



COLEGIO DE POSTGRADUADOS

INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS

CAMPUS MONTECILLO

POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

CINÉTICAS FOTOSINTÉTICAS DEL FRIJOL (*Phaseolus vulgaris* L.) SOMETIDO A DÉFICIT HÍDRICO

CELIA SELENE ROMERO FÉLIX

T E S I S
PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL
PARA OBTENER EL GRADO DE:

MAESTRA EN CIENCIAS

MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO

2012

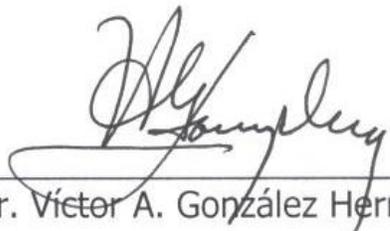
La presente tesis titulada: **Cinéticas fotosintéticas del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) sometido a déficit hídrico**, realizada por la alumna: Celia Selene Romero Félix bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

MAESTRA EN CIENCIAS
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

FISIOLOGÍA VEGETAL

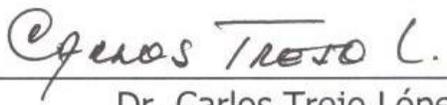
CONSEJO PARTICULAR

CONSEJERO



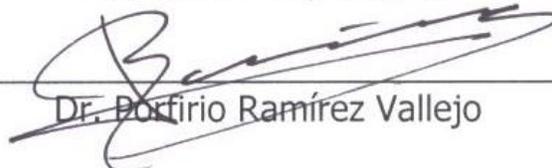
Dr. Víctor A. González Hernández

ASESOR



Dr. Carlos Trejo López

ASESOR



Dr. Porfirio Ramírez Vallejo

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Febrero del 2012

Dedicatoria

A Dios le doy las gracias por todo lo que me ha dado y sobre todo por lo que no ha permitido que tenga, por lo cual estoy luchando. Gracias por las fuerzas que me otorgas para seguir adelante a pesar de tantas adversidades que he tenido que pasar durante el tiempo que he estado lejos de mi familia.

A mis padres Severiana y José, por confiar en mí y por otorgarme el apoyo necesario para poder vivir alejada de ellos.

A mi esposo Fidel le doy las gracias por todo su amor, cariño, paciencia, por el apoyo que me ha brindado durante todo este tiempo y por estar a mi lado en los momentos más difíciles de mi vida.

A mi pequeña hija Miranda, a la cual esperé con mucha paciencia, amor y cariño, ella es un motivo más para seguir adelante y por quien pospuse todo, ya que es mi razón de ser.

A mis hermanos Adrián, Mayra, Ana Leydi, Christian y José Manuel, a quienes quiero mucho. La distancia que nos ha separado es mucha, pero siempre han estado cerca de mi corazón. Todos ustedes y mis padres son el motor de mi vida, la cual no ha sido nada fácil, pero todo sacrificio tiene su recompensa.

A mis abuelos Teresa, José Juan, Rosa y Manuel (q.e.p.d), gracias por su ejemplo, sobre todo gracias a papá Manuel a quien siempre recordaré porque me dio más de lo que un padre puede darle a un hijo. Gracias por apoyarme moral y económicamente para poder seguir mis estudios.

A mis sobrinos Kevin, Valeria, Ana Leydi y Adriancito. Ustedes son mis amores como los retoños de la familia y piezas importantes en el rompecabezas de nuestras vidas.

A mis suegros, Elifonso y Eufrosia, gracias por el cariño y respeto que me han brindado desde que pasé a formar parte de su familia.

A mis amigos (a) Delma Gastelum, Nadia Jiménez, Dalila Flores, Viridiana Silva, Gumersinda Castro, Ramón L. Quintero, Arturo Rivera, Alejandro Andrade, Gerardo Rodríguez, Jorge Mena y Jorge Rivadeneira, que siempre estuvieron cada uno en el momento justo en el cual la vida nos hace caer y gracias a ustedes he podido levantarme.

A todos aquellos familiares, compañeros y amigos que no menciono en esta lista y que siempre han estado conmigo muchas gracias.

Agradecimientos

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por la beca otorgada para la realización de mis estudios de Maestría.

Al Patronato Czeslawa Prywer Lidzbarska, en especial al Dr. Héctor Lozoya Saldaña, muchas gracias por haberme otorgado una beca para terminar mi tesis y artículo, y para obtener el grado de Maestra en Ciencias.

Al Colegio de Postgraduados, especialmente al programa de Fisiología Vegetal por brindarme la oportunidad de realizar mis estudios de Maestría.

