 2013 la producción mundial fue de 23.1 millones de toneladas (CEDRSSA, 2014). En México, este cultivo también se realiza prácticamente en casi todas las regiones del país y condiciones de suelo y clima, desde el nivel del mar hasta los 2700 m. Por lo anterior, el frijol ocupa el segundo lugar en importancia dentro de la superficie sembrada total del territorio nacional, y está sólo después del maíz. El rendimiento ponderado promedio nacional de frijol en el periodo de 2000 a 2009 fue de 0.7 toneladas por hectárea (Secretaría de Economía, 2012).

El frijol es una fuente importante de proteínas (14 a 33 %), calorías, vitaminas del complejo B, minerales (Ca, Cu, K, Mg, P, y Zn) y fibra alimentaria (15.5 a 21 g por cada 100 g de grano cocinado), se caracteriza porque es deficiente en aminoácidos azufrados y triptófano pero contiene cantidades suficientes de lisina (1.2 a 1.5 g por 100 g de grano) (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). Las semillas pueden ser consumidas inmaduras, maduras o secas (CIAT, 1984).

Los frijoles que se cultivan actualmente son resultado del proceso de domesticación de frijoles silvestres ancestrales (Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Gepts y Debouck, 1991). Como resultado de la domesticación existen diferencias entre las variantes silvestres y domesticadas, como en el tamaño de las semillas, la permeabilidad de la testa seminal, la latencia, la variabilidad de colores y el contenido de pigmentos antifisiológicos (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). Según Gepts y Debouck (1991) la selección del color de la semilla, brillo, tamaño y forma, han sido de los principales factores evolutivos responsables del mantenimiento y la ampliación de la variación genética en *Phaseolus vulgaris*.

El tamaño de la semilla y el hábito de crecimiento están relacionados con la eficiencia en la asignación de biomasa al grano en el ambiente de crecimiento, pero además depende de otras características de la semilla, como la calidad. Por ejemplo González *et al.* (2008) observaron que el peso de cien semillas de frijol fue afectado por las condiciones de secano y fue más afectado fisiológicamente, después del envejecimiento acelerado. En contraste una recolecta de frijol silvestre de Durango mantuvo su capacidad de emergencia después de mantenerse en condiciones de envejecimiento acelerado (Peña-Valdivia *et al.*, 1999).

Otras características que resultan de la domesticación son la pérdida de latencia (Peña-Valdivia *et al.*, 2002), de impermeabilidad al agua y la dureza de las semillas de frijol, relacionadas con particularidades de la testa (Peña-Valdivia *et al.*, 1999 y 2011).

La latencia es un estado físico que impide la germinación a pesar de que exteriormente existan las condiciones que la promuevan (Egley, 1989). De acuerdo a Keeley (1991) un estado de latencia no es siempre una condición estática, pero algunas semillas pueden pasar por ciclos con latencia y sin ella, a menudo inducido por las condiciones ambientales. La escarificación mecánica, que no dañe al embrión, rompe la latencia en las semillas de frijol silvestre (López *et al.*, 1999), pero las semillas de los frijoles conocidos como intermedios (tipos maleza) no presentan este fenómeno (Lépiz *et al.*, 2005). Además, el almacenamiento a temperatura ambiente (alrededor de 25 °C) elimina gradualmente la latencia de las semillas de frijol silvestre (Peña-Valdivia *et al.*, 2005).

La capacidad de germinación y el vigor son los atributos principales involucrados en el componente de calidad fisiológica de la semilla. La germinación es el proceso fisiológico mediante el cual emergen y desarrollan, a partir del embrión, las estructuras esenciales para la formación de una planta normal (Delouche,

2002). Este proceso comienza a partir de una variedad de actividades anabólicas y catabólicas, como la respiración, la síntesis de proteínas y la movilización de las reservas después de la absorción de agua (Desai, 2004). El vigor en semillas es su potencial biológico para el establecimiento rápido y uniforme en condiciones, incluso desfavorables, en el campo (González *et al.*, 2008).

Los factores externos, como la temperatura, agua, oxígeno y luz, influyen directamente en la germinación de las semillas. La emergencia de una plántula depende entonces de las características fisiológicas y bioquímicas de las semillas, y de su reacción a las condiciones externas a ella, así como de su eficiencia al usar sus reservas durante la germinación (Peña-Valdivia *et al.*, 2013). Al respecto, al evaluar la eficiencia del uso de reservas seminales para la germinación y emergencia de las plántulas en cultivares mejorados, cultivares criollos y variantes silvestres, Celis-Velázquez *et al.* (2010) observaron que los cultivares mejorados fueron más eficientes en el uso de reservas que las demás variantes evaluadas.

Las semillas de frijol silvestre presentan impermeabilidad al agua, esto puede representar problemas durante la germinación. En las semillas, las estructuras como el hilio, micrópilo y el poro de la chalaza regulan la absorción de agua. Al respecto Pérez-Herrera y Acosta-Gallegos (2002) mencionan que la testa y la región micrópilo-hilio participaron de diferente manera en el proceso de absorción de agua en los genotipos cultivados y silvestres, en la mayoría de los genotipos silvestres y en algunos cultivares la participación de las estructuras micrópilo e hilio en la imbibición del agua fue importante, además que presentaron testa impermeable, mientras que en el cv. Flor de Mayo Bajío la absorción de agua se llevó a cabo principalmente a través de la testa, que es altamente permeable.

La testa representa entre 8 y 10 % del total de la semilla (Celis-Velázquez *et al.* 2010), está compuesta de 67% de polisacáridos insolubles no derivados del almidón y 4 % de fibra soluble, además es rica en compuestos fenólicos, que son susceptibles de polimerización y pueden contribuir a la impermeabilización de la testa (Shiga *et al.*, 2011).

El almacenamiento en condiciones que dañan la semilla, como temperaturas altas y humedad relativa alta, ocasionan el fenómeno denominado dureza para la cocción del frijol domesticado, pero no del silvestre (Peña-Valdivia *et al.*, 1999). Otras características intrínsecas a la semilla, como el grosor, composición y microestructura de la testa pueden afectar la dureza de la semilla; además, cambios durante la postcosecha, como la oxidación de lípidos, la formación de pectatos insolubles y modificaciones de los componentes de la pared celular, también pueden alterar irreversiblemente a las semillas. Velasco-González *et al.* (2013) observaron que cultivares de frijol con contenido mayor de cenizas (de 3.60 a 4.63%) presentaron mayor absorción de agua, y que la dureza de la semilla se correlacionó inversamente con la absorción de agua. Los autores confirmaron que las estructuras más densas de la testa provocan menos absorción de agua, más dureza de las semillas. Al respecto Peña-Valdivia *et al.* (2012) coincidieron en que la dureza de la semilla se correlaciona inversamente con la absorción de agua entre variantes silvestres y cultivares de frijol, pero el contenido de cenizas en las silvestres fue mayor o igual (4.3 %) que en los cultivares.

En México existe un potencial genético con numerosas variantes silvestres de frijol, que pueden usarse como fuente de resistencia a estrés biótico y abiótico, con características agronómicas y nutricionales mejores que los tipos domesticados (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). Las respuestas bioquímicas y fisiológicas de las plantas silvestres, a factores ambientales que influyen en su crecimiento y desarrollo, y de las semillas silvestres se conocen parcialmente (Bayuelo-Jiménez *et al.*, 1999; Celis-Velázquez *et al.*, 2010; García *et al.*, 1997; López *et al.*, 1999; 2001; Peña-Valdivia *et al.*, 1998; 2002; 2010; 2011; 2012), pero las características morfológicas y bioquímico-fisiológicas de los tipos derivados del cruzamiento de cultivares y poblaciones silvestres de frijol son prácticamente desconocidas. Principalmente porque estas cruces se han realizado mínimamente, pues en los programas de mejoramiento los mejoradores prefieren utilizar líneas élite dentro de las clases comerciales y evitan utilizar el germoplasma silvestre (Herrera y Acosta, 2008).

El objetivo de este estudio fue caracterizar físicamente, la germinación y la emergencia de semillas de frijol (*P. vulgaris* L.) silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis fue que una o más características de la progenie son sobresalientes respecto a los cultivares.

3.4 MATERIALES Y MÉTODOS

3.4.1 Material biológico

En este estudio se evaluaron tres variantes silvestres, dos domesticadas (o cultivares) y cinco progenies derivadas de la cruce del cultivar Negro Tacaná y el silvestre S13, de *Phaseolus vulgaris* L. (Figura 3.1; Cuadro 3.1).

3.4.2 Variables evaluadas.

Las características que se evaluaron fueron: biomasa, anchura, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa, porcentaje de germinación y emergencia de las semillas.

Biomasa: 100 semillas de cada variante se pesaron individualmente en una balanza analítica (Marca Scintech Modelo No: SA120, precisión ± 0.0001 g).

Dimensiones. 100 semillas de cada variante se midieron individualmente, con un vernier digital.

Estructuras de la semilla: Primero se determinó la biomasa de las estructuras separadas, cotiledón, eje embrionario y testa, y luego se calculó el porcentaje de cada estructura, en cuatro repeticiones de tres semillas cada una. La separación de la testa se hizo con un bisturí. Para obtener la biomasa, las estructuras se deshidrataron a 75 °C durante tres días, cuando alcanzaron peso constante.











Variantes					
Silvestres:					
Domesticados:					
Progenie:					
	3.3	11.1	51b	53b	118b

Figura 3.1. Semillas incluidas en el estudio.

Germinación. La germinación de las semillas a 25 ± 1 °C y oscuridad, se evaluó de acuerdo con lo descrito por Peña-Valdivia *et al.* (2002). Las semillas en esta evaluación no se escarificaron. El número de semillas germinadas se cuantificó cada 12 horas diariamente. Una semilla se consideró que había germinado cuando la radícula había emergido y tenía una longitud de 1 cm, esta medición se realizó con un calibrador digital tipo vernier, estándar y milimétrico, sensibilidad $\pm 0.01\text{mm}$ (Marca Mitutoyo, CD-6C).

Cuadro 3.1. Variantes silvestres, domesticadas y progenies de frijol silvestre.

Variantes	Origen	Fuente
Silvestres		Toro <i>et al.</i> , 1990.
Chihuahua	Chihuahua, México	
Durango Típico	Durango, México	
S13		
Domesticadas		
Bayo Mecentral	México	
Negro Tacaná	México	CIAT, 1982
Progenie		García-Nava <i>et al.</i> 2014.
3.3	Derivada de la cruce de Negro Tacaná y S13	
11.1	Derivada de la cruce de Negro Tacaná y S13	
51b	Derivada de la cruce de Negro Tacaná y S13	
53b	Derivada de la cruce de Negro Tacaná y S13	
118b	Derivada de la cruce de Negro Tacaná y S13	

Emergencia. La emergencia se cuantificó después de sembrar las semillas en un invernadero de polietileno, ubicado en el Colegio de Postgraduados en Montecillo, Municipio de Texcoco, Estado de México (19°31'N, 98°53'O; 2353 msnm), durante el ciclo otoño-invierno del 2014.

La siembra se realizó en charolas de material plástico, con tezontle como sustrato con partícula ≤ 0.5 cm y a 4 cm de profundidad. Las semillas se escarificaron con un corte en la testa, en el lado opuesto al micrópilo con un bisturí. Quince semillas

se sembraron en una charola, con cinco repeticiones por variante. Las charolas se mantuvieron húmedas mediante riego con agua dos o tres veces por semana, desde la siembra hasta que las hojas primarias estuvieron completamente desplegadas (etapa V2) (CIAT, 1982). Cada 12 horas se cuantificó el número de plántulas que emergían, esto es cuando los cotiledones se observaban al nivel de suelo (Fernández *et al.*, 1986).

3.4.3 Diseño experimental y análisis de resultados

El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar, con cinco repeticiones. Los tratamientos fueron los genotipos de *Phaseolus vulgaris*: tres silvestres Chihuahua, Durango Típico y S13 con hábito de crecimiento indeterminado (tipo III); dos domesticados, Bayo Mecentral con hábito de crecimiento determinado (tipo I, CIAT, 1982) y Negro Tacaná con hábito de crecimiento determinado, y cinco muestras, identificadas como 3.3, 11.1, 51b, 53b y 118b derivadas de la cruce del cultivar Negro Tacaná y el silvestre S13. Los resultados fueron analizados con ANDEVA y comparación múltiple de medias.

3.5 Resultados y Discusión

3.5.1. Biomasa de las semillas

La biomasa promedio de las semillas fue significativamente ($p \leq 0.05$) diferente entre los tres grupos, las silvestres tuvieron los valores menores, en promedio entre 49.9 y 76.1 mg cada una. De ellas las de S13 fueron las más livianas y las de Chihuahua y Durango Típico fueron en promedio 52 % más pesadas. Las muestras de frijol silvestre tuvieron cierta heterogeneidad en la biomasa seminal, pues su C.V. varió entre 14.93 % en S13 y 16.82 % en Durango Típico hasta 27.27 % en Chihuahua (Figura 3.2 A).

Las diferencias en la biomasa de las semillas silvestres dentro de cada muestra se confirmaron con las curvas de distribución de la frecuencia de biomasa (Figura 3.3). La distribución difirió entre tres variantes silvestres. La de las semillas en la muestra Chihuahua fue asimétrica y mostró dos máximos, uno alrededor de 55 mg y otro de 90 mg. La biomasa de las semillas Chihuahua mostraron la distribución más amplia entre las silvestres, desde 30 hasta 120 mg, es decir las semillas con biomasa menor de la muestra fueron cuatro veces más livianas que las más pesadas (Figura 3.3 A).

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas en la muestra Durango Típico fue cercanamente simétrica, con cierto sesgo hacia semillas con biomasa menor a la media, y mostró moda en torno a los 70 mg. La distribución de la frecuencia de biomasa seminal mostró que las semillas de esta muestra silvestre se localizaban entre 45 y 100 mg, es decir las semillas con biomasa menor fueron dos veces más livianas que las más pesadas (Figura 3.3 B).

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas de la muestra S13 fue simétrica, mostró moda entorno a los 50 mg. La distribución de biomasa de las semillas de esta muestra se localizó entre 35 y 70 mg, pero 73 % de la biomasa de las semillas en la muestra se concentró alrededor de los 50 y 60 mg (Figura 3.3 C).

Entre las características distintivas de las poblaciones silvestres de frijol, como de otras especies, está la heterogeneidad de sus caracteres morfológicos, fisiológicos y agronómicos y contrasta con la homogeneidad de los tipos domesticados (Harlan, 1992). En oposición a lo que podría esperarse, de acuerdo con el C.V., la heterogeneidad de la biomasa de las semillas de los cultivares fue similar a la de las muestras silvestres, con excepción de Chihuahua, que fue cerca del doble que las otras.

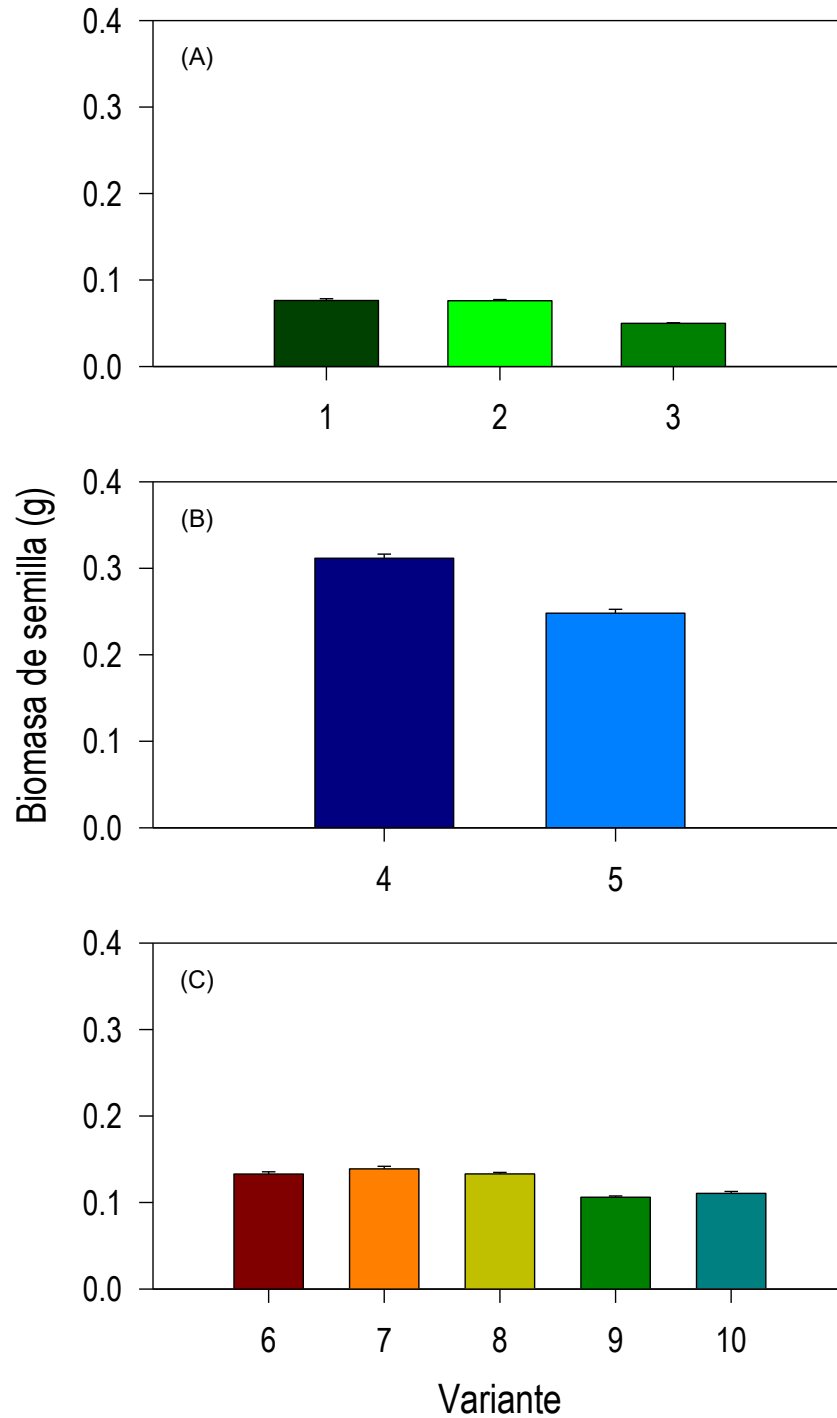


Figura 3.2. Biomasa de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.

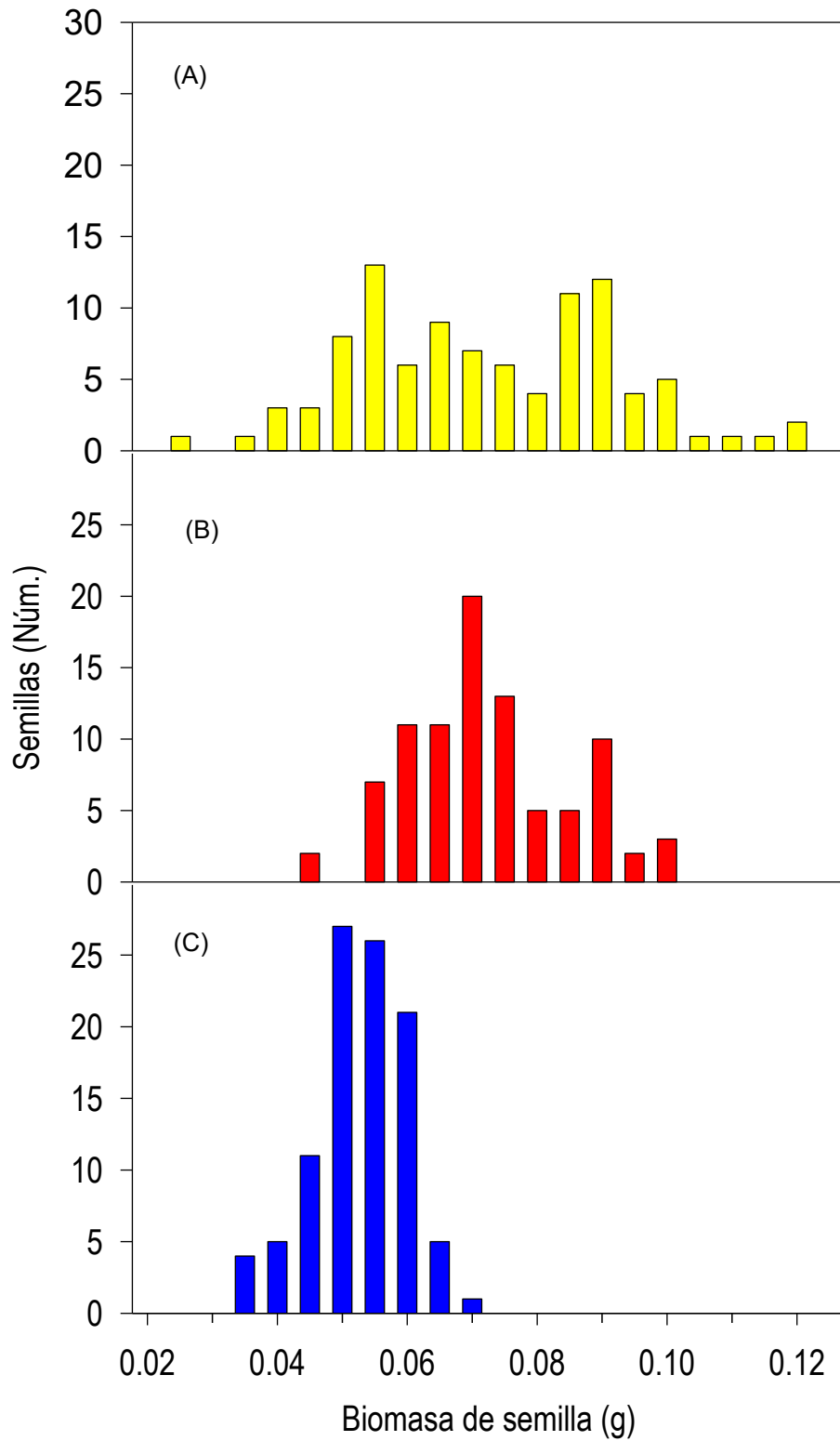


Figura 3.3 Frecuencia de biomasa de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre. (A) Chihuahua, (B) Durango Típico y (C) S13.

Ya que las semillas silvestres se multiplicaron varias veces, en condiciones de campo de cultivo, antes de utilizarlas en el estudio, existe la posibilidad que uno de los efectos del cultivo sea la tendencia a homogeneizar su biomasa después de varios ciclos de cultivo. Efectos sobresalientes en la morfología y biomasa de las semillas silvestres debidos al cultivo ya se han documentado (Berrocal-Ibarra *et al.*, 2002; Peña-Valdivia *et al.*, 1998). Ese fue el caso de algunas plantas de una población silvestre de Durango que duplicaron su biomasa seminal de una generación a otra (Peña-Valdivia *et al.*, 2013).

Como se esperaba las semillas de los cultivares fueron las más pesadas entre todas las muestras; además la biomasa de los cultivares fue diferente ($p \leq 0.001$) entre sí; en promedio las semillas de Bayo Mecentral (311.6 mg; C.V. = 15.21 %) fueron 26 % más pesadas que las de Negro Tacaná (247.6 mg; C.V. = 17.98 %) y de acuerdo con el C.V. la homogeneidad fue relativamente similar en esas muestras. Esto último lo evidenciaron las curvas de distribución de frecuencia de la biomasa seminal, que fue simétrica alrededor de la media y la moda se situó alrededor de los 250 y 325 mg, lo que representó 47 % de las semillas de la muestra de Negro Tacaná y 29 % de Bayo Mecentral (Figura 3.2 B).

La biomasa varias veces menor de las semillas silvestres de frijol respecto a las domesticadas la han documentado varios autores (Celis-Velázquez *et al.*, 2010; Lépiz *et al.*, 2010; Peña-Valdivia *et al.*, 1998). Pero las curvas de distribución de frecuencia de biomasa seminal mostraron traslapo entre las semillas silvestres, Chihuahua y Durango Típico, con las domesticadas. Esto es, la biomasa de las semillas más pesadas (entre 150 y poco más de 250 mg) de esas muestras silvestres fue similar a la de las más ligeras de ambos cultivares (Figura 3.3 A-B y 3.4 A-B).

En relación con lo anterior, Miranda (1979) mencionó que es difícil separar el tamaño de las vainas la biomasa de las semillas de los tipos silvestre y domesticado del frijol, pues la amplitud de la variación se traslapa con la de

algunos tipos domesticados. Estos aspectos fueron confirmados por Peña-Valdivia *et al.* (1998).

En la biomasa seminal de la progenie se detectaron diferencias significativas ($p \leq 0.05$), los valores promedio fluctuaron entre 106.3 y 138.9 mg por semilla; las de la muestra 53b tuvieron entre 20 y 23 % menos biomasa que 3.3, 11.1 y 51.b (Figura 3.2 C).

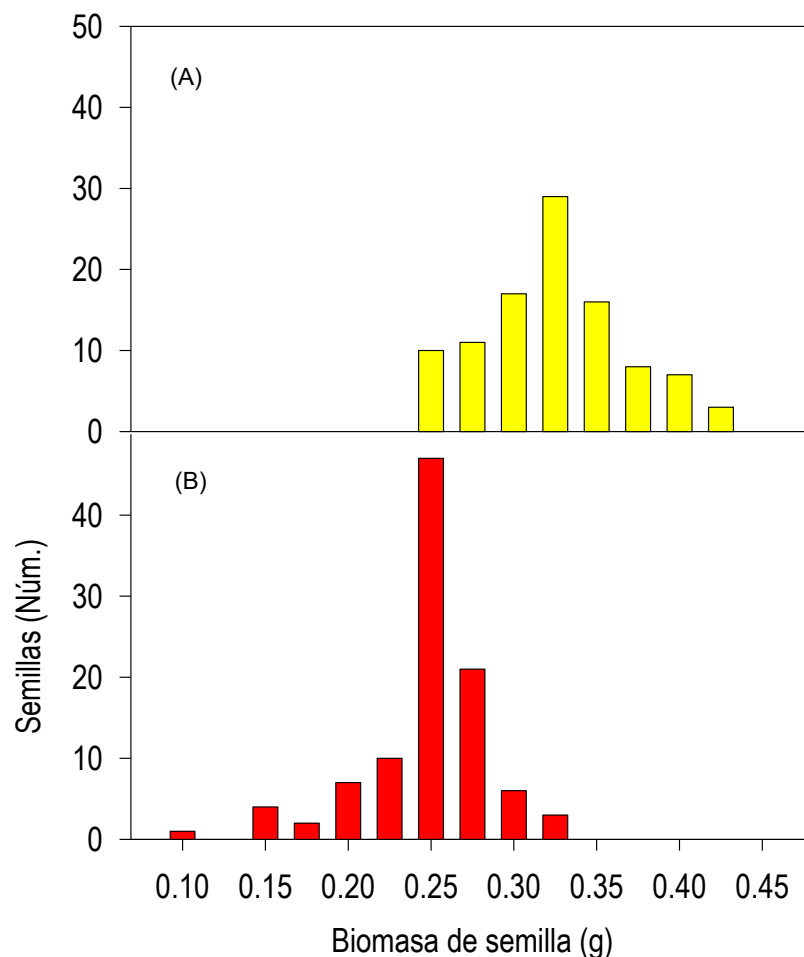


Figura 3.4 Frecuencia de biomasa de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticado. (A) Bayo Mecentral y (B) Negro Tacaná.

De acuerdo con el C.V. la heterogeneidad de esta característica en las semillas fue baja en la progenie 51b (12.77 %) y 53b (13.94 %) y fue mayor en 3.3 (19.94

%), 11.1 (21.09 %) y 118b (19.15 %). Las muestras de las selecciones 51b y 53b fueron las más homogéneas entre las 10 evaluadas; y sobresalió que fueran entre 1 y 5 % más homogéneas que sus progenitores. Estos resultados indican que las semillas de la progenie de frijol domesticado y silvestre pueden presentar como característica excepcional la homogeneidad alta en su biomasa.

Esta característica de las semillas es un carácter de calidad, pues está relacionada con los atributos agronómicos, pues en dependencia de otros factores extrínsecos, contribuye a la emergencia uniforme (ISTA, 2005).

La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas en la progenie mostró algunas diferencias entre las muestras evaluadas (Figura 3.5). Las selecciones 3.3, 51b y 118b mostraron distribución de la frecuencia de biomasa seminal simétrica, con moda entorno a los 13, 12 y 11 mg, respectivamente. La distribución de la frecuencia de biomasa de las semillas de la muestra 3.3 mostró el intervalo más amplio (35 y 70 mg) de las tres muestras y 33 % de la biomasa de las semillas en ella se concentró alrededor de 13 y 14 mg (Figura 3.5 A) y 60 % y 50 % de las semillas de 51b y 118b tuvieron entre 110 y 120 mg (Figura 3.5 C y E).

Entre los cambios reconocidos como resultado de la domesticación está el incremento de la biomasa o tamaño de los órganos de la planta particularmente de las semillas. Pero, se ha demostrado que el incremento de su biomasa, como parte del síndrome de domesticación, no representa el incremento proporcional de cada una de sus estructuras (Peña-Valdivia *et al.*, 1998).

3.5.2. Proporción de cotiledones, eje embrionario y testa en las semillas

La proporción de los cotiledones, el eje embrionario y la testa en las semillas mostraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas y progenie y entre los entre estos grupos (Figura 3.6).

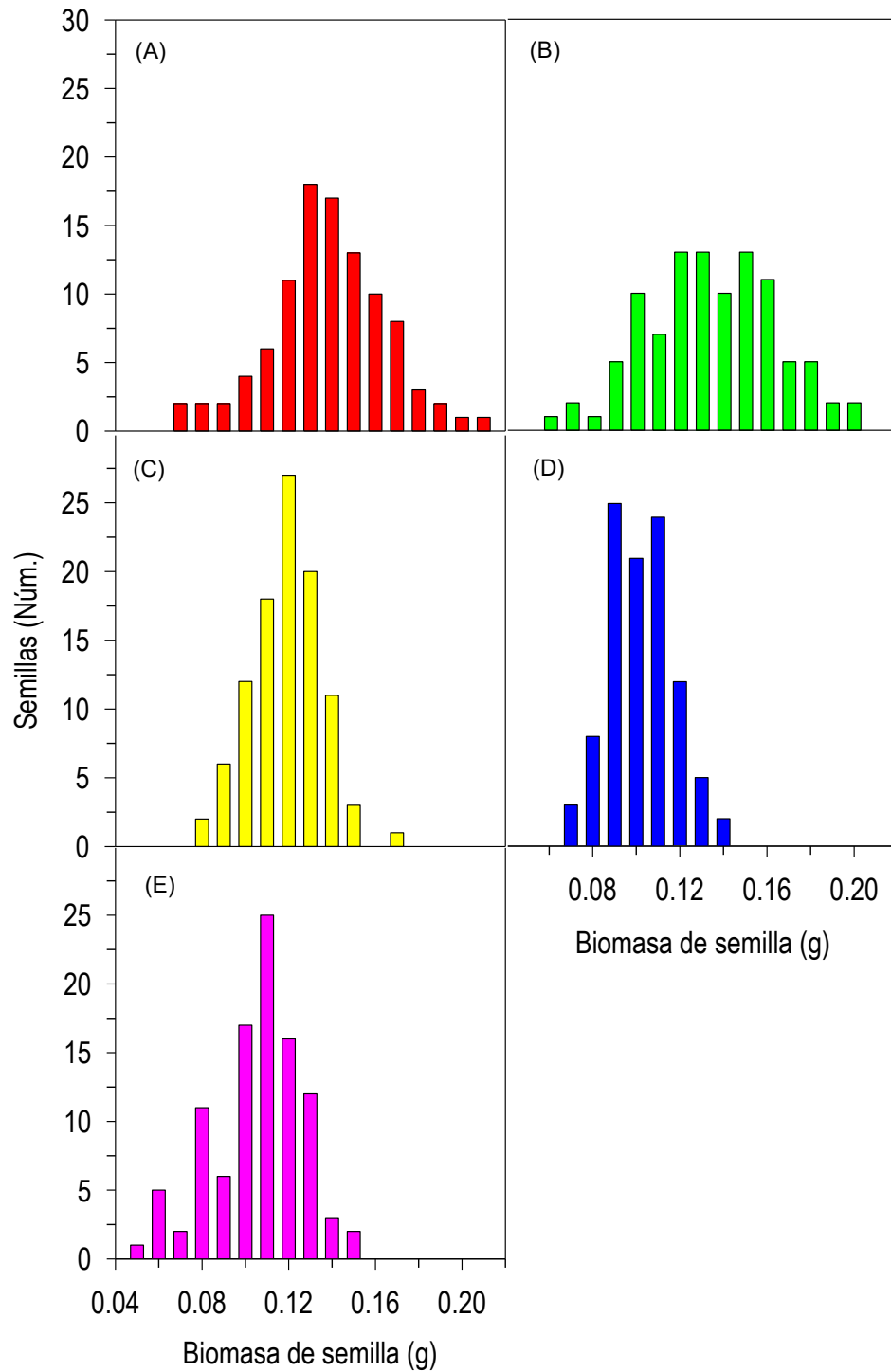


Figura 3.5 Frecuencia de biomasa de las semillas de la progenie de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticado (Negro Tacaná) y silvestre (S13). (A) 3.3, (B) 11.1, (C) 51b, (D) 53b y (E) 118b.

Entre las variantes silvestres se observó un gradiente del contenido de estructuras seminales; en él, S13 presentó la proporción menor ($p \leq 0.05$) de cotiledones (74.21 %) en la semilla, pero la proporción de testa y eje embrionario fue mayor que en Chihuahua (Figura 3.6).

La proporción de cotiledones y de testa no mostró diferencia ($p > 0.05$) entre ambos cultivares, pero la de eje embrionario fue mayor ($p \leq 0.05$) en Bayo Mecentral; la diferencia representó 13.6 % más de esta estructura en la semillas de este cultivar respecto a Negro Tacaná (Figura 3.6). La proporción de cotiledones en las semillas de los cultivares fue significativamente mayor que en las silvestre, la diferencia representó 22.4 % más de esas estructuras en las semillas domesticadas.

La proporción de cotiledones en las semillas de las selecciones de la progenie no mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) entre ellas y en promedio representó 86.15 % de la biomasa total de la semilla. Esta proporción difirió significativamente de la proporción en ambos progenitores, respecto al domesticado fue 3.7 % menor y respecto al silvestre fue 16 % mayor. Estos resultados indican que las selecciones de la progenie del cultivar Negro Tacaná y S13 incluidas en el estudio tendieron a igualar la proporción de cotiledones en las semillas del progenitor domesticado.

La proporción adecuada de cotiledón puede favorecer la germinación y emergencia de la plántula por la cantidad de reservas que representa; pero, se ha señalado que el eje embrionario podría ser la estructura seminal importancia mayor porque durante la germinación, emergencia y establecimiento de la planta como organismo autótrofo dependen de su actividad metabólica (Peña Valdivia *et al.*, 1995).

La proporción de testa mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre y dentro de los grupos de variantes. Entre las semillas silvestres S13 presentó la proporción

mayor de esta estructura y representó poco más de 30 % que en las semillas de Chihuahua y Durango Típico (Figura 3.6).

La proporción de testa en los frijoles domesticados representó en promedio 7.79 % del total de la semilla. Esta proporción fue significativamente ($p \leq 0.05$) menor a la correspondiente al grupo silvestre, pues en promedio representó la mitad. La diferencia entre el S13 y el cv. Negro Tacaná fue mayor, pues la proporción de testa en las semillas del silvestre fue cerca de tres veces la del domesticado (Figura 3.6). Estos resultados son similares a los documentados por Peña-Valdivia *et al.* (1999) en muestras de frijol domesticado y silvestre, con 9 % y 14 %, en cada caso.

La proporción de testa en las selecciones de la progenie formó dos grupos con base en su similitud, 3.3 y 51b constituyeron un grupo con contenido promedio de 11.07 % de testa en las semillas y fue diferente ($p \leq 0.05$) al grupo formado por 53b y 118b, con promedio de 12.53 % (Figura 3.6).

La proporción de testa en las semillas de la progenie representó disminución de 43 y 35.3 % respecto al progenitor silvestre S13 e incrementos entre 45.2 y 64.3 % respecto al progenitor domesticado, Negro Tacaná. Estos resultados indican que la progenie del frijol silvestre y domesticado tendió a mantener una proporción de testa equivalente al promedio de los progenitores.

De acuerdo con Peña-Valdivia *et al.* (2002) la proporción mayor de testa en los frijoles silvestres parece estar relacionada con la regulación de la entrada de agua a la semilla durante la imbibición y la protección de sus estructuras internas, como resultado de la adaptación al ambiente natural donde permanecen estas semillas, por meses o años, desde su liberación de la planta que las origina hasta el momento que germinan. Por lo anterior, la disminución de la proporción de testa en las semillas de la progenie, respecto al progenitor silvestre es un carácter agronómico deseable.

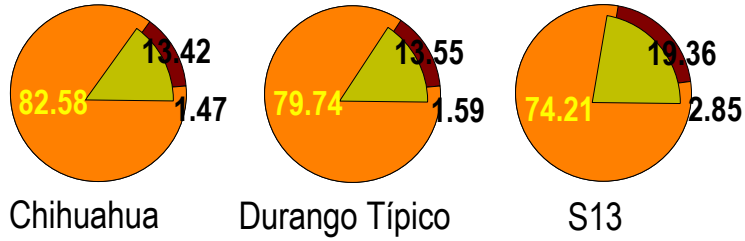
La proporción de eje embrionario en las semillas mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre y dentro de los grupos de variantes. Las variantes silvestres formaron dos grupos según su proporción de eje embrionario seminal. La originaria de Chihuahua y Durango Típico formaron un grupo con (1.53 %) cerca de 30 % menos proporción de testa que las semillas de S13 (Figura 3.6). Estos resultados muestran que la proporción significativamente menor de cotiledones en las semillas S13 es complementada por testa y por eje embrionario.

La proporción de eje embrionario no difirió entre los cultivares (1.33 %), y contrastó con las proporciones mayores de esta estructura en las semillas silvestres; las diferencias representaron entre 12.2 y 38.2 % menos eje embrionario en aquellos respecto a los silvestres. Resultados similares fueron documentados por Peña-Valdivia *et al.* (1998) con muestras silvestres originarias de Durango y el cultivar Bayo Mecentral multiplicados en el mismo campo y ciclo de cultivo; estos autores indicaron que las semillas silvestres tuvieron 2.18 % de testa y las del cultivar únicamente 1.6 %.

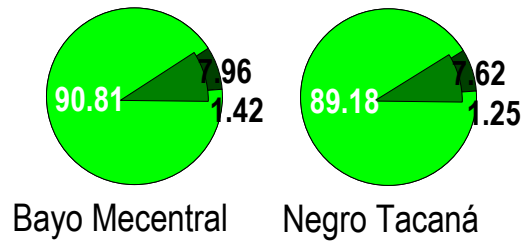
El análisis estadístico indicó que la proporción de eje embrionario no fue significativamente diferente ($p > 0.05$) entre las semillas de las cuatro selecciones de la progenie analizadas (2.12 % en promedio). La proporción de eje embrionario en las semillas de la progenie incrementó significativamente ($p \leq 0.05$) respecto a la del progenitor domesticado, el incremento en términos relativos representó 69 %; en contraste, esa proporción disminuyó significativamente ($p \leq 0.05$) respecto al progenitor silvestre, aunque en promedio en términos relativos representó sólo 6.1 %.

Los resultados indican que las semillas de la progenie de frijol domesticado y silvestre incluida en este estudio tendió a mantener la proporción relativa de eje embrionario en las semillas como la que presentan las silvestres.

Silvestres



Domesticados



Progenie

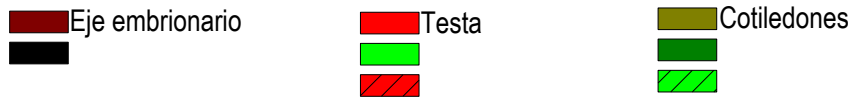
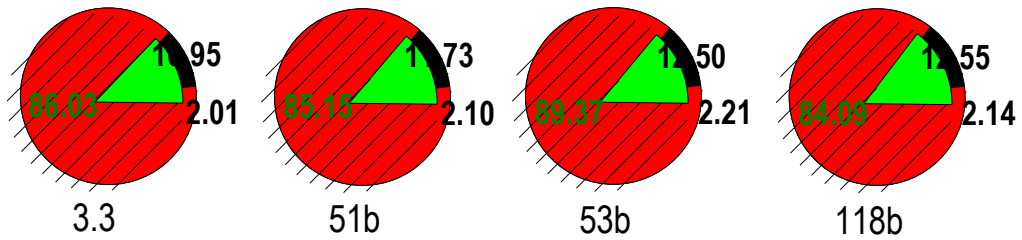


Figura 3.6. Proporción relativa (%) de cotiledones, eje embrionario y testa en las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre, domesticado y progenie del domesticado Negro Tacaná y silvestre S13.