Al Dr. Víctor A. González Hernández, gracias por sus sugerencias que me han ayudado mucho en mi superación personal; sobre todo gracias por su amistad.

Al Dr. Carlos Trejo López, gracias por su disposición y sobre todo gracias por sus propuestas para mejorar la interpretación de mis resultados.

Al Dr. Porfirio Ramírez Vallejo, gracias por sus sugerencias durante la revisión de tesis.

Al Dr. Cándido López, gracias por sus enseñanzas durante el curso resistencia a sequía y por su amistad.

Al M. C. Iván Ramírez Ramírez, por ayudarme durante las mediciones y por su amistad.

Al DR. José Manuel Grosso Espinoza, gracias por su atención médica, sobre todo por su confianza y amistad.

Al Laboratorio de Fisiotecnica Vegetal. Al Sr. Javier Carrillo por el apoyo brindado durante las mediciones de las cinéticas y a la Dra. Ana Berta Cruz y al Dr. Nicasio Cruz por ayudarme a aclarar las dudas que surgieron durante mi investigación y por su amistad.

A la Sra. Marisela (secretaria de enlace de Fisiología Vegetal) por el apoyo durante los tramites de mi examen de grado y sobre todo por su confianza.

Al Campo Experimental del Valle de México (CEVAMEX) por permitirme establecer el experimento en sus instalaciones, especialmente al M. C. Dagoberto Garza García por el apoyo brindado durante el crecimiento y desarrollo del cultivo del frijol. Y a los Sres. Arón y Alan, trabajadores del CEVAMEX, por apoyarme en el establecimiento del experimento y en la toma de datos.

Contenido

RESUMEN.....	X
ABSTRACT	xi
1. INTRODUCCIÓN.....	1
1.1. Objetivos.....	3
1.1.1. General.....	3
1.1.2. Específico.....	3
1.2. Hipótesis.....	4
2. REVISIÓN DE LITERATURA.....	5
2.1. Origen del cultivo de frijol.....	5
2.2. Importancia del agua para las plantas.....	5
2.3. Sequía.....	6
2.4. Diferencias varietales en tolerancia y susceptibilidad a sequía.....	7
2.5. Fotosíntesis.....	7
2.6. Intercambio de gases.....	7
2.7. Radiación fotosintéticamente activa (<i>RFA</i>).....	8
2.8. Conductancia estomática (<i>gs</i>).....	9
2.9. Cinética fotosintética.....	9
2.10. Ajuste osmótico.....	11
2.11. Ritmo fotosintético.....	11
2.12. Factores que determinan la apertura y cierre de los estomas.....	12
2.13. Transpiración.....	13
3. MATERIALES Y MÉTODOS.....	14
3.1. Sitios experimentales.....	14
3.2. Fase I.....	14
3.2.1. Variables medidas.....	15
3.2.1.1. Cinéticas y parámetros fotosintéticos.....	15
3.2.2. Análisis de datos fotosintéticos y de humedad edáfica.....	16
3.2.3. Crecimiento y componentes de rendimiento.....	17
3.3. Fase II.....	17
3.3.1. Variables medidas.....	18
3.3.1.1. Cinéticas y parámetros fotosintéticos.....	18
3.3.2. Análisis de datos fotosintéticos y de humedad edáfica.....	19
3.3.3. Crecimiento y componentes de rendimiento.....	20
4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	21
4.1. FASE I.....	21
4.1.1. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a C_i (A/C_i) y C_o (A/C_o).....	22

4.1.2. Cinética en respuesta a la <i>RFA</i> (<i>A/RFA</i>).....	27
4.1.3. Cinética de <i>gs</i> de CO_2 en función del C_o	29
4.1.4. Cinética de <i>E</i> en función de <i>gs</i> al CO_2	32
4.1.5. Fotosíntesis puntual (<i>A</i>) durante el déficit hídrico	34
4.1.6. Transpiración puntual (<i>E</i>) durante el déficit hídrico	35
4.1.7. Crecimiento en altura de planta	36
4.1.8. Formación de órganos reproductores	37
4.1.9. Biomasa acumulada al final del ciclo	38
4.1.10. Rendimiento y sus componentes	40
4.2. FASE II.....	41
4.2.1. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a C_i (<i>A/Ci</i>)	42
4.2.2. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a la <i>RFA</i> (<i>A/RFA</i>).....	47
4.2.3. Cinética de <i>gs</i> de CO_2 en función de C_i	52
4.2.4. Cinética de <i>E</i> en función de conductancia estomática al CO_2 (<i>gs</i>).....	54
4.2.5. Fotosíntesis puntual (<i>A</i>) durante el déficit hídrico	56
4.2.6. Transpiración puntual (<i>E</i>) durante el déficit hídrico	58
4.2.7. Crecimiento en altura de planta	59
4.2.8. Biomasa acumulada durante el déficit hídrico.....	60
4.2.9. Rendimiento y sus componentes al final del ciclo (2 d después del riego de recuperación).....	64
5. CONCLUSIONES	66
6. LITERATURA CITADA	67