3.5.3. Dimensiones de las semillas

3.5.3.1. Anchura

La anchura de las semillas silvestres varió entre 4.02 mm, en S13, y 4.66 mm, en Durango Típico, y mostró diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre las variantes (Figura 3.7 A). Aunque, en promedio las semillas de Bayo Mecentral fueron sólo 2 % más anchas que las de Negro Tacaná, la diferencia fue estadísticamente significativa y en promedio fueron 29.2 % más anchas que las variantes silvestres (Figura 3.7 B); pero la diferencia entre las de Negro Tacaná y S13 fue menor, ya que aquellas fueron más anchas que las silvestres.

En general la anchura de las semillas fue un carácter poco variable dentro y entre las variantes silvestres y domesticadas, ya que en el primer grupo el C.V. varió entre 6.47 % (en S13) y 9.38 % (en Durango Típico) y en los domesticados fue menor de 8 % (7.67 % en Bayo Mecentral y 5.63 % en Negro Tacaná) (Figura 3.7).

La anchura de las semillas en las selecciones de la progenie fluctuó entre 5.29 mm (en 53b) y 5.96 mm (en 11.1); aunque existieron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) entre alguna de ellas en otras no, fue el caso de la selección 118b que no fue diferente ($p > 0.05$) a 11.1 y 51b (Figura 3.7 C). El C.V. confirmó que la anchura seminal dentro de la progenie, con excepción de la selección 11.1 (C.V. 10 %) fue menor a 7.72 %.

La anchura de las semillas S13 fue 7.14 % menor que del domesticado Negro Tacaná; y en promedio la anchura seminal de la progenie fue 10.5 % mayor que del progenitor silvestre y 20.8 % menor que del progenitor domesticado (Figura 3.7).

Esta información demostró que la anchura es una característica seminal sobresaliente de la progenie, pues es un carácter estable.

3.5.3.2. Grosor

Diferencias significativas en el grosor seminal se detectaron dentro de los grupos de variantes y entre ellos; de las muestras silvestres S13 fueron las semillas más homogéneas en grosor, con C.V. de 7.37 %, y Durango Típico fue la menos homogénea, con C.V. de 13.07 % (Figura 3.8 A).

El grosor de las semillas silvestres tuvo en promedio (2.6 mm) cerca de la mitad de las domesticadas (4.9 mm); las proporciones cambiaron en la progenie, pues su promedio fue 43 % mayor que el progenitor silvestre S13 y 24.2 % menor que del progenitor domesticado, Negro Tacaná (Figura 3.8).

3.5.3.3. Longitud

Diferencias significativas se detectaron en la longitud de las semillas dentro y entre los grupos de las silvestres, domesticadas y progenie (Figura 3.9). En las silvestres esta característica varió entre 6.48 mm (C.V. 9.35 %), en S13, y 7.06 mm (C.V. 7.98 %), en las semillas de Durango Típico. La longitud de las semillas de los frijoles domesticados mostró diferencias significativas ($p \leq 0.001$) entre ellos, las del cv. Negro Tacaná fueron 10 % más largas (C.V. 7.43 %) que las del cv. Bayo Mecentral (C.V. 8.36 %).

La longitud de las semillas de la progenie también mostró diferencias significativas entre las selecciones incluidas en el estudio. De ellas las de 53b fueron las más cortas (7.67 mm; C.V. 10.42 %), las otras cuatro selecciones tuvieron en promedio 8.67 mm de longitud (C.V. entre 7.63 y 9.95 %). Las primeras fueron 15.5 % más largas que el progenitor silvestre y 25 % más cortas que el progenitor domesticado; en contraste el grupo con longitud similar, formado por las selecciones 3.3, 11.1, 51b, y 118b, mostró 37.2 % y 15 % longitud mayor y menor que los progenitores silvestre y domesticado, respectivamente (Figura 3.9).

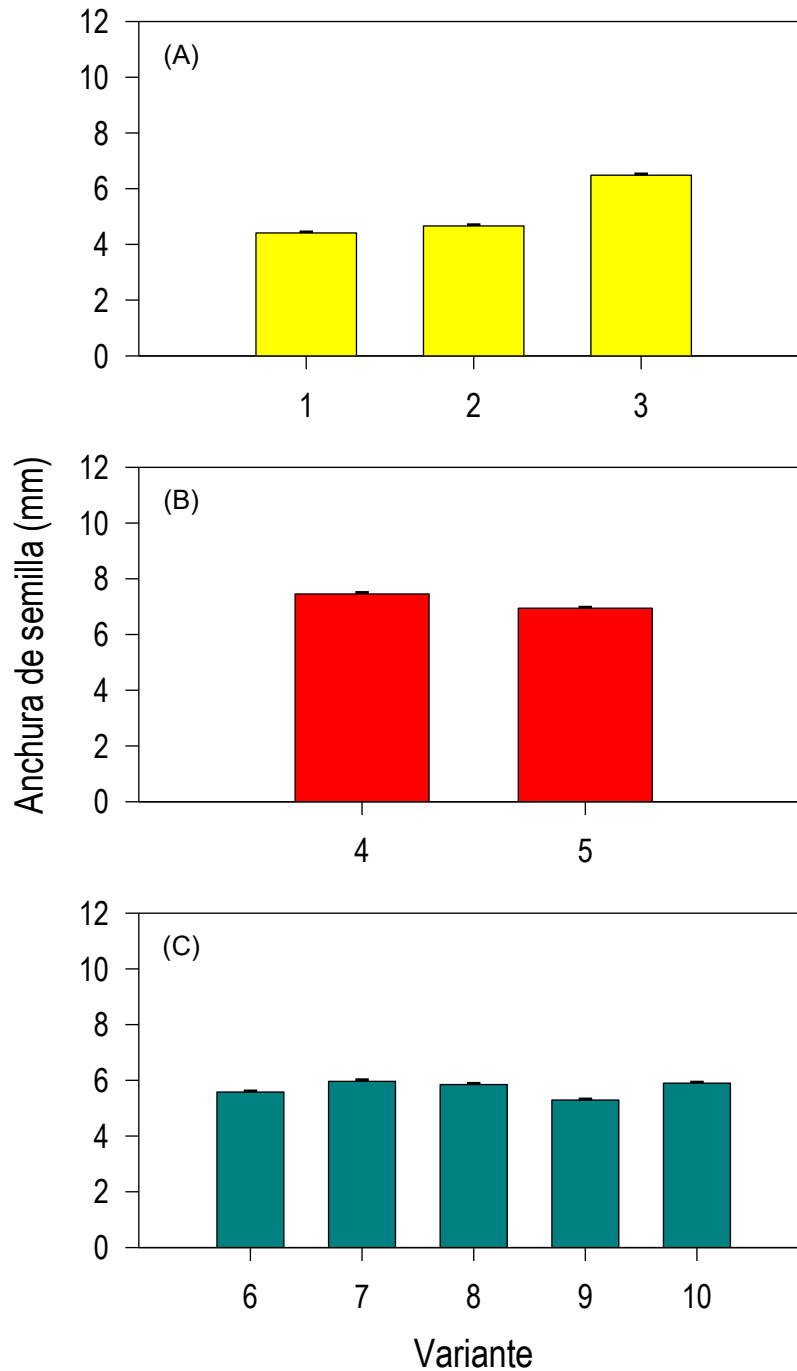


Figura 3.7 Anchura de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.

Estos resultados indican que la progenie tendió a igualar la longitud del progenitor domesticado

3.5.4. Germinación y emergencia

El porcentaje de germinación en condiciones de laboratorio no mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas o selecciones de la progenie, con excepción de 51 b (Figura 3.10). La germinación promedio de las semillas silvestres (92 %), los cultivares (99 %) y la progenie (93 %) es un carácter importante para calificar la calidad de la progenie respecto a los progenitores pues fue cercana a 100 % en todos los casos. Por lo que ésta característica fue independiente de la biomasa y dimensiones de las semillas (Figura 3.2, 3.7, 3.8, 3.9 y 3.10).

Las diferencias entre y dentro de las variantes de los grupos se detectaron en el tiempo para alcanzar la germinación máxima. Entre las variantes silvestres los tiempos fluctuaron entre 84 h en Durango Típico y 252 h en Chihuahua (Figura 3.10 A) y entre los cultivares los valores fueron 72 h en Negro Tacaná y en Bayo Mecentral fue el triple. Entre las selecciones de la progenie el tiempo para la germinación máxima también varió ampliamente, desde 48 h en 53b hasta 648 h en 11.1. El tiempo para la germinación máxima y las diferencias entre las variantes no mostraron alguna relación directa entre las características físicas de las semillas.

Debe señalarse que la selección 51b no se consideró en este análisis porque las 168 h que permanecieron las semillas en condiciones de germinación fue insuficiente y no se mantuvieron el tiempo necesario para evaluar la germinación total.

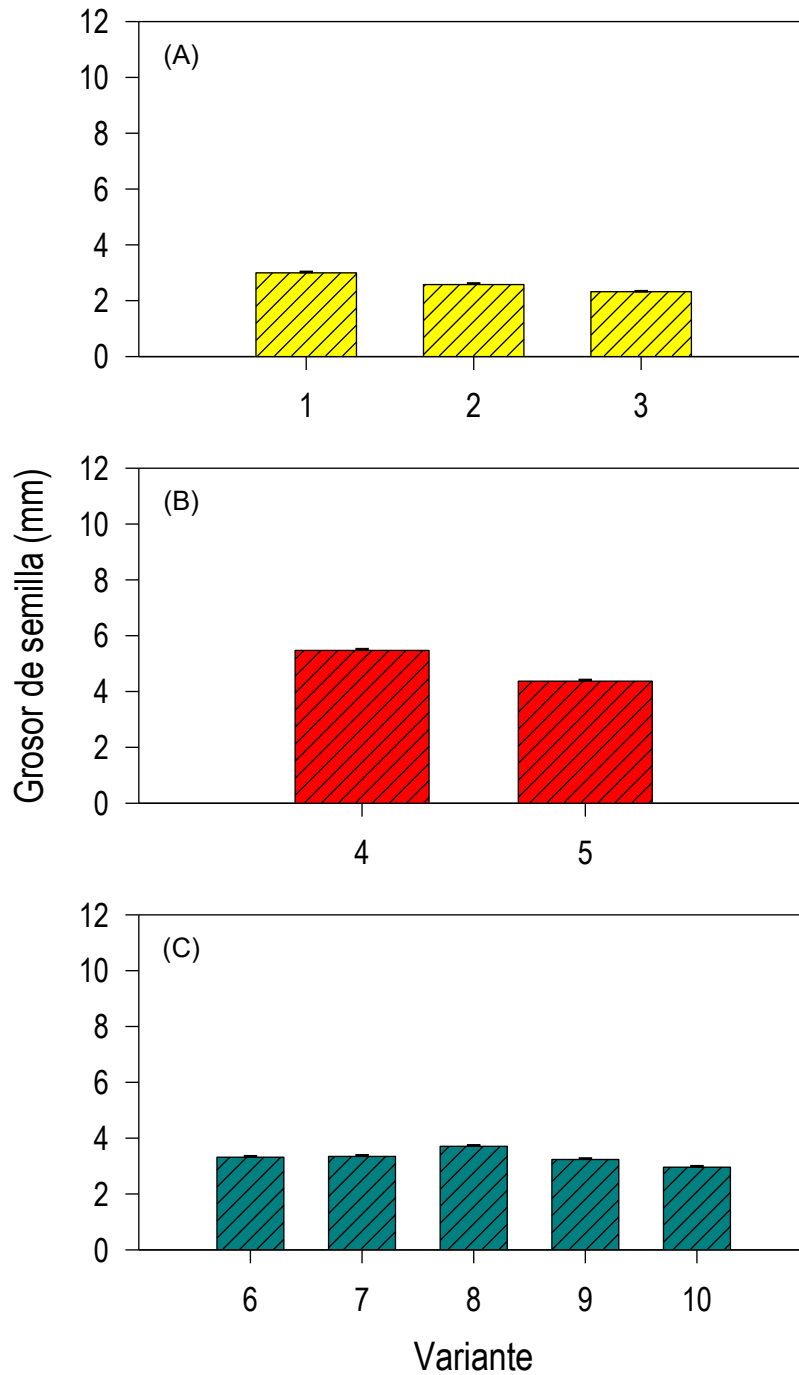


Figura 3.8. Grosor de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.

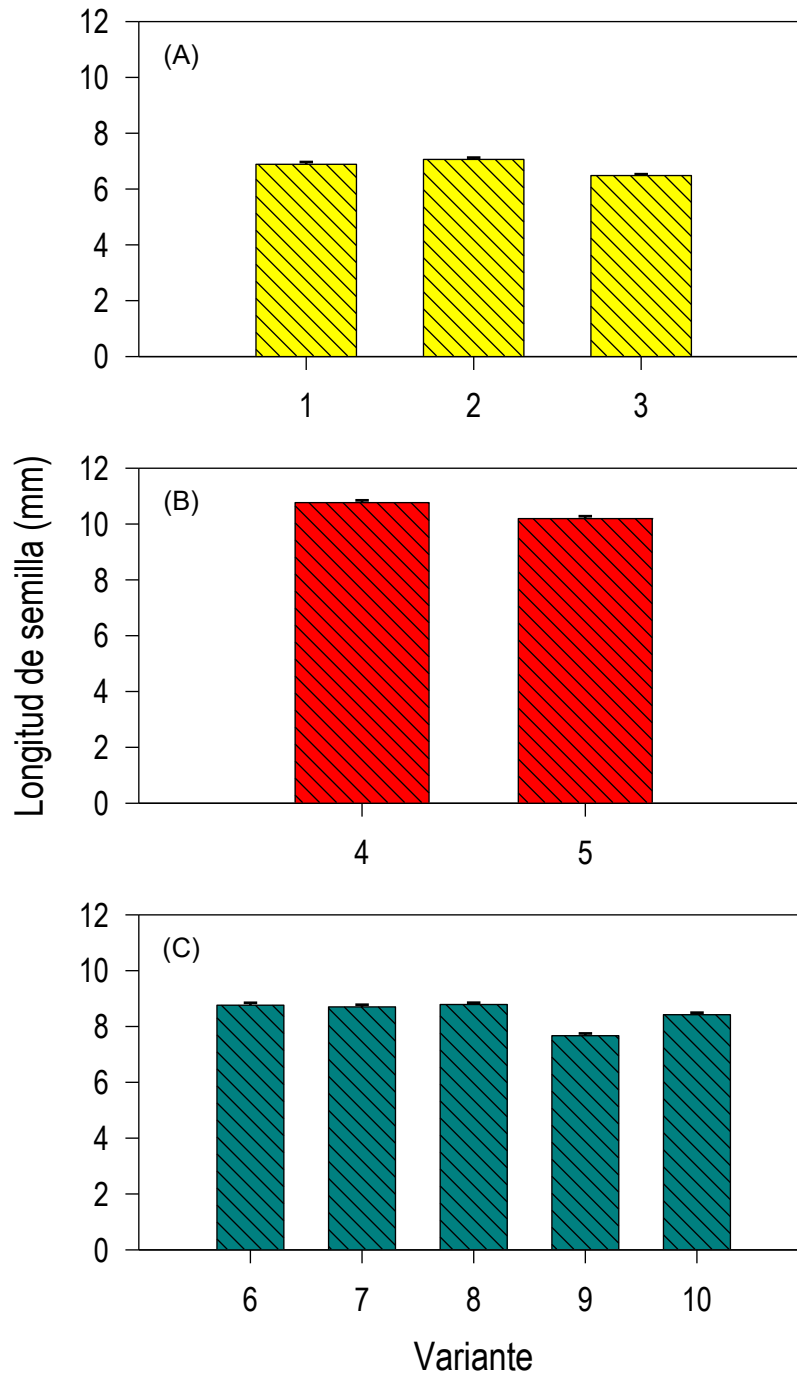


Figura 3.9. Longitud de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes 1: Chihuahua, 2: Durango Típico, 3: S13, 4: Bayo Mecentral, 5: Negro Tacaná, 6: 3.3, 7: 11.1, 8: 51b, 9: 53b y 10: 118b.

El porcentaje de emergencia en condiciones de invernadero como en las que se realizó el estudio no mostró diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las variantes silvestres, domesticadas o selecciones de la progenie (Figura 3.11). La emergencia promedió de las semillas silvestres (95 %), los cultivares (100 %) y la progenie (97 %) es un carácter importante para calificar la calidad de las semillas y específicamente en el caso de la progenie debe señalarse que no hubo diferencia con los progenitores. Por lo que ésta característica, como el caso de la germinación fue independiente de la biomasa y dimensiones de las semillas (Figura 3.2, 3.7, 3.8 y 3.11).

Las diferencias entre y dentro de las variantes de los grupos se detectaron en el tiempo para alcanzar la emergencia máxima, aunque como se señaló en la sección de materiales y métodos las semillas de todas las variantes se escarificaron mecánicamente para esta evaluación. Entre las variantes silvestres los tiempos fluctuaron entre 15 días en S13 y 23 y 24 días en Chihuahua y Durango Típico (Figura 3.11 A). En los cultivares el tiempo para la emergencia máxima de las plántulas de Negro Tacaná fue (14 días) cerca de la mitad que en Bayo Mecentral (25 días). Entre las selecciones de la progenie el tiempo para la emergencia máxima también varió ampliamente, desde 14 días en 53b hasta 24 días en 3.3 y 11.1.

Como en el caso de la germinación, el tiempo para la emergencia máxima no mostró alguna relación directa con las características físicas de las semillas en ninguna de las variantes.

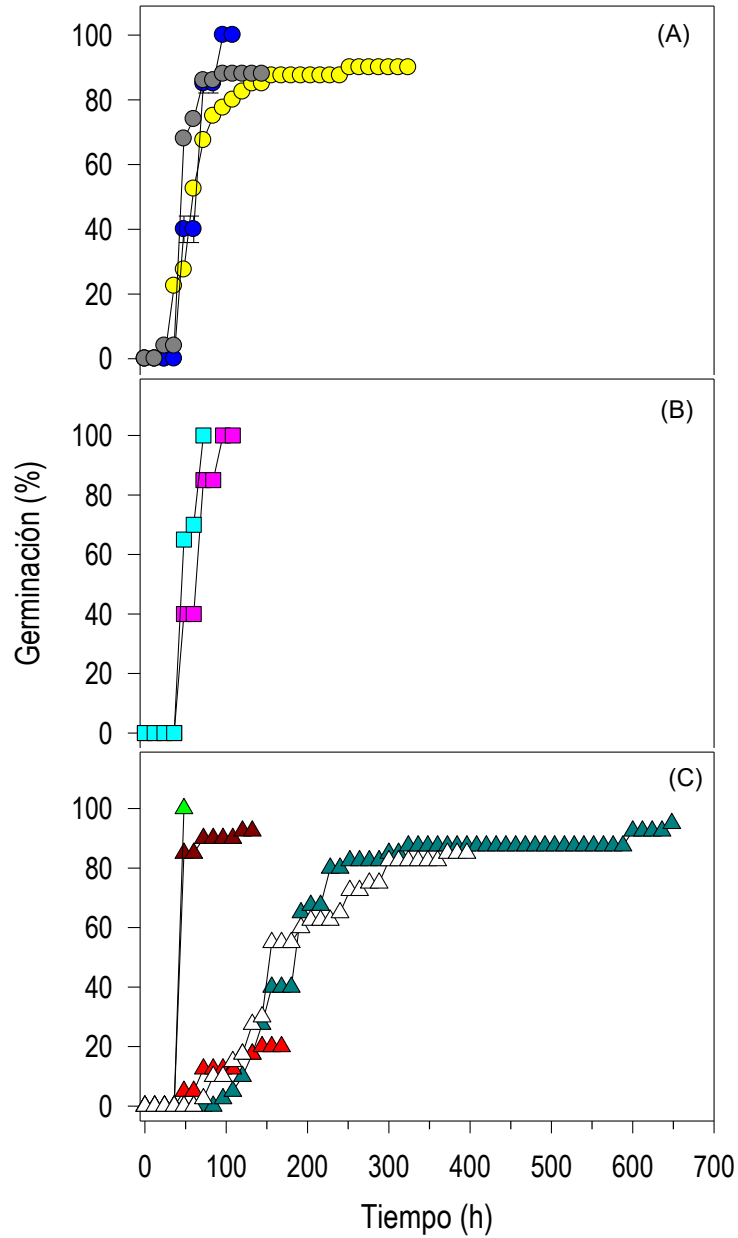


Figura 3.10. Germinación acumulada (25 ± 3 °C y obscuridad) de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruce de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes: Chihuahua (●), Durango Típico (●), S13 (●), Bayo Mecentral (■), Negro Tacaná (■), 3.3 (▲), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) y 118b (△).

Además, en las variantes silvestres y en la progenie el tiempo para la emergencia máxima tampoco mostró una relación directa con el tiempo para la germinación máxima; ya que las variantes que germinaron en menos tiempo no fueron los que emergieron antes o viceversa (Figura 3.10 y 3.11). Las excepciones fueron los cultivares, ya que Bayo Mecentral tardó 70 % más tiempo que Negro Tacaná para la germinación máxima y 79 % más para la emergencia máxima. En las condiciones de este estudio la emergencia total del cultivar Negro Tacaná fue 14 días y para el silvestre S13 fue 15 días, y tres de las cinco selecciones de su progenie, evaluadas en este estudio, utilizaron tiempos similares para la emergencia total.

Este aspecto es sobresaliente, ya que con el mejoramiento se esperan modificaciones de los caracteres agronómicos de las semillas, como la emergencia máxima y sincrónica; esto disminuye las pérdidas de semilla y propicia el desarrollo homogéneo del cultivo (Celis-Velázquez *et al.*, 2010).

3.6 CONCLUSIÓN

Las características físicas, como la biomasa, anchura, grosor y longitud de las semillas de frijol silvestres, domesticadas y su progenie son típicas de cada uno de estos grupos; pero las características fisiológicas, como la germinación y la capacidad de emergencia en condiciones de laboratorio e invernadero son similares entre los grupos. Pocas características de la progenie, como la proporción de cotiledones y de eje embrionario en las semillas, son características sobresalientes respecto a los cultivares.

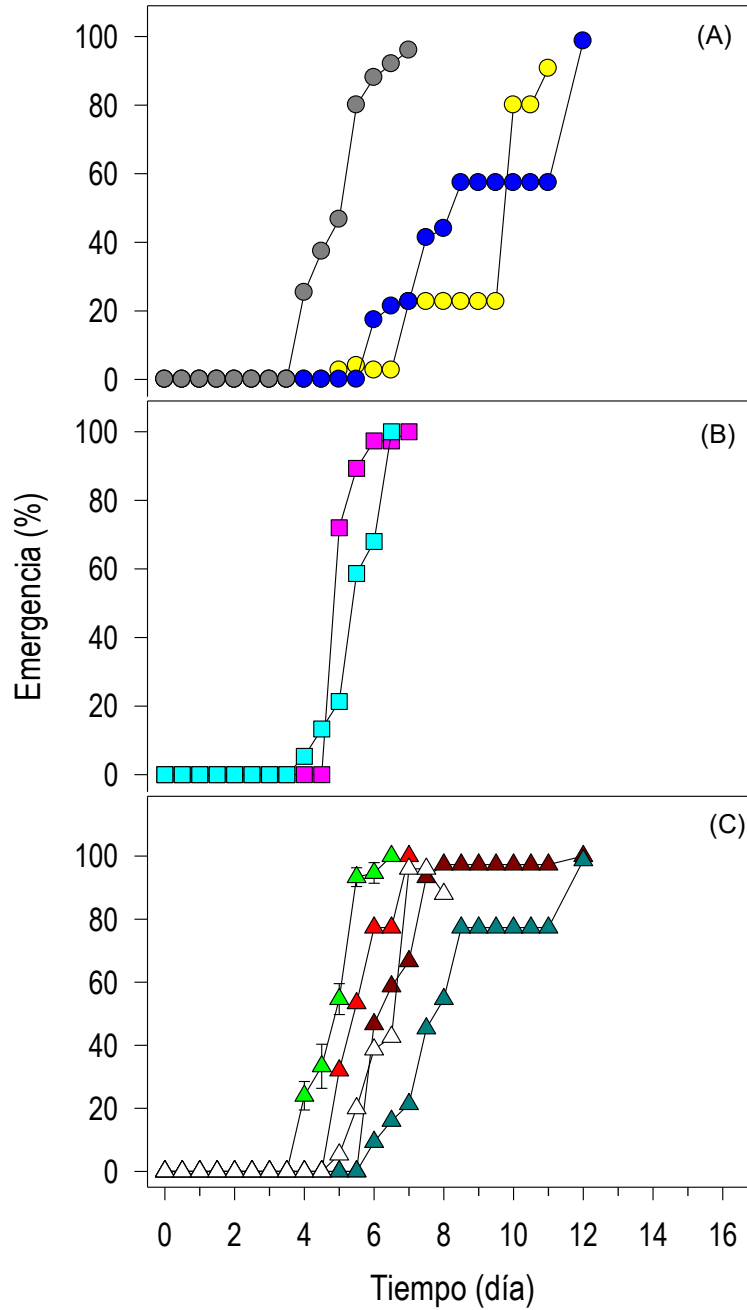


Figura 3.11. Emergencia acumulada (25 ± 3 °C y oscuridad) de las semillas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (A) silvestre, (B) domesticado y (C) progenie de la cruz de domesticado Negro Tacaná y silvestre S13. Variantes: Chihuahua (●), Durango Típico (●), S13 (●), Bayo Mecentral (■), Negro Tacaná (■), 3.3 (▲), 11.1 (▲), 51b (▲), 53b (▲) y 118b (△).

3.7 LITERATURA CITADA

- Bayuelo-Jiménez, J. S., C. B. Peña-Valdivia and J. R. Aguirre R. 1999. Yield components of samples of two wild Mexican common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) populations grown under cultivation. South African Journal of Plant and Soil 16(4): 197-203.
- Berrocal I. S., J. Ortíz C., and C. B. Peña-Valdivia. 2002. Yield components, harvest index and leaf area efficiency of a sample of wild population and a domesticated variant of the common bean *Phaseolus vulgaris*. South African Journal of Botany 68: 205-211.
- CEDRSSA (Centro de Estudios para el Desarrollo Rural Sustentable y la Soberanía Alimentaria). 2014. Evolución de los precios del maíz, frijol y sorgo. 24 p. www.cedrss.gob.mx (Consulta mayo de 2015).
- Celis-Velázquez, R., C.B. Peña-Valdivia., M. Luna-Cabazos y J. R. Aguirre R. 2010. Caracterización morfológica de las semillas y consumo de reservas durante la emergencia de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ) 27: 61-87.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1982. Etapas de desarrollo de la planta de frijol común; Guía de estudio para ser usada como complemento de la unidad audiotutorial sobre el mismo tema. Fernández, F., P. Gepts, M. López. Cali, Colombia. 26 p.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical). 1984. Morfología de la planta de frijol común; guía de estudio. Debouck, D. G.; Hidalgo R. Cali, Colombia. 56 p.

- Delouche, J. C. 2002. Germinación, deterioro y vigor de semillas. Seed News 6(6).
http://www.seednews.inf.br/espanhol/seed66/artigocapa66_esp.shtml.
Consultado 12/09/2015.
- Desai, B. B. 2004. Seed handbook, biology, production, processing, and storage. Second edition. Marcel Dekker, INC. USA. 787p.
- Egley, G., H. 1989. Water impermeable seed coverings as barriers to germination. Plenum Press Series A: Life Sciences 187: 207-223.
- Fernández de C., F., P. Gepts, y M. López. 1986. Etapas de desarrollo de la planta de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). (Centro Internacional de Agricultura Tropical) Cali, Colombia. 34 p.
- García H. E., C. B. Peña-Valdivia, R. J. Aguirre R., J. S. M. Muruaga. 1997. Morphological and agronomic traits of a wild population and an improved cultivar of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Annals of Botany 79: 207-213.
- García N. R., A. García-Esteva, J. Kohashi-Shibata, E. Uscanga-Mortera, E., and C. B. Peña-Valdivia. 2014. Seed yield and its components of wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* L. Annual Report of the Bean Improvement Cooperative 57: 303-304.
- Gepts, P., and D. Debouck. 1991. Origin, domestication and evolution of the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: Schoonhoven A. van, and O. Voysest (eds). Common Beans: Research for Crop Improvement. CAB International and Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Wallingford, UK.

- González T. G., F.M. Mendoza H., J. Covarrubias P., N. Morán V., J.A. Acosta G. 2008. Rendimiento y calidad de semilla de frijol en dos épocas de siembra en la región del Bajío. *Agricultura Técnica en México* 34(4): 421-430.
- Harlan, J. R. 1992. *Crops and man*. 2nd ed. Am. Soc. Agronomy, Madison, WI.
- Herrera F., T. S., y J. A. Acosta G. 2008. Rendimiento de tres tipos de cruas entre genotipos silvestres y cultivados de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Revista Fitotecnia Mexicana* 34: 167-176.
- ISTA (International Seed Testing Association). 2005. International rules for seed testing. *Seed Science & Technology*. 27 p.
- Keeley, J.E. 1991. Seed germination and life history syndromes in the California Chaparral. *The botanical review*. 57(2): 81-116.
- Lépiz I., R., J. de J. López A., F. Santacruz-R., y E. Rodríguez G. 2005. Latencia y escarificación química en semillas de frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L., Fabaceae). *Scientia-CUCBA* 7(2): 105-113.
- Lépiz I., R., J. J. López A., J. J. Sánchez G., F. Santacruz-Ruvalcaba, R. Nuño R., y E. Rodríguez G. 2010. Características morfológicas de formas cultivadas, silvestres e intermedias de frijol común de hábito trepador. *Revista Fitotecnia Mexicana* 33(1): 21 – 28.
- López H., M., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., C. Trejo L., y J. Muruaga M. 1999. Efectos de la escarificación mecánica en la germinación de *Phaseolus vulgaris* L. silvestre y domesticado. *Quaderni di Botanica Ambientale e Applicata* 7: 93-98.

- López H., M., C. B. Peña-Valdivia, J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2001. Differences in seed germination of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) in response to storage. South African Journal of Botany 67(4): 620-628.
- Miranda C., S. 1979. Evolucion de *Phaseolus vulgaris* y *P. coccineus*. En: Contribuciones al conocimiento del frijol (*Phaseolus*) en México. englemann, E. M. (ed.). Colegio de Postgraduados, Chapingo, Estado de México. México. pp. 83-89.
- Peña-Valdivia, C.B., J.R. Aguirre R., E. del R. García H. y J. S. Muruaga M. 1995. Componentes del rendimiento de una semilla de una población silvestre y un cultivar de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Quaderni di Botanica Ambientale e Applicata 6: 181-187.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., E. R. García H., y J. Muruaga M. 1998. Componentes del rendimiento de semilla de una población silvestre y un cultivar de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). Quaderni di Botanica Ambientale e Applicata 6: 181-187.
- Peña-Valdivia, C. B., E. del R. García H, I. Bernal-Lugo, and J. R. Aguirre R. 1999. Seed quality of wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) after storage. Interciencia 24(1): 8-13 y 79-80.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2002. The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Seed Science and Technology 30(2): 231-248.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., A. B. Galicia J., y A. B. Sánchez-Urdaneta. 2005. Germinación, latencia y crecimiento de plántulas de frijol (*Phaseolus*

vulgaris L.). SABER. Revista Multidisciplinaria del Consejo de Investigación. Suplemento 17: 258-260.

Peña-Valdivia, C.B., A.B. Sánchez-Urdaneta., J. Meza R., J. Juárez M., R. García-Nava, and R. Celis V. 2010. Anatomical root variations in response to water deficit: wild and domesticated common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Biological Research 43:417-427.

Peña-Valdivia, C. B., J. R. García N., J. R. Aguirre R., Ma. C. Ybarra-Moncada, and M. López H. 2011. Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. Chemistry & Biodiversity 8(12): 2211-2225.

Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V.B. Arroyo-Peña. 2012. El frijol silvestre. Síndrome de domesticación. Editorial Colegio de Postgraduados. México. 206p.

Peña-Valdivia, C. B., Trejo, C., Celis-Velázquez, R., y López O. A. 2013. Reacción del frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L.) a la profundidad de siembra. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 4: 89-102.

Pérez-Herrera, P. y J.A. Acosta-Gallegos. 2002. Permeabilidad de la testa y la porción micrópilo-hilio en semilla de frijol silvestre y cultivado. Revista Fitotecnia Mexicana. 25(1):57-63.

Secretaría de Economía. 2012. Análisis de la cadena de valor del frijol. *Dirección General de Industrias Básicas*. www.economia.gob.mx (Consulta septiembre de 2015).

Shiga, T. M, B. R. Cordenunsi, and F. M. Lajolo. 2011. The effect of storage on the solubilization pattern of bean hull non-starch polysaccharides. *Carbohydrate Polymers* 83: 362-367.

Toro O, J. Thome, and D. Debouck. 1990. Wild bean (*Phaseolus vulgaris* L.): description and distribution. IBPGR/CIAT. Cali, Colombia.

Velasco-González, O., E. San Martín-Martínez, M. Aguilar-Méndez., A. Pajarito-Ravelero, y R. Mora-Escobedo. 2013. Propiedades físicas y químicas del grano de diferentes variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Bioagro* 25(3): 161-166.

CAPÍTULO IV. EFECTO DE LA TEMPERATURA EN LA PERMEABILIDAD DE LAS MEMBRANAS CELULARES DE HOJAS DE FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) SILVESTRE, DOMESTICADO Y SU PROGENIE

4.1 RESUMEN

Factores ambientales diversos afectan el cultivo del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). La temperatura es uno de los más importantes pues afecta el establecimiento, el desarrollo y la productividad del cultivo. El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la temperatura, entre 5 y 40 °C, en la permeabilidad de las membranas celulares de la primera hoja trifoliolada de plantas de frijol silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis es que un gradiente de tolerancia a las temperaturas extremas existe entre los frijoles silvestres, domesticados y su progenie. Variantes silvestres (Chihuahua, Durango Típico y S13), domesticadas (cv. Bayo Mecertral y Negro Tacaná) y selecciones de la progenie Negro Tacaná y S13 (3.3, 11.1, 51b y 118b) se cultivaron en invernadero. Los folíolos del primer trifolio desarrollado completamente se mantuvieron por 3 h a 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, o 40 °C (iluminadas con luz blanca; $18.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de radiación fotosintéticamente activa). Cuatro círculos (0.636 cm^2) de cada folíolo se colocaron en agua desionizada. La conductividad eléctrica de medio acuoso (tejido vivo) se cuantificó por 3 h. El mismo procedimiento se realizó con el tejido muerto, después de mantenerlo en N líquido por una noche. Con esa información se calculó el índice de daño en las membranas. El estudio se desarrolló con un diseño completamente al azar con seis repeticiones, y una planta como repetición. La conductividad eléctrica originada por el tejido vivo, independientemente de la temperatura, fluctuó entre 10 y 20, 8 y 20, y 0.2 y 15 $\mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ de tejido en las variantes silvestres, domesticadas y en la progenie. Con el tejido muerto la conductividad eléctrica incrementó sin una tendencia identificable, entre el doble (en Negro Tacaná a 10 °C) y cerca de siete veces (en Durango Típico a 25 °C, 51b a 25 y 35 °C) respecto al tejido vivo. El índice de daño de Chihuahua (10 %) indicó que sus

membranas celulares foliares son poco estables en frío, Durango Típico (8.3 % a 5 y a 40° C) es sensible a las temperaturas extremas (frío y calor), Bayo Mecentral es menos sensible a las temperaturas cálidas que a las frías (13 % a 10 y 15 °C), Negro Tacaná es sensible a las temperaturas extremas (10% a 5 y 40 °C), las cuatro selecciones de la progenie mostraron índices de daño entre 0 y 8 %, estabilidad alta a todas las temperaturas, y la selección 11.1 destacó por su tolerancia mayor al frío y al calor. Entre las variantes silvestres hay algunas menos afectadas por el calor, el frío o ambos respecto a las domesticadas y, a la vez, la progenie de frijol domesticado y silvestre es significativamente más tolerante a ambas condiciones que los progenitores.

Palabras clave: Liberación de electrolitos, membranas, plasmalema, permeabilidad.

4.2 ABSTRACT

Different environmental factors can affect the cultivation of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Temperature is one of the most important because it affects the establishment, development and the productivity of the crop. The objective of this study was to evaluate the effect of temperature, between 5 and 40 ° C, in membrane cell permeability of the first trifoliate leaf of wild and domesticated bean plants and their progeny. The hypothesis was that a gradient of tolerance to extreme temperatures exist between wild, domesticated beans and their progeny. Wild (Chihuahua, Durango Typical and S13) and domesticated (cv. Bayo Mecentral and Negro Tacaná) variants, and selections from the progeny Negro Tacaná and S13 (3.3, 11.1, 51b and 118b) were grown in a greenhouse. The leaflets of the first three-foliolate fully developed leave were maintained for 3 h at 5, 10, 15, 20, 25, 30, 35, or 40 ° C (lightened with white light; 18.5 photosynthetically active radiation mol m⁻² s⁻¹). Four circles (0.636 cm²) of each leaflet were placed in deionized water. The electrical conductivity of aqueous medium (living tissue) was quantified by 3 h. The same procedure was done with dead tissue, after holding it in liquid N for one night. That information was used to calculate the membrane damage index. The study was developed with a completely randomized design with six replications, and a plant as repetition. Electrical conductivity produced by living tissue, regardless of temperature, ranged between 10 and 20, 8 and 20, and 0.2 to 15 µS cm⁻¹ 100 mg⁻¹ of tissue in the wild and domesticated variants and their progeny. With dead tissue the electrical conductivity increased without an identifiable trend, between double (in Negro Tacaná to 10 ° C) and about seven times (in Durango Típico at 25 ° C, 51b at 25 and 35 ° C) with respect to the living tissue. The damage index of Chihuahua (10%) indicated that their leaf cell membranes are low stable to cold, Durango Típico (8.3% to 5 and 40 °C) is sensitive to extreme temperatures (hot and cold), Bayo Mecentral is less warm temperatures sensitive than cold (13% at 10 and 15 °C), Negro Tacaná is sensitive to extreme temperatures (10 % at 5 and 40 °C), and four selections from the progeny showed rates of damage between 0 and 8 %, high

stability at all temperatures, and 11.1 selection highlighted by its higher heat and cold tolerance. Wild variants include some less affected by heat, cold or both with respect to the domesticated and, at the same time, the progeny of domesticated and wild beans is significantly more cold and heat tolerant as its parents.

Keywords: Electrolyte leakage, membranes, plasmalema, permeability.

4.3 INTRODUCCIÓN

Factores ambientales diversos afectan el cultivo del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). La temperatura es uno de los más importantes ya que afecta el establecimiento y el desarrollo del cultivo (Machado *et al.*, 2006) y la productividad; Sanghera *et al.* (2011) señaló que este factor abiótico desencadena una serie de cambios morfológicos, fisiológicos, bioquímicos y moleculares en las plantas.

Los efectos en las plantas provocadas por el calor y frío son parcialmente similares (Kramer, 1995). Las lesiones causadas por temperaturas bajas (enfriamiento y congelación) pueden ocurrir en todas las plantas, pero de acuerdo a Snyder y Melo-Abreu (2005) los mecanismos y tipos de daño varían.

Al respecto, se ha señalado que el efecto de las temperaturas que generan estrés en las plantas depende de la duración de la exposición, la sensibilidad de las especies, la etapa de desarrollo en la que se encuentre la planta (Ayala *et al.*, 2006; Lukatkin *et al.* 2012), de las condiciones de la planta debidas al clima durante su crecimiento o cultivo y de su adaptación al frío (Snyder y Melo-Abreu, 2005).

De acuerdo con Donoso *et al.* (2015), en la etapa vegetativa las temperaturas bajas afectan el vigor de las plántulas, el que se traduce en el crecimiento no uniforme en altura de la planta; además, pueden ocurrir lesiones irreversibles en las hojas (como necrosis y clorosis). De acuerdo a Lukatkin *et al.* (2012), la exposición prolongada al frío provoca disminución de la actividad oxidativa de las mitocondrias, reduce la tasa de fotosíntesis (Peña-Valdivia *et al.*, 1994), desequilibra el metabolismo y conduce a la acumulación de sustancias tóxicas.

Premachandra y Shimada (1987) señalaron que el mejoramiento genético para la resistencia en las plantas, depende de la identificación de los mecanismos de

resistencia y del desarrollo de métodos adecuados para medirla. Evidencias experimentales han demostrado que el estrés abiótico puede dañar la membrana plasmática o plasmalema y cuando esto sucede el contenido celular se expulsa al exterior (Chakherman *et al.*, 2009). Por lo anterior, Morales *et al.* (2015) señalaron que la integridad y estabilidad del plasmalema en condiciones de estrés puede considerarse un indicador de resistencia (Blum y Ebercon, 1981); y agregaron que la pérdida de electrolitos para determinar genotipos tolerantes al estrés abiótico se ha demostrado en cultivos de soya, arroz, maíz, trigo y chile.

Al respecto Binotti *et al.* (2008) aseguraron que la liberación de electrolitos, medida mediante los valores de conductividad eléctrica del medio en el que se encuentren los tejidos, se incrementa al mismo tiempo que aumenta el grado de daño en las membranas.

Furt *et al.* (2011) indicaron que el plasmalema en las plantas es la membrana más diversa en composición. Además, la composición y proporción de proteína y lípidos varía con el tipo de célula, etapa de desarrollo y ambiente en el que esté creciendo la planta. Las propiedades fisicoquímicas de los lípidos y las proteínas que forman las membranas permiten que las membranas funcionen como una barrera semipermeable y selectiva a macromoléculas de solutos (Becker *et al.* 2007); por lo que, la alteración en composición u organización de esas macromoléculas en las membranas alterará la permeabilidad y selectividad. Cuando los tejidos foliares se exponen al frío, las membranas celulares sufren cambios en sus lípidos por modificación en la composición de ácidos grasos que los forman, eso permite mantener la función del cloroplasto y otras regiones subcelulares a temperatura baja (Campos *et al.* 2003).

En el caso de la presencia de temperaturas que conducen a la congelación de los tejidos se produce deshidratación celular, esta última es la causa de daño mayor en la planta. Pearce (2001) indicó que en condiciones naturales hay otros factores

que incrementan el daño en estos tejidos, como el viento o la radiación solar, las enfermedades por la exposición de las lesiones, o la formación de cristales de hielo, que causa estrés hipóxico.

El objetivo de este estudio fue evaluar el efecto de la temperatura, entre 5 y 40 ° C, en la permeabilidad de las membranas celulares de la primera hoja trifoliolada de plantas de frijol silvestre, domesticado y su progenie. La hipótesis fue que un gradiente de tolerancia a las temperaturas extremas existe entre los frijoles silvestres, domesticados y su progenie.

4.4 MATERIALES Y MÉTODOS

4.4.1 Material vegetal

El estudio se realizó en el Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Municipio de Texcoco, Estado de México (19°31'N, 98°53'O; 2353 msnm) en un invernadero de polietileno.

Las variantes de *P. vulgaris* L. evaluadas fueron: (a) tres silvestres: Chihuahua, Durango Típico y S13 (Toro *et al.*, 1990), (b) dos domesticadas: Bayo Mecentral y Negro Tacaná y (c) cuatro selecciones de la progenie derivada de cultivar Negro Tacaná y el silvestre S13, e identificadas como 3.3, 11.1, 51b y 118b por el Dr. Jorge Acosta Gallegos del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales Agrícolas y Pecuarias.

4.4.2 Cultivo de las plantas

Las semillas se sembraron en tres grupos durante el ciclo otoño-invierno del 2014. Las semillas se sembraron en charolas de material plástico (49 x 36 x 18 cm), con tezontle (tamaño de partícula ≤ 0.5 cm) como sustrato y a 4 cm de profundidad.

Las semillas se escarificaron con un corte en la testa, en el lado opuesto al micrópilo con un bisturí. Se sembraron quince semillas en una charola, con cinco repeticiones por variante. Las charolas se mantuvieron húmedas mediante riego con agua dos o tres veces por semana, desde la siembra hasta que las hojas primarias estuvieron completamente desplegadas (CIAT, 1982). Posteriormente se regaron con solución Steiner (presión osmótica de 0.018, 0.036, 0.054 MPa.) por 8 días, y durante el resto del cultivo se utilizó la solución a 0.072 MPa. para el riego (Steiner, 1984).

4.4.3 Evaluación de la conductividad eléctrica del medio

Después de que el primer trifolio se expuso la longitud y anchura se midió diariamente para detectar el momento del crecimiento máximo. El primer trifolio desarrollado completamente se cosechó (entre las 9 y 10 am), se lavaron con agua destilada y cada foliolo se colocó en un tubo de ensayo de 2.5 cm de diámetro interno. Los tubos se colocaron dentro de una cámara con ambiente controlado (Seedburo; Modelo ATTGPT-B) por 3 h, iluminadas con luz blanca (radiación fotosintéticamente activa de $18.5 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ y a temperatura constante de entre 5 y 40 °C.

De los foliolos se obtuvieron con un sacabocados cuatro círculos, cada uno con un área de 0.636 cm^2 , se enjuagaron brevemente con agua destilada para eliminar los residuos de la zona de corte, y se pesaron en una balanza analítica (Scentiech; SA120) con precisión de $\pm 0.0001 \text{ g}$, se colocaron en 5 mL de agua desionizada. Los recipientes que contenían el tejido en agua se mantuvieron en un agitador orbital, con agitación ligera (120 RPM), a $25 \pm 2 \text{ °C}$, por 3 h. Cada 30 min se midió la conductividad eléctrica en 100 μL del medio acuoso con un conductímetro (Horiba B-173). A esta condición de medición se le denominó conductividad eléctrica del tejido vivo.

Después de las 3 h el tejido foliar se extrajo del medio acuoso, se envolvieron en un segmento de papel de aluminio y se introdujo en nitrógeno líquido. El tejido se transfirió a 5 mL de agua desionizada y se cuantificó la conductividad eléctrica del medio acuoso en la forma descrita para el tejido vivo. A esta condición de medición se le nombró conductividad eléctrica del tejido muerto.

La conductividad del tejido vivo y muerto se expresó en $\mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ de tejido.

4.4.4 Cálculo del índice de daño

La funcionalidad e integridad de las membranas se cuantificó indirectamente mediante los cambios en la conductividad eléctrica del medio acuoso de acuerdo con la metodología descrita por Murray *et al.* (1989), Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003) y Binotti *et al.* (2008). Para esto se calculó el índice de daño (Id) con la metodología descrita por Prášil y Zámečník (1998).

El índice de daño lo describe la siguiente igualdad:

$$\text{Id (\%)} = ((R_t - R_o) / (R_f - R_o)) \times 100$$

donde Id: índice de daño, R_t : conductividad eléctrica del medio acuoso con el tejido vivo mantenido a cualquiera de las temperaturas entre 5 y 40 °C, excepto 25 °C, R_o : conductividad eléctrica de la muestra a la temperatura óptima (25 °C) y R_f : conductividad eléctrica del medio acuoso con el tejido muerto.

4.4.5 Diseño experimental y análisis de resultados

El estudio se desarrolló con un diseño experimental completamente al azar con seis repeticiones, cada una representada por una planta.

Los resultados fueron analizados con ANDEVA y comparación múltiple de medias de Tukey y graficados con el programa SigmaPlot versión 11.0.

4.5 RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.5.1 Conductividad eléctrica de tejido vivo

La cinética de liberación de electrolitos en el medio acuoso del tejido vivo de todas las variantes mostraron dos fases de liberación de electrolitos, una acelerada en los primeros 30 min y otra lenta las siguientes 2.5 h, hubo dos excepciones de este comportamiento, ellas fueron las selecciones 3.3 y 11.1. En ambas selecciones la liberación inicial de electrolitos los primeros 30 min, fue tipo lag (periodo de adaptación sin cambio en el crecimiento), no fue significativa y en promedio se mantuvo cercana a cero; el incremento acelerado de la conductividad en ambas selecciones se observó entre los 30 y 60 min (Figura 4.3). En la segunda fase la conductividad eléctrica del medio continuó incrementando lentamente en la mayoría de los tratamientos.

En la primera fase, la conductividad eléctrica generada por las variantes silvestres Chihuahua y Durango Típico mostró pocas diferencias, entre 8.0 y $13.8 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$, por lo que no se observó alguna relación directa con la temperatura de exposición del tejido foliar. En contraste, en esa fase inicial S13 sí generó un gradiente de conductividad, entre 8.6 a $20 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$, dependiente de la temperatura. La conductividad menor se obtuvo con el tejido expuesto a 5 y 40 °C (alrededor de $10 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$) y las mayores (entre 15 y $19 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$) correspondieron a los tejidos expuestos a 15 , 30 y 35 °C (Figura 4.1).

En la segunda fase de liberación de electrolitos se obtuvo la conductividad eléctrica máxima de cada tratamiento, pero en algunos de ellos fue similar al valor de la primera fase (Figura 4.1).

La cinética de liberación de electrolitos en el tejido foliar de Durango Típico fue notablemente similar entre las temperaturas y contrastó parcialmente con S13, que sí mostró diferencias por efecto de la temperatura. Además, la conductividad máxima generada en cada temperatura mostró diferencias entre las variantes (Figura 4.1).

Estos resultados indican que el tejido foliar de las variantes silvestres del estudio reaccionan parcialmente diferente a la temperaturas entre 5 y 40 °C y son evidencia indirecta de que los electrolitos liberados al medio difieren en cantidad, tipo o ambos.

Los cultivares en la primera fase de la cinética de liberación de electrolitos mostraron diferencias significativas. En Bayo Mecentral con 5 y 40 °C la conductividad eléctrica del medio a los 30 min fue en promedio $7.10 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ y con 10 a 35 °C incrementó a casi el triple ($20 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$). En Negro Tacaná la tendencia de liberación de electrolitos en la primera etapa fue parcialmente similar a la descrita en Bayo Mecentral, pero la conductividad producida por los tejidos expuestos a 5 °C fue la menor de todas (Figura 4.2).

En la segunda fase de liberación de electrolitos se obtuvo la conductividad eléctrica máxima con los tejidos foliares de los cultivares en cada temperatura. Las diferencias generadas por las temperaturas se mantuvieron en Negro Tacaná, pero en Bayo Mecentral se incrementaron, respecto a las de la primera fase; ya que la conductividad producida por los tejidos expuestos a 5 y 40 °C fue cerca de 2.5 veces menor que a 15 y 30 °C (Figura 4.2).

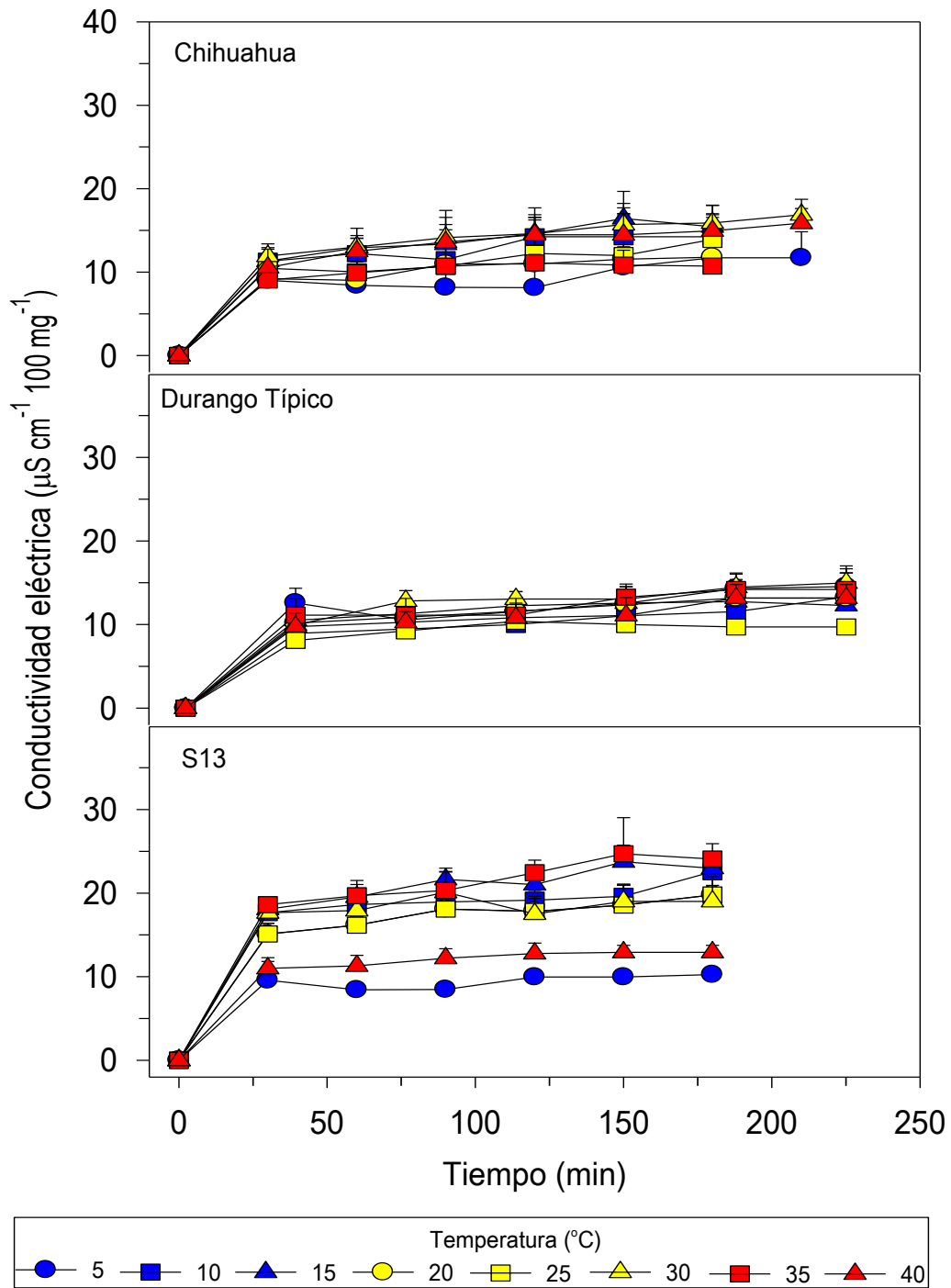


Figura 4.1. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestres (n = 6).

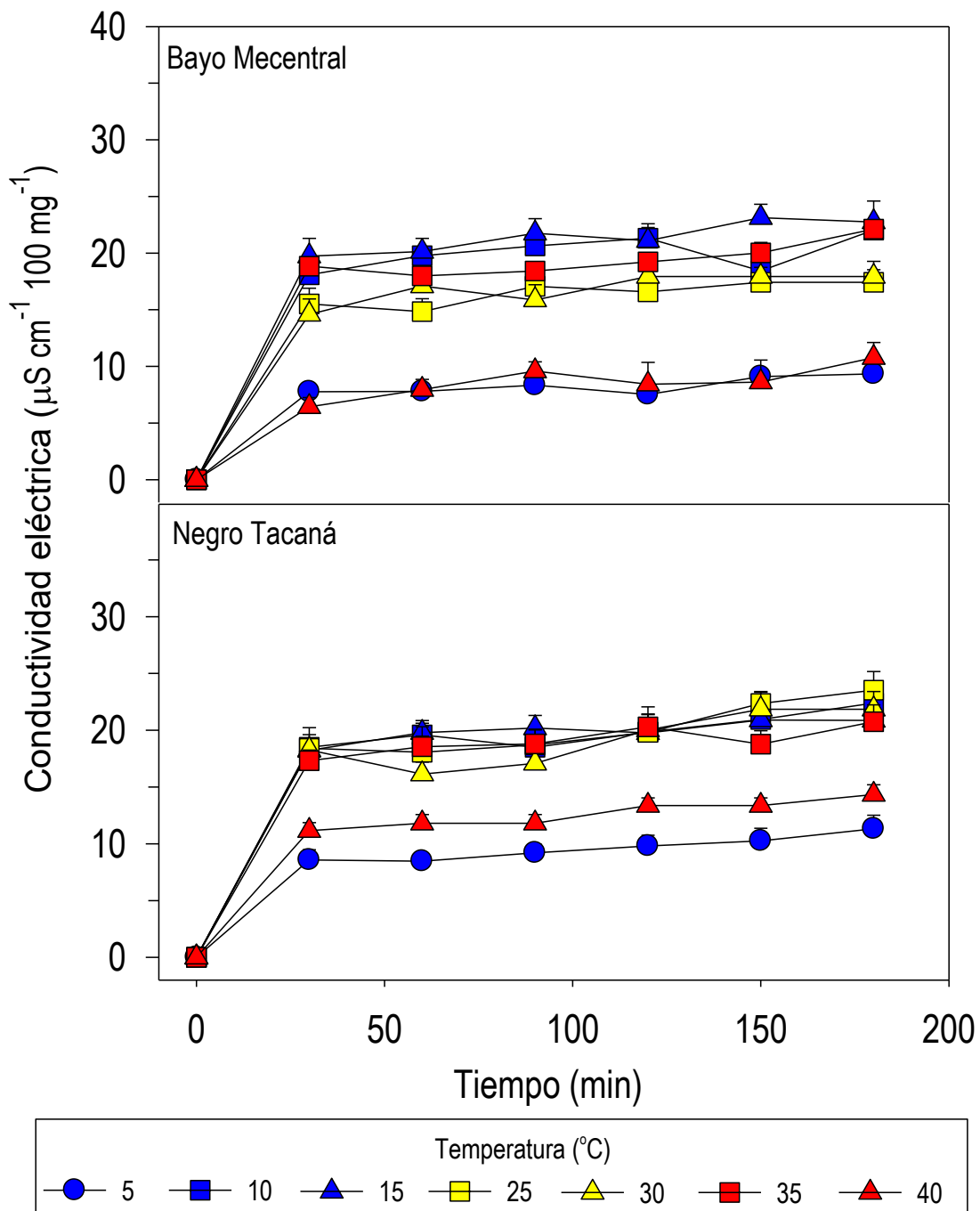


Figura 4.2. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticados (n = 6).

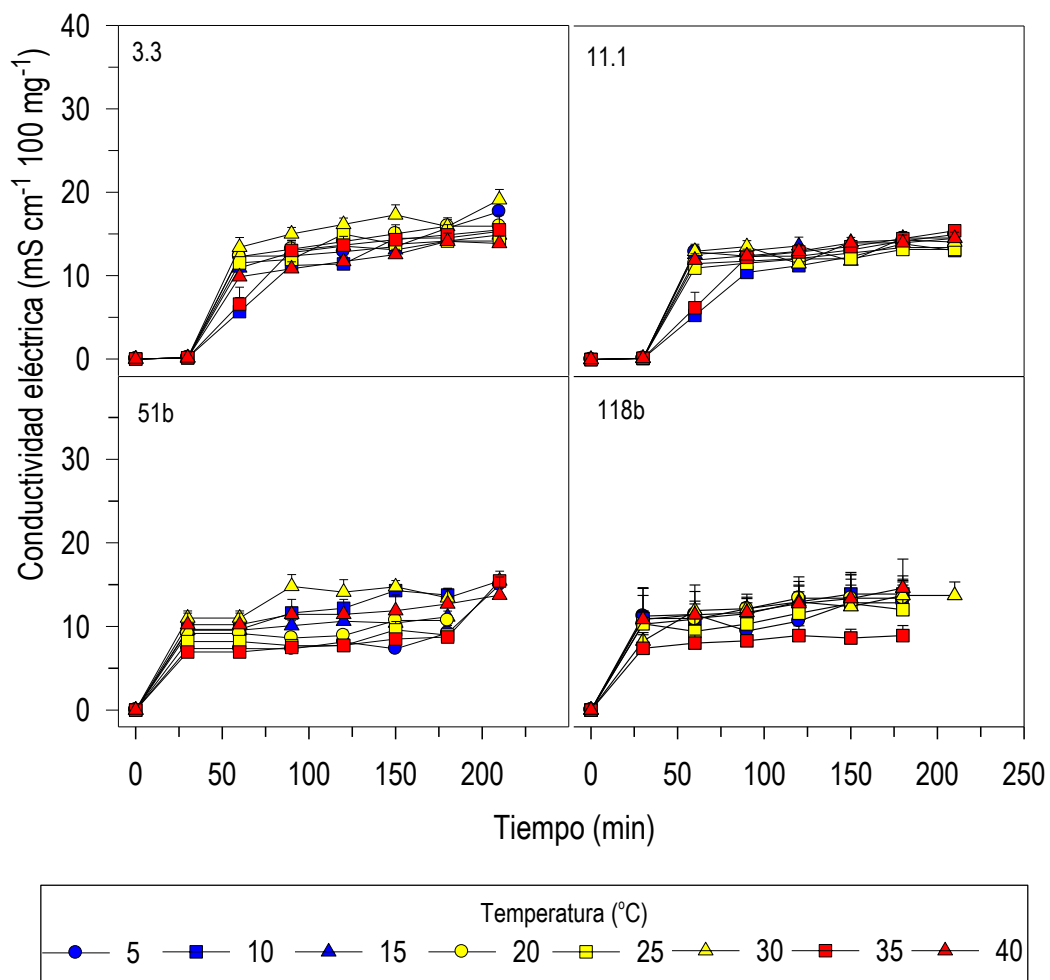


Figura 4.3 Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar vivo, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de la progenie de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).

La conductividad máxima del tejido foliar con las temperaturas diferentes contrastó entre los cultivares, esto indica que la reacción a la temperatura fue dependiente del cultivar.

Las selecciones 3.3 y 11.1 mostraron cinética de liberación de electrolitos atípica si se compara con la de las otras siete variantes; ambas presentaron una fase tipo lag en los primeros 30 min, otra fase de incremento acelerado entre los 30 y 60 min y luego la fase de liberación lenta que se extendió por 120 o 150 min. Aunque al final de la fase acelerada se observaron diferencias pequeñas entre algunos de los tratamientos en la fase lenta las diferencias se disiparon y las cinéticas mostraron que las temperaturas tuvieron el mismo efecto dentro y entre esas dos selecciones (Figura 4.3).

Las selecciones 51b y 118b no presentaron la fase tipo lag en la liberación de electrolitos, pero el incremento acelerado de la conductividad y el lento, posterior al acelerado, no mostraron diferencias entre las temperaturas ni entre las cuatro selecciones ($p>0.05$) (Figura 4.3).

La conductividad mayor de los tejidos foliares vivos de Negro Tacaná y de S13 con temperatura entre 10 y 35 °C fue de alrededor de $22 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ y ninguna de las selecciones de su progenie alcanzó esos valores; en promedio las cuatro selecciones mostraron 33 % menor liberación de electrolitos que ambos progenitores (Figura 4.1 a 4.3). Estos resultados indican que la progenie de frijol silvestre y domesticado puede expresar características excepcionales diferentes a las de los progenitores.

4.5.2 Conductividad eléctrica de tejido muerto

La cinética de liberación de electrolitos del tejido muerto, independientemente de la temperatura a la que fueron expuestas las hojas, mostró dos fases, la única

excepción fue la selección 3.3 con tres de ellas. Así, en la mayoría de los casos en los primeros 30 o 60 min la conductividad eléctrica había alcanzado el valor máximo o cercano a él y durante las siguientes 2.5 h, en el medio acuoso incrementó lentamente o mantuvo su conductividad. Entre los tratamientos que mantuvieron sin cambio la conductividad eléctrica en la segunda fase estuvieron los de Negro Tacaná a 5, 10, 15 y 30 °C y de la progenie 51b a 15 °C, entre otros (Figura 4.4 a 4.6).

Los tratamientos en los que la fase inicial se alargó a 60 min correspondieron a temperaturas diferentes en S13, Bayo Mecentral y Negro Tacaná (Figura 4.4 y 4.5).

La conductividad eléctrica del tejido muerto de la selección 3.3 mostró al inicio una fase tipo lag, con incremento mínimo, que se extendió hasta por 60 min con la mayoría de las temperaturas (Figura 4.6). En la siguiente fase el incremento en los siguientes 30 min fue significativo ($p \leq 0.05$) respecto al inicial y fue incrementando pero no fue considerable. En la tercera fase la conductividad eléctrica del medio continuó incrementando lentamente en la mayoría de esos tratamientos.

Los valores de conductividad en la primera etapa fueron notablemente variables dentro y entre las variantes y no se identificaron tendencias dependientes de la temperatura. En la primera etapa, la conductividad eléctrica generada por Chihuahua y S13 mostró valores entre 25 y 72 $\mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$, y en ninguna de las dos variantes se observó alguna relación directa con la temperatura de exposición del tejido foliar. En contraste, en Durango Típico la conductividad eléctrica al final de la primera etapa y en general de la cinética completa varió poco (43 a 55 $\mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$) entre las temperaturas y los valores de esos tratamientos se sobrepusieron unos y otros (Figura 4.4).

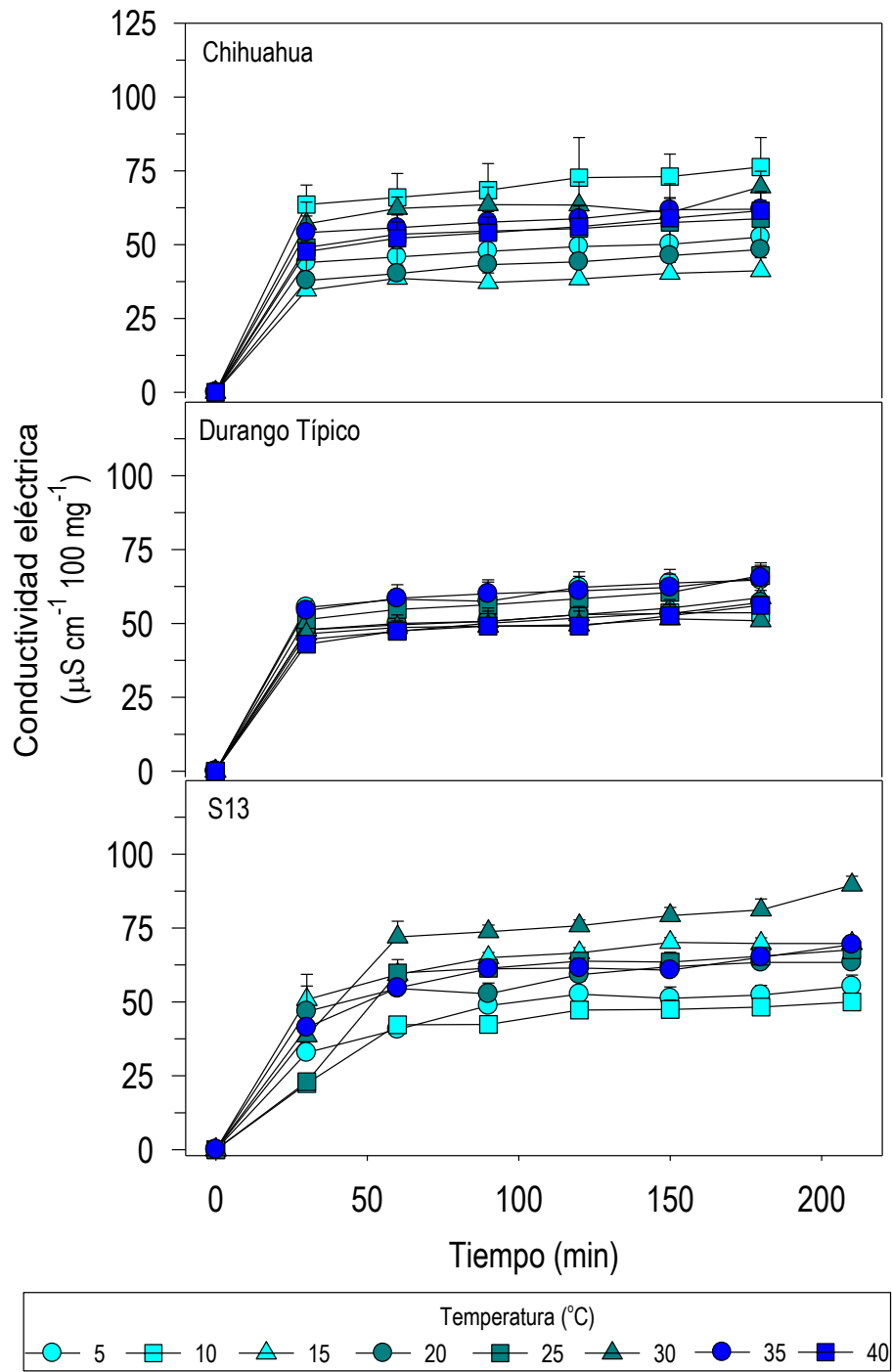


Figura 4.4 Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestres (n = 6).

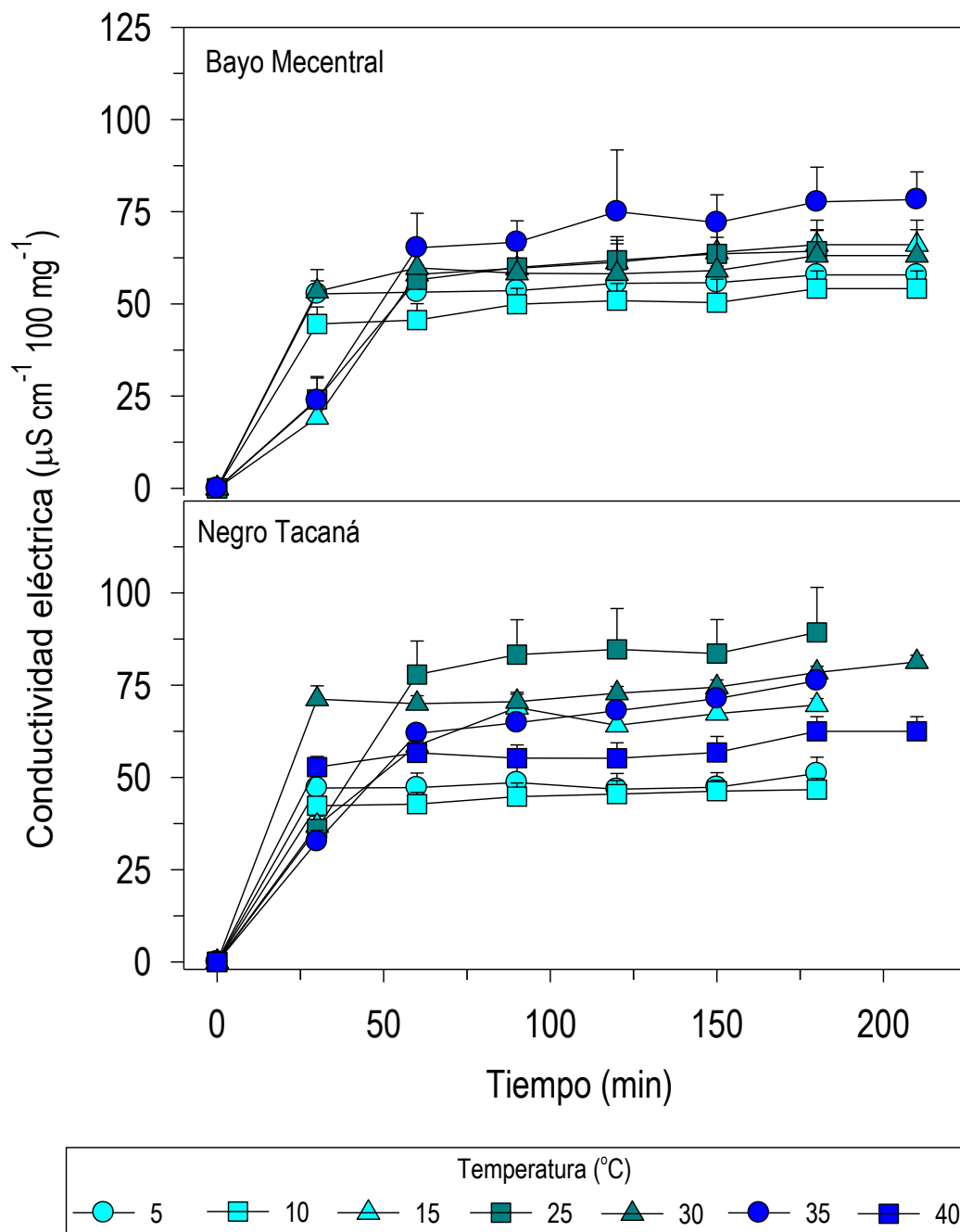


Figura 4.5. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticados (n = 6).

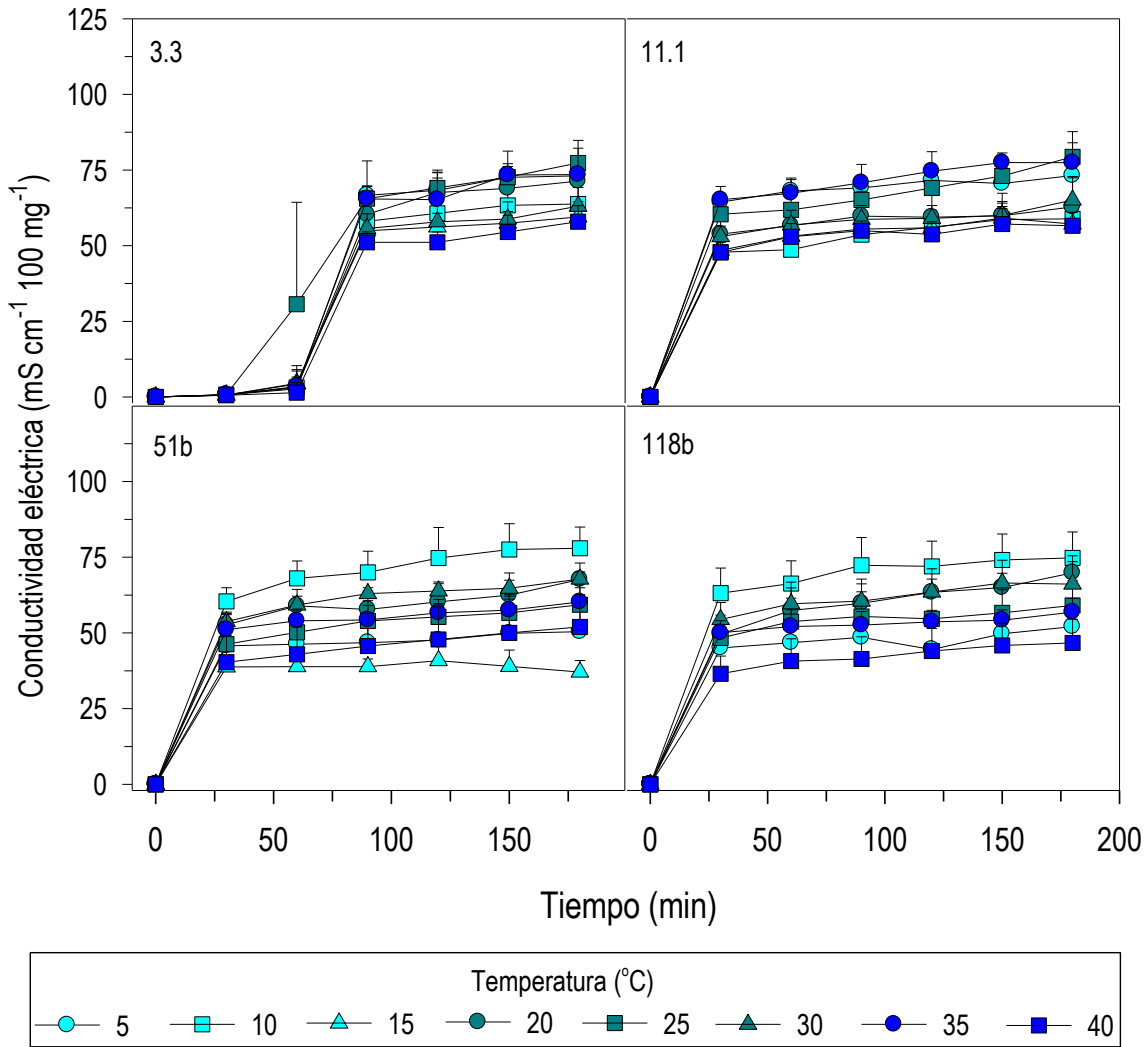


Figura 4.6. Conductividad eléctrica (+ e. e.) del medio acuoso con tejido foliar muerto, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de la progenie de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).

La variabilidad en la conductividad eléctrica máxima (al final de la segunda fase) dentro de las variantes en la mayoría de los tratamientos mantuvo las mismas tendencias que en la primera fase. Los valores de todos los tratamientos variaron entre $37 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ en 51b a 15°C hasta $90 \mu\text{S cm}^{-1} 100 \text{ mg}^{-1}$ en S13 a 30°C en (Figura 4.4 a 4.6).

Así, la conductividad eléctrica máxima incrementó significativamente ($p \leq 0.05$) con la muerte del tejido, respecto al tejido vivo, en todos los tratamientos. Los incrementos variaron sin una tendencia identificable, entre el doble, como en Negro Tacaná a 10°C , y cerca de siete veces, como en Durango Típico a 25°C , 51b a 25 y 35°C (Figura 4.4 a 4.6).

Las dos fases de liberación de electrolitos las han documentado varios autores en tejidos y especies vegetales diversos como raíz de frijol (*P. vulgaris*) (Sánchez-Urdaneta *et al.*, 2003), raíz de maíz (*Zea mays* L.) (Tsoukrianis *et al.*, 2007), cladodios de nopal (*Opuntia ficus-indica*) (García *et al.*, 2008) y hojas de café (*Coffea* sp.) (Campos *et al.*, 2003) entre otros. La liberación lenta de electrolitos y el incremento paulatino de la conductividad eléctrica del medio a temperaturas bajas en tejidos vivos están asociados a los procesos físico-químicos pasivos de difusión de iones en el apoplasto (González y Barrett, 2010), los cambios más lentos de la conductividad eléctrica del medio en la segunda etapa se atribuyen a la actividad funcional del plasmalema (Kocheva *et al.* 2005), y la tasa de salida de electrolitos puede indicar la pérdida de control de su permeabilidad (Murray *et al.*, 1989; Vásquez-Tello *et al.* 1990). La tasa de salida de electrolitos e incremento de la conductividad del medio en la primera etapa es acelerada y varias veces mayor en los tejidos dañados respecto a los tejidos intactos y completamente funcionales (Knorr, 1994). Los valores extremos en este caso son los de los tejidos vivos sin daño aparente y los de los tejidos muertos, como se observó en el presente estudio. Los tejidos que presentan diferencias en la cinética de liberación de electrolitos y cambio de la conductividad eléctrica del medio.

En general, los tejidos vivos de los frijoles domesticados en este estudio, independientemente del efecto de la temperatura, desarrollaron ambas fases de la cinéticas de liberación de electrolitos más aceleradas que las selecciones de la progenie y que la mayoría de los silvestres; lo que indica que las membranas de los tejidos foliares de los cultivares son más susceptibles a alteraciones y disminución de su impermeabilidad, en comparación con las otras variantes. La impermeabilidad, o permeabilidad selectiva, es una de las funciones más relevante de las membranas celulares, por lo que su alteración conduce al funcionamiento incorrecto del tejido y puede causar su muerte (Peña-Valdivia *et al.*, 2012; Delgado *et al.*, 2013). Los resultados de la cinética de liberación de electrolitos de los tejidos vivos mostraron un gradiente de permeabilidad entre los tipos de frijol evaluados. Las membranas celulares foliares de la progenie mantuvieron casi totalmente su permeabilidad selectiva (o impermeabilidad) independiente de la temperatura, al menos dos de la variantes silvestres mantuvieron parcialmente ese control y las de los frijoles domesticadas fueron las más susceptibles de daño o alteración.

4.5.3 índice de daño

El índice de daño de la variante silvestre Chihuahua fluctuó entre 3 % a 10 °C, hasta cerca de 10 % a 5 °C. Lo que puede interpretarse como evidencia de la estabilidad relativa de las membranas celulares foliares de esa variante a temperaturas entre 10 y 40 °C. La variante silvestre Durango Típico presentó los índices de daño mayores con las temperaturas en los extremos del intervalo evaluado, 8.3 % a 5 y a 40° C, pero se observó además un máximo que parece atípico a 30 °C; además las fluctuaciones del índice de daño de esta variante fueron poco pronunciada, alrededor de 6 % en la mayoría de las temperaturas. La variante silvestre S13 fue la única que mostró un gradiente del índice de daño relacionado con la temperatura. Los índices de daño fueron mayores con las temperaturas menores y disminuyeron con las temperaturas mayores, en esta

variante las temperaturas de 5 y 10 °C permitieron un índice de daño promedio de 10 % y la de 40 °C lo disminuyó a 2 % (Figura 4.7).

Entre las variantes domesticadas los índices de daño también fluctuaron con las temperaturas. En el cultivar Bayo Mecentral mostró valores entre 5 % a 40° C y 13 % a 10 y 15 °C; en general los valores mayores se obtuvieron con las temperaturas menor (Figura 4.8). Esto indica que Bayo Mecentral es menos sensible a las temperaturas cálidas que a las frías.

Negro Tacaná mostró índices de daño con valores entre 1.2 y 10.35 %; lo valores mayores (alrededor de 10 %) se obtuvieron con las temperaturas extremas, *i.e.* 5 y 40 °C; los índices con valores intermedios (6 %) se obtuvieron con temperaturas menos extremas, *i.e.* 10 y 30 °C; y las temperaturas moderadas, entre 15 y 30 °C, generaron los índices de daño menores en este cultivar (entre 1 y 2 %) (Figura 4.8). Estos resultados indican que el tejido foliar del cultivar Negro Tacaná es sensible al calor y al frío y reacciona diferente que el cultivar Bayo Mecentral que es mayormente sensible al frío.

Los índices de daño de las selecciones de la progenie Negro Tacaná y S13 mostraron tendencias parcialmente parecidas. La temperatura que mostró efecto menor en los tejidos foliares de las cuatro selecciones fue 20 °C. En contraste, 15, 30 y 35 °C alteraron el tejido foliar de las selecciones 3.3 y 51b y sus índices de daño con estas temperaturas fueron los mayores (8 % en 3.3 y 4 % en 51b). Sin embargo el efecto de las temperaturas extremas no mantuvo esa tendencia y la selección 3.3 presentó algunos valores de índices de daño menores a 5, 10, 40 °C. Las selecciones 11.1 y 118b mostraron estabilidad mayor en sus membranas y los índices de daño se mantuvieron entre 1.7 y 4.1 % en el primer caso y entre 2 y 6.6 % en el segundo caso, independientemente de la temperatura.

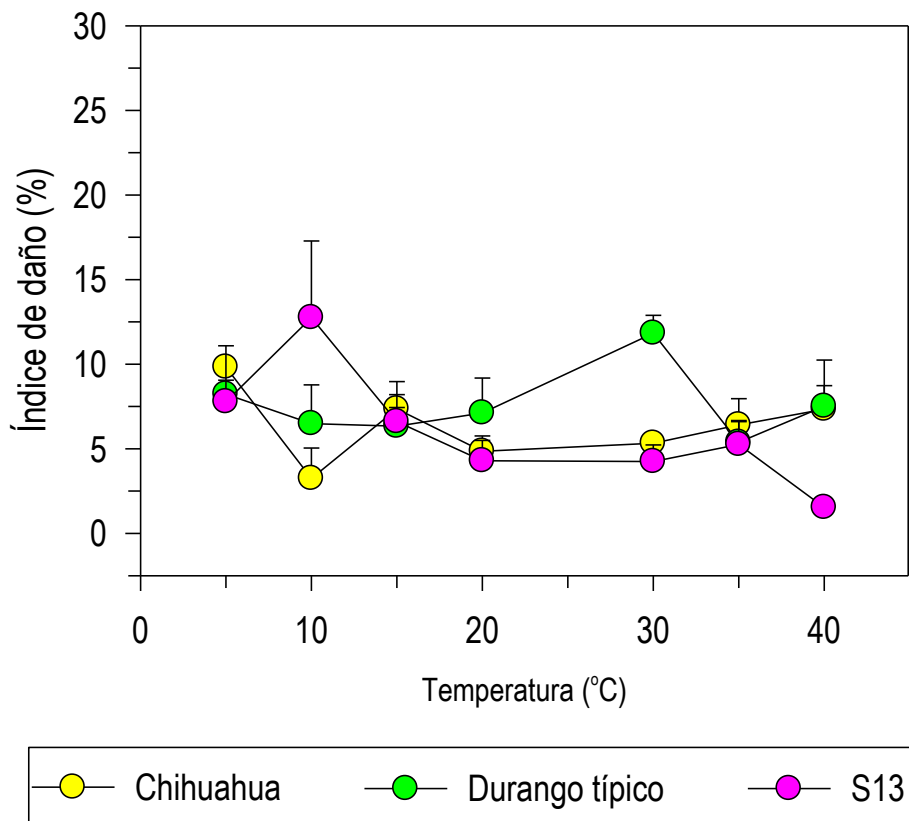


Figura 4.7. Índice de daño (+ e. e.) en tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestres (n = 6).

Sobresalió que las cuatro selecciones presentaron valores similares ($p \leq 0.05$), entre 2 y 3 %, a 20 °C. Los resultados mostraron que en general entre las membranas celulares foliares de las cuatro selecciones, las de 51b reaccionaron mayormente a las temperaturas extremas y que las de los folíolos de la selección 11.1 fueron notablemente tolerante al frío y al calor (Figura 4.9).

Con excepción de la selección 51b, la progenie del frijol domesticado y silvestre mostró los índices de daño menores con todas las temperaturas (en promedio 4 %) en comparación con los frijoles domesticados (en promedio 7 %) y los silvestres (en promedio 6 %), con excepción de Durango Típico (Figura 4.7 a 4.9).

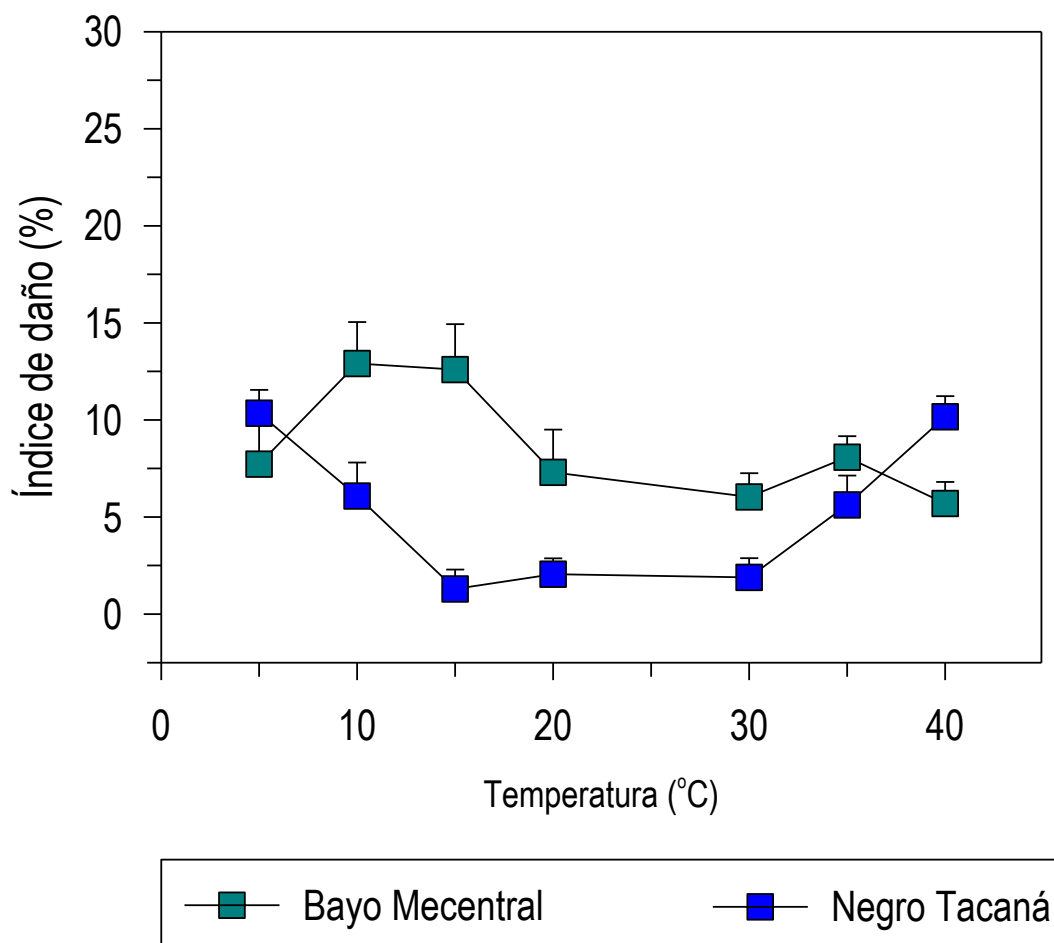


Figura 4.8. Índice de daño (+ e. e.) de tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) domesticados (n = 6).

La cuantificación de la alteración celular en los tejidos vegetales expresada como pérdida de la integridad de la membrana (Binotti *et al.* 2008) permite correlacionarla con los cambios que ocurren en la estructura y composición de la célula con su funcionalidad (Angersbach *et al.* 1999; Knorr, 1994). Esto se comprobó con el incremento en la conductividad eléctrica máxima obtenida con los tejidos muertos de todos los tratamientos, la que se triplicó o cuadruplicó respecto al tejido vivo (Figura 4.4 a 4.6).

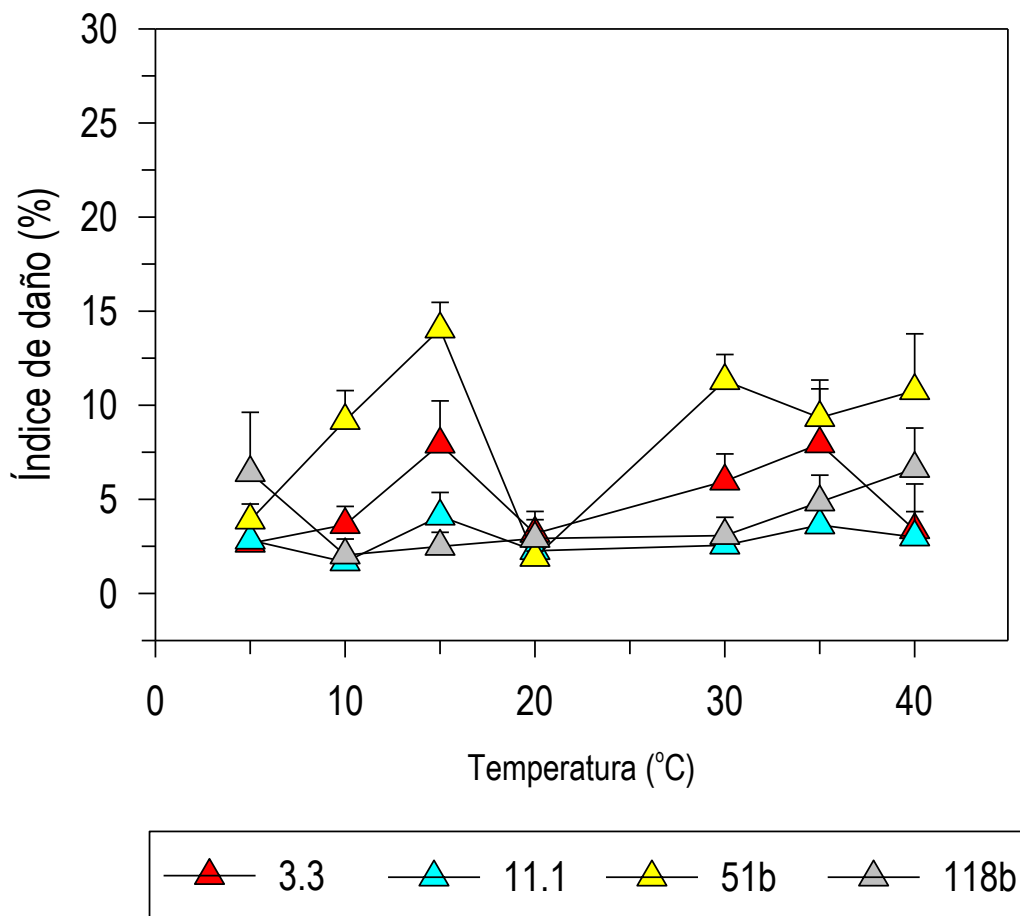


Figura 4.9. Índice de daño (+ e. e.) de tejido foliar, mantenido por 3 horas a las temperaturas indicadas, de progenies de frijoles (*Phaseolus vulgaris* L.) obtenidas del silvestre S13 y el domesticado Negro Tacaná (n = 6).

Así, los resultados experimentales comprueban esa relación, y que la relación fisiológica con la ultraestructura de la célula también puede utilizarse para medir el daño en los tejidos, aunque los síntomas no sean visuales. La especie *P. vulgaris* es sensible a las temperaturas bajas (Peña-Valdivia *et al.*, 1994), pero algunos genotipos silvestres han mostrado tolerancia (Peña-Valdivia *et al.*, 2012). El índice de daño de los tipos silvestres, domesticados y progenie mostró un gradiente de tolerancia a las temperaturas extremas y algunos contrastes entre los tres grupos;

los domesticados fueron los más sensibles, las variantes silvestres fueron más tolerantes que las domesticadas y la progenie fue el grupo con la tolerancia mayor de todos. La respuesta fue heterogénea a la alteración de la funcionalidad de las membranas celulares entre las variantes silvestres Chihuahua y Durango Típico por efecto del potencial de agua del sustrato por Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003). En ese estudio las membranas celulares de la raíz de plántulas de Durango Típico fueron más afectadas por los potenciales de agua menores que las de Chihuahua y ambos fueron menos afectados que el cultivar Bayo Mecentral.

Las diferencias en las cinéticas de liberación de electrolitos y los índices de daño entre las variantes de frijol del presente estudio se basan en modificaciones complejas en la organización y características fisicoquímicas de los lípidos del plasmalema y las otras membranas celulares y en alteraciones en la funcionalidad de las proteínas de membrana encargadas del transporte de solutos a través de ella. La liberación mayor de electrolitos a menudo se relaciona con la fluidez de la membrana (González y Barrett, 2010), a temperaturas bajas su fluidez disminuyen y estos cambios son dependientes de la composición lipídica (Campos *et al.*, 2003; Becker *et al.*, 2007; Kaur *et al.*, 2008). Debido a que la composición lipídica del plasmalema y las otras membranas celulares es distinta dentro y entre tejidos y dentro y entre especies (Simon-Plas *et al.*, 2011), cabe esperar que su fluidez y permeabilidad se afecte diferente por las temperaturas, pero los efectos sumados darán como resultado la estabilidad o daño de los tejidos en la planta. Además de los lípidos las proteínas en las membranas, que están relacionadas con los procesos de transporte pues una de su función principal es el intercambio de solutos, modifican su funcionalidad por la temperatura y por los cambios de la fluidez de los lípidos (Becker *et al.*, 2007). En condiciones de temperatura baja podría aumentar la permeabilidad por alteración de las proteínas de transporte en las membranas (Lukaktin *et al.*, 2012).

Alonso *et al.* (1997) observaron que la liberación de iones por el ápice de la raíz de plántulas de 30 días de *Coffea arabica* L. se incrementó 55% debido al estrés generado por frío con temperaturas (5 y 10 °C), en comparación con 15, 20 y 25 °C y el contenido mayor de malondialdehído (30% más respecto al testigo) a 10 °C fue evidencia de que a esa temperatura hay una tasa mayor de oxidación de lípidos de las membranas, que probablemente conduce a daños en ellas (Campos *et al.*, 2003; Gao *et al.*, 2015). Así, los cambios en los lípidos alteran la integridad de las membranas (Graham y Patterson, 1982). De acuerdo con lo anterior, alteraciones de la integridad de las membranas foliares por frío y por calor sucedieron en nivel mayor en las variantes domesticadas y menos en la progenie en el estudio presente.

El gradiente de los índices de daño de los frijoles domesticados, silvestres y progenie por efecto de la temperatura muestra que las lesiones causadas por temperaturas bajas y altas pueden ocurrir en todas las plantas, pero los mecanismos y tipos de daños son variables (Kuo *et al.*, 1992; Snyder y Melo-Abreu, 2005). Esto sugiere que el genotipo, por sus características bioquímicas, biofísicas y fisiológicas puede tener la capacidad de mantener la integridad de la membrana o reparar el daño causado por estrés abiótico propiciado por calor y frío (Levitt, 1980; Baji *et al.*, 2001; Saltveit, 2002).

De acuerdo con Campos *et al.* (2003) el genotipo funciona como un factor que influye en el mantenimiento o recuperación de los daños causados a la integridad de la membrana, esto lo confirmaron al evaluar la conductividad de electrolitos con disminución gradual de temperatura, en discos de hojas de *Coffea* spp. de cinco genotipos.

La prueba de conductividad eléctrica, similar a la aplicada en el estudio presente, según Kuo *et al.* (1992) fue adecuada para medir la tolerancia a temperaturas altas en tejido de hojas de distintas especies, ya que evaluaron el efecto del calor,

con temperatura entre 30 y 50 C°, en 20 cultivos en tres etapas de crecimiento, mediante la conductividad eléctrica del medio de resuspensión de los tejidos foliares.

4.6 CONCLUSIÓN

Entre las variantes silvestres hay algunas menos afectadas por el calor, el frío o ambos respecto a las domesticadas y, a la vez, la progenie de frijol domesticado y silvestre es significativamente más tolerantes ambas condiciones que los progenitores.

4.7 LITERATURA CITADA

Alonso, A., C. S. Queiroz, and A. C. Magalhaes. 1997. Chilling stress leads to increased cell membrane rigidity in roots of coffee (*Coffea arábica* L.) seedlings. *Biochimica et Biophysica Acta* 1323: 75-84.

Angersbach A, Heinz V, and Knorr D. 1999. Electrophysiological model of intact and processed plant tissues: cell disintegration criteria. *Biotechnol Progress* 15:753–62.

Ayala G., O. J., J. M. Pichardo G., J. A. Estrada G., J. A. Carrillo S., y A. Hernández L. 2006. Rendimiento y calidad de semilla del frijol ayocote en el Valle de México. *Agricultura Técnica en México* 32(3): 313-321.

Baji, M., J-M., Kinet, and S. Lutts. 2001. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 00: 1-10.

Becker, W. M, L. J. Kleinsmith, y J. Hardin. 2007. *El mundo de la célula*. Pearson-Education, S.A., 6ª ed. Madrid. pp. 169-171.

- Binotti, F. da S. F., K. Iwamoto H., E. Duarte C., C. Zaratin A., M. E. de Sá, O. Arf. 2008. Efeito do período de envelhecimento acelerado no teste de condutividade elétrica e na qualidade fisiológica de sementes de feijão. *Acta Scientiarum Agronomy* 30(2): 247-254.
- Blum, A., and A. Ebercon. 1981. Cell membrane stability as a measure of drought and heat tolerance in wheat. *Crop Science* 21: 43-47.
- Campos, P. S., V. Quartin, J. Cochicho R., and M. A. Nunes. 2003. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. *Plants. Journal of Plant Physiology* 160: 283-292.
- CIAT (Centro Internacional de Agricultura Tropical), 1982. Etapas de desarrollo de la planta de frijol común; Guía de estudio para ser usada como complemento de la unidad audiotutorial sobre el mismo tema. Fernández, F., P. Gepts, M. López. Cali, Colombia. 26p.
- Delgado H., E. H. Pinzón, M. Blair, y P. C. Izquierdo. 2013. Evaluación de líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de retrocruce avanzado entre una accesión silvestre y radical cerinza. *Revista U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica* 16(1): 79–86.
- Donoso, G., P. Cabas, M. Paredes, V. Becerra, and M. Balzarín. 2015. Cold tolerance evaluation of temperate rice (*Oriza sativa* L. spp. *japonica*) genotypes at seedling stage. *Gayana Bot.* 72(1): 1-13.
- Chakherman, A. S., H. Mostafaei, A. Yari, M. Hassanzadeh, S. Jamaati-e-Somarin, and R. Easazadeh. 2009. Study of relationships of leaf relative water content, cell membrane stability and duration of growth period with grain

- yield of lentil under rain-fed and irrigated conditions. *Research Journal of Biological Sciences* 4(7): 842-847.
- Furt, F., F. Simon-Plas, and S. Mongrand. 2011. Lipids of the plant plasma membrane. *In: Murphy, A., S., W. Peer and B. Schulz (eds.). The Plant Plasma membrane, Plant Cell Monographs. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. pp. 3-31.*
- Gao, H-J., H-Y. Yang, J-P. Bai, X-Y. Liang, Y. Lou, J-L. Zhang, D. Wang, J-L. Zhang, S-Q. Niu, and Y-L. Chen. 2015. Ultrastructural and physiological responses of potato (*Solanum tuberosum* L.) plantlets to gradient saline stress. *Frontiers in Plant Science* 5: 1-14.
- García R., M. T., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, S. Valle G., J. Corrales G., and R. García-Nava. 2008. Tissue osmotic potential and membranes permeability of nopalitos (*Opuntia* spp.) affected by changes in soil water potential. *Journal of Professional Association for Cactus Development* 10: 133-147.
- González, M. E., and D. M. Barrett. 2010. Thermal, high pressure, and electric field processing effects on plant cell membrane integrity and relevance to fruit and vegetable quality. *Journal of Food Science* 75(7): 121-130.
- Graham, D., and B. D. Patterson. 1982. Responses of plants to low, nonfreezing temperatures: proteins, metabolism, and acclimation. *Annual Review of Plant Physiology* 33: 347-72.
- Kaur, V., R. K. Behl, T. Shinano, and M. Osaki. 2008. Interacting effects of high temperature and drought stress in wheat genotypes under semiarid tropics-an appraisal. *Tropics* 17(3): 225-234.

- Kocheva, K. V., G. V. Georgiev., and V. K. Kochev. 2005. A diffusion approach to the electrolyte leakage from plant tissues. *Physiologia Plantarum* 125: 1-9.
- Knorr, D., A. Angersbach, M. N. Eshtiaghi, V. Heinz , and D. U. Lee. 2001. Processing concepts based on high intensity electric field pulses. *Trends in Food Science and Technology* 12: 129–35.
- Kramer, P., J., and J. Boyer S. 1995. *Water relations of plants and soils*. Academic Press, San Diego. USA. 495 p.
- Kuo, C. G., H. M. Chen, and H. C. Sun. 1992. Membrane thermostability and heat tolerance of vegetable leaves. *Adaptation of food crops to temperature and water stress*. Shanhua, AVRDC. pp. 160-168.
- Levitt, J. 1980. High temperature stress. In: *Responses of Plants to Environmental Stress*, 2nd Edition, Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses Academic Press. INC, London. 497p.
- Lukatkin, A., S., A. Brazaityte, C. Bobinas, and P. Duchovskis. 2012. Chilling injury in chilling-sensitive plants: a review. *Žemdirbystė Agriculture* 9(2): 111-124.
- Machado N., N. B., M. R. Prioli, A. B. Gatti, and V.J. Mendes C. 2006. Temperature effects on seed germination in races of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Acta Scientiarum Agronomy* 28:155-164.
- Morales R. A., A. Morales T., D. Rodríguez de S., y S. J. Rodríguez M. 2015. Estabilidad de la membrana celular para estimar tolerancia a la sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.). *Revista Avanzada Científica* 18: 1-9.

- Murray, M. B., J. N. Cape, and D. Fowler. 1989. Quantification of frost damage in plant tissues by rates of electrolyte leakage. *New Phytologist* 113: 307-311.
- Pearce, R. S. 2001. Plant freezing and damage. *Annals of Botany* 87: 417-424.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V. B. Arroyo-Peña. 2012. El frijol silvestre. Síndrome de domesticación. Editorial Colegio de Postgraduados. México. 206p.
- Peña-Valdivia, C. B., L. del C. Lagunes E., and H. R. Perales R. 1994. Chilling effects on leaf seed yields of *Phaseolus vulgaris*. *Canadian Journal of Botany* 72: 1403-1411.
- Prášil I., and J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury. I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. *Environ. Exp. Bot.* 40: 1-10.
- Premachandra, G., S., and T. Shimada. 1987. The measurement of cell membrane stability using polyethylene glycol as a drought tolerance test in wheat. *Japanese Journal of Crop Science* 56: 92-98.
- Saltveit, M. E. 2002. The rate of ion leakage from chilling-sensitive tissue does not immediately increase upon exposure to chilling temperatures. *Postharvest Biology and Technology* 26: 295-304.
- Sánchez-Urdaneta, A., B., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, J. R. Aguirre R., E. Cárdenas y A.B. Galicia J. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. *Interciencia* 28(10): 597-603.

- Shangera, G., S., S. H. Wani, W. Hussain, and N. B. Singh. 2011. Engineering cold stress tolerance in crop plants. *Current Genomics* 12: 30-43.
- Simon-Plas, F., A. Perraki, E. Bayer, P. Gerbeau-Pissot, and S. Mongrand. 2011. An update on plant membrane rafts. *Current Opinion in Plant Biology* 14(6):642–649.
- Snyder, R. L., and J. P. de Melo-Abreu. 2005. Frost protection: fundamentals, practice and economics. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 240p.
- Steiner, A. A. 1984. The principal differences between culture with and without soil. *Proceeding of Congress the Palmas. IWOSC.* pp. 81-85.
- Tsougkrianis, N., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo L., J. Molina G., y A. B. Sánchez-Urdaneta. 2007. Permeabilidad de las membranas radicales de maíz de alta calidad proteica (QPM) en sustrato deshidratado. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 24 (Supl. 1): 260-264.
- Vásquez-Tello, A., Y. Zuily-Fodil., A. T. Pham T., and J. B. Vieira Da Silva. 1990. Electrolyte and Pi leakages and soluble sugar content as physiological test for screening resistance to water stress in *Phaseolus* and *Vigna* species. *Journal of Experimental Botany* 41(228): 827-832.

CAPÍTULO V. DISCUSIÓN GENERAL

La temperatura es un factor abiótico que influye en el metabolismo, los procesos de crecimiento y desarrollo de las plantas, y producción y calidad de la semilla de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) (Peña-Valdivia *et al.*, 2002). Los progenitores silvestres representan un potencial genético que puede utilizarse para conferir resistencia a este y otros factores bióticos y abióticos (Peña-Valdivia *et al.*, 2011).

El mejoramiento genético permite obtener individuos con cualidades que no se encuentran en el grupo del que fueron obtenidos (Cubillos, 1990). La cruce de progenitores silvestres y cultivares permiten en algunos casos obtener grupos con características mayores que alguno o ambos progenitores (Delgado *et al.*, 2013). Esto se comprobó al evaluar la biomasa, proporción de estructuras, anchura, grosor y longitud de las semillas, e índice de daño en las membranas de los folíolos de las muestras silvestres, domesticadas y su progenie en este estudio (Capítulo III y IV). En la biomasa la progenie presentó homogeneidad alta, en contraste con el grupo de semillas silvestres y los cultivares; entre las selecciones de la progenie 51b y 53b mostraron la homogeneidad mayor de todas las muestras evaluadas. Esta característica de las semillas es un carácter de calidad ya que está relacionada con los atributos agronómicos y contribuye a la emergencia uniforme (ISTA, 2005),

La heterogeneidad seminal en las características morfológicas y fisiológicas que las muestras silvestres tuvieron en la biomasa y su morfología de sus semillas, como la recolecta Chihuahua, comprueba la variabilidad existente en las poblaciones silvestres respecto a los cultivares (Peña-Valdivia *et al.*, 2011). Al respecto Harlan (1992) aseguró que entre las características distintivas de las poblaciones silvestres de las especies vegetales está la heterogeneidad de sus caracteres morfológicos, fisiológicos y agronómicos, y que contrasta con la homogeneidad de los tipos domesticados. En algunos estudios se sugiere que una

posibilidad de esta variación se debe al origen o las regiones geográficas de los genotipos (Vargas *et al.*, 2003). Esto fue comprobado con variantes silvestres de frijol, en las que la variabilidad morfológica, como biomasa, tamaño, grosor, anchura y longitud de las semillas dentro y entre poblaciones dependió de su sitio de origen (Peña-Valdivia *et al.* 2012; Avendaño *et al.*, 2004). Así, en este estudio se comprobó la biomasa seminal menor entre los frijoles silvestres, entre 49.9 y 79.1 mg (Capítulo III), lo que concordó con lo que documentaron Celis-Velázquez *et al.* (2010), en el silvestre Chihuahua (36 mg) y Durango Típico (68.3 mg). En el estudio presente el silvestre S13 destacó por su biomasa seminal menor entre los silvestres y todas las muestras evaluadas. El peso o biomasa seminal están relacionados con su tamaño, y también con la cantidad del tipo de constituyentes que almacena la semilla, que a la vez están relacionados con el vigor (Peña-Valdivia *et al.*, 2013). Respecto a esto, Celis-Velázquez *et al.* (2010) sugirieron que el vigor que se ha observado en algunos cultivares, en contraste con el de algunas poblaciones silvestres, puede deberse a su eficiencia mayor en el uso de sus reservas para el desarrollo de la plántula. Pero también se ha señalado que el peso de las semillas no afecta el tiempo y tasa de emergencia y si se relaciona con otras características de la planta, como número de ramas. Al respecto, García-Nava *et al.* (2014) observaron que el tamaño seminal de las selecciones 3.3 y 51b, no afectó el rendimiento de semilla por planta en comparación con los cultivares, los que exhibieron semillas más grandes. En contraste, en el estudio presente se comprobó que la progenie superó a sus progenitores en otras características seminales, como la homogeneidad relativa de su tamaño.

Las características intrínsecas como el espesor de la testa, su composición y microestructura son determinantes en las propiedades fisicoquímicas del frijol (Velasco-González *et al.*, 2013) pues se relaciona con la dureza. Esto es importante para la germinación y el consumo como alimento. Los resultados del presente estudio confirmaron que la progenie tendió a superar a su progenitor silvestre S13 al igualar la proporción de cotiledones en las semillas del progenitor domesticado, y asimismo a superar al domesticado en la proporción de eje

embrionario con un incremento relativo de 69 %. Además, la proporción de la testa en la progenie tendió a ser equivalente al promedio de los progenitores (± 12 %), de los que el silvestre S13 destacó por su proporción mayor entre todas las muestras analizadas (19.36 %). En relación con el contenido de testa se ha señalado que la proporción mayor de esta estructura en los frijoles silvestres podría estar relacionada con la regulación de la entrada de agua a la semilla durante la imbibición y la protección de sus órganos internos, como una adaptación al ambiente natural donde permanece, por meses o años, desde su liberación de la planta que la originó hasta el momento que germine (Peña-Valdivia *et al.* 2002) y entre los cultivares puede ser relevante en la protección a los daños mecánicos de las simiente durante la cosecha y procesos industriales (como embolsado y enlatado).

Las estructuras de la semilla (cotiledones, eje embrionario y testa) silvestre se han cuantificado y comparado con cultivares autóctonos (regionales o criollos) y mejorados, los resultados mostraron variabilidad amplia y contrastantes; al respecto, Peña-Valdivia *et al.* (2011) documentaron que los tipos silvestres tuvieron contenido mayor de testa, equivalente a 65 % más de testa y 18 % de eje embrionario que los domesticados, locales y mejorados; entre algunos silvestres incluidos en el estudio estuvieron variantes Chihuahua, Durango L y Durango S y entre los domesticados estuvieron Bayo Mecentral, Pue. 40, Flor de Mayo y Amarillo 154.

Respecto a la conductividad eléctrica generada por el tejido foliar vivo, la progenie del cultivar Negro Tacaná y silvestre S13, también sobresalió, ya que en las selecciones evaluadas mostró afectación menor en las membranas celulares (33 % menos); es decir, mantuvieron la fluidez y funcionalidad en estas estructuras (Bingru, 2006) independiente de la temperatura a la que se expusieron los folíolos. Lo anterior está relacionado con tipo de ácidos grasos y proporción de cada uno que forman a las membranas. Al respecto, el contenido alto en ácidos grasos

saturados en los lípidos de las membranas permite disminuir la fluidez en temperaturas altas (Taiz y Zeiger, 2006; Antunes y Sfakiotakis, 2008). La composición de lípidos también está relacionada con la peroxidación de sus cadenas hidrocarbonadas, relacionada, a la vez, con los cambios estructurales en los lípidos de membrana cuando hay tensión por frío (Alonso *et al.* 1997). Algunos autores han señalado la asociación de los productos de la peroxidación de lípidos con la senescencia y con la respuesta a la infección microbiana en las plantas, pero no es claro si los productos de la peroxidación son una causa o un efecto del deterioro (Shewfelt y del Rosario, 2000).

En relación a la tolerancia a las temperaturas extremas, la selecciones 3.3 y 11.1 fueron más tolerantes, ya que sus índices fueron los menores (1 a 6 %). Lo que permitió comprobar la hipótesis de la existencia de un gradiente de tolerancia a las temperaturas extremas entre las muestras estudiadas, y el efecto menor en la progenie respecto al progenitor domesticado. También se confirmó que el silvestre Chihuahua tiende a mantener su estabilidad relativa en las membranas celulares del tejido foliar a temperaturas entre 10 y 40 °C, y que no todas las variantes silvestres son igualmente tolerantes, como Durango Típico. Este aspecto también fue señalado por Sánchez-Urdaneta *et al.* (2003), quienes observaron que las membranas de la raíz del silvestre Chihuahua fueron menos afectadas por el potencial de agua menor en el suelo. También se comprobó que los cultivares fueron más sensibles a las temperaturas extremas que los silvestres y la progenie, y de ellos Bayo Mecentral fue el más sensible a las temperaturas frías que a las cálidas.

Los resultados están de acuerdo con otros estudios que han demostrado la correlación positivamente entre la liberación de electrolitos con diversos cambios anatómicos y bioquímicos, asociados a las membranas celulares como una forma para evaluar el daño causado por tensión de temperatura baja (Morales *et al.*, 2015).

En la liberación de electrolitos de los tres grupos de frijol incluidos en este estudio, el más contrastante fue el de la progenie. Aunque los resultados pudieron ser influenciados por la edad de la hoja (Baji *et al.*, 2001), el tipo de tejido y el daño provocado durante la preparación de la muestra (Prasil y Zamecnik, 1998) las hojas se evaluaron con edad fisiológica similar entre ellas y el mismo método de evaluación. También es probable que algunas diferencias en la reacción a las temperaturas se deban a la estación de siembra, pero todas se obtuvieron en la misma condición y época del año. Lo que conduce a asegurar que el factor que más influyo en esta variable fue el genotipo (Levitt, 1980; Campos *et al.* 2003) y que los mecanismos de reacción al estrés por temperatura parecen diferentes entre las variantes (Kuo *et al.*, 1992; Snyder y Melo-Abreu, 2005).

5.1 LITERATURA CITADA

- Alonso, A., C. S. Queiroz, and A. C. Magalhaes. 1997. Chilling stress leads to increased cell membrane rigidity in roots of coffee (*Coffea arábica* L.) seedlings. *Biochimica et BiophysicaActa* 1323: 75-84.
- Antunes, C. M. D., and E. M. Sfakiotakis. 2008. Changes in fatty acid composition and electrolyte leakage of 'Hayward' kiwifruit during storage at different temperatures. *Food Chemistry* 110: 891-896.
- Avendaño A., C. H., P. Ramírez V., F. Castillo G., J. L. Chávez S., y G. Rincón E. 2004. Diversidad isoenzimática en poblaciones nativas de frijol negro. *Revista Fitotecnia Mexicana* 27: 31-40.

- Baji, M., J-M. Kinet, and S. Lutts. 2001. The use of the electrolyte leakage method for assessing cell membrane stability as a water stress tolerance test in durum wheat. *Plant Growth Regulation* 00: 1-10.
- Bingru, H. 2006. *Plant-Environment Interactions*. 3a. ed. Taylor & Francis Group.
- Campos, P. S., V. Quartín, J. Cochicho R., and M. A. Nunes. 2003. Electrolyte leakage and lipid degradation account for cold sensitivity in leaves of *Coffea* sp. plants. *Journal of Plant Physiology* 160: 283-292.
- Celis-Velázquez, R., C.B. Peña-Valdivia, M. Luna-Cabazos, y J. R. Aguirre R. 2010. Caracterización morfológica de las semillas y consumo de reservas durante la emergencia de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado. *Revista de la Facultad de Agronomía (LUZ)* 27: 61-87.
- Cubillos A., G. 1990. Biotecnologías e ingeniería genética y su aplicación en papa. 1990. En: Hidalgo, O.A., H. Rincon (eds.). *Avances en el mejoramiento genético de la papa en los países del Cono Sur*. CIP, Lima. pp. 223-237.
- Delgado H., E. H. Pinzón, M. Blair, y P. C. Izquierdo. 2013. Evaluación de líneas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) de retrocruce avanzado entre una accesión silvestre y radical cerinza. *Revista U.D.C.A. Actualidad y Divulgación Científica* 16(1): 79–86.
- García N., R., A. García-Esteva, J. Kohashi-Shibata, E. Uscanga-Mortera, E., and C. B. Peña-Valdivia. 2014. Seed yield and its components of wild and cultivated *Phaseolus vulgaris* L. *Annual Report of the Bean Improvement Cooperative* 57: 303-304.

- ISTA (International Seed Testing Association). 2005. International rules for seed testing. Seed Science & Technology. 27 p.
- Harlan, J. R. 1992. Crops and man. 2nd ed. Am. Soc. Agronomy, Madison, WI.
- Kuo, C. G., H. M. Chen, and H. C. Sun. 1992. Membrane thermostability and heat tolerance of vegetable leaves. Adaptation of food crops to temperature and water stress. Shanhua, AVRDC. pp. 160-168.
- Levitt, J. 1980. High temperature stress. In: Responses of Plants to Environmental Stress, 2nd Edition, Volume 1: Chilling, Freezing, and High Temperature Stresses Academic Press. INC, London. 497 p.
- Morales R. A., A. Morales T., D. Rodríguez de S., y S. J. Rodríguez M. 2015. Estabilidad de la membrana celular para estimar tolerancia a la sequía en variedades de papa (*Solanum tuberosum* L.). Revista Avanzada Científica 18: 1-9.
- Peña-Valdivia, C. B., R. García N., J. R. Aguirre R., and C. Trejo L. 2002. The effects of high temperature on dormancy and hypocotyl-root growth of wild common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Seed Science and Technology 30(2): 231-248.
- Peña-Valdivia, C. B., J. R. García N., J. R. Aguirre R., Ma. C. Ybarra-Moncada, and M. López H. 2011. Variation in physical and chemical characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) grain along a domestication gradient. Chemistry & Biodiversity 8(12): 2211-2225.

- Peña-Valdivia, C. B., J. R. Aguirre R., y V. B. Arroyo-Peña. 2012. El frijol silvestre. Síndrome de domesticación. Editorial Colegio de Postgraduados. México. 206 p.
- Peña-Valdivia, C. B., C. Trejo L., R. Celis-Velázquez, y O. A. López. 2013. Reacción del frijol silvestre (*Phaseolus vulgaris* L.) a la profundidad de siembra. Revista Mexicana de Ciencias Agrícolas 4: 89-102.
- Prášil I., and J. Zámečník. 1998. The use of a conductivity measurement method for assessing freezing injury. I. Influence of leakage time, segment number, size and shape in a sample on evaluation of the degree of injury. Environment Experimental Botany 40: 1-10.
- Sánchez-Urdaneta, A., B., C. B. Peña-Valdivia, C. Trejo, J. R. Aguirre R., E. Cárdenas, y A. B. Galicia J. 2003. Permeabilidad de las membranas radicales de plántulas de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) silvestre y domesticado bajo déficit de humedad. Interciencia 28(10): 597-603.
- Shewfelt, R. L., and B. A del Rosario. 2000. The Role of Lipid Peroxidation in Storage Disorders of Fresh Fruits and Vegetables. HortScience 35(4): 575-579.
- Snyder, R. L., and J. P. de Melo-Abreu. 2005. Frost protection: fundamentals, practice and economics. Rome: Food and Agriculture Organization of the United Nations. 240p.
- Taiz, L., y E. Zeiger. 2006. Fisiología Vegetal. Publicacions de la Universitat Jaume I, D.L. Vol. I y II.

Vargas E. M., E. Castro, G. Macaya, y O. J. Rocha. 2003. Variación del tamaño de frutos y semillas en 38 poblaciones silvestres de *Phaseolus lunatus* (Fabaceae) del Valle Central de Costa Rica. *Revista Biología Tropical* 51: 707-724.

Velasco-González, O, E. San Martín-Martínez, M Aguilar-Méndez, A Pajarito-Ravelero, y R. Mora-Escobedo. 2013. Propiedades físicas y químicas del grano de diferentes variedades de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.). *Bioagro* 25(3): 161-166.

CAPÍTULO VI. CONCLUSIONES GENERALES

La progenie de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) proveniente de la cruce del domesticado Negro Tacaná y el silvestre S13 superó a sus progenitores, con algunas características físicas (biomasa, anchura, grosor, longitud, proporción de cotiledones, eje embrionario y testa) y estabilidad de las membranas celulares foliares que pueden conferir tolerancia mayor a factores abióticos; esto también demuestra que las poblaciones silvestres son una fuente de variabilidad genética para mejorar las características física, fisiológica y bioquímicamente del cultivo de frijol.