Índice de figuras

Figura 1. Curva de retención de humedad del suelo utilizado en la Fase I, con sus respectivas constantes de humedad: PMP = punto de marchitez permanente: CC = capacidad de campo.....	15
Figura 2. Curva de retención de humedad del suelo utilizado en la Fase II, con sus respectivas constantes de humedad: PMP = punto de marchitez permanente: CC = capacidad de campo.....	18
Figura 3. Potencial hídrico del suelo en el que se crecieron dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Saltillo' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación.....	22
Figura 4. Cinéticas de asimilación (A/Co) y (A/Ci) en dos variedades de frijol: a) cinética de Ci en condiciones de déficit hídrico, en 'Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo'; b) déficit hídrico durante 10 d, en respuesta a Co en 'Bayo Madero'; c) déficit hídrico durante 10 d en respuesta a Co en 'Pinto Saltillo'. DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	25
Figura 5. Cinéticas de asimilación (A/Ci) en dos variedades de frijol, 2 d después del riego de recuperación. a) Cinética de 'Bayo Madero', y b) Cinética de 'Pinto Saltillo'. Ambas cinéticas con sus respectivos testigos (riego). DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	26
Figura 6. Cinéticas de asimilación (A) vs. RFA en dos variedades de frijol: 'Pinto Saltillo' -a- y 'Bayo Madero' -b- en condiciones de déficit hídrico durante 10 d, en la Fase I. DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	28
Figura 7. Cinéticas de conductancia estomática de CO_2 (gs) vs. CO_2 externo (Co) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero' después de un déficit hídrico por 10 d, en la Fase I.....	30
Figura 8. Cinéticas de conductancia estomática de CO_2 (gs) en función de Co en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', 2 d después del riego de recuperación, en la Fase I.....	31
Figura 9. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática de CO_2 (gs) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', medida en condiciones de déficit hídrico por 10 d, en la Fase I.....	32
Figura 10. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática de CO_2 (gs) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', medida 2 d después del riego de recuperación, en la Fase I.....	33
Figura 11. Asimilación (A) a través del tiempo en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	34
Figura 12. Transpiración puntual (E) a través del tiempo en dos variedades de frijol: 'Pinto Saltillo' -a- y 'Bayo Madero' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	36
Figura 13. Crecimiento en altura de planta de dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', en riego y déficit hídrico, en la Fase I. Cada punto es el promedio de cuatro repeticiones \pm el error estándar.....	37
Figura 14. Número promedio de estructuras reproductoras en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero' crecidas en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. ($n = 4$).	38

Figura 15. Potencial hídrico y humedad del suelo en el que se crecieron dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Villa' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II.....	42
Figura 16. Cinéticas de asimilación (A) vs. C_i en dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Villa' -b-, en condiciones de déficit hídrico por 6 d. En la Fase II. DH = déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	44
Figura 17. Cinéticas de asimilación (A/C_i) en dos variedades de frijol 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Villa' -b-, a los 4 d después del riego de recuperación en la Fase II. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.	46
Figura 18. Cinéticas de asimilación (A/RFA) en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico por 7 d, en la Fase II. DH = déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.....	49
Figura 19. Cinéticas de asimilación (A/RFA) en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, a los 5 d después del riego de recuperación en la Fase II. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.	51
Figura 20. Cinéticas de conductancia estomática al CO_2 (g_s) en función de C_i en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', después de un déficit hídrico por 6 d, en la Fase II.....	53
Figura 21. Cinéticas de conductancia estomática al CO_2 (g_s) en función de C_i en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', a los 4 d después del riego de recuperación, en la Fase II.	54
Figura 22. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática al CO_2 (g_s) en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', medidas en condiciones de déficit hídrico de 6 d, en la Fase II.	55
Figura 23. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática (g_s) en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', medidas 4 d después del riego de recuperación, en la Fase II.	56
Figura 24. Asimilación (A) a través del tiempo en dos variedades de frijol: 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cinco fechas \pm el error estándar.....	57
Figura 25. Transpiración puntual (E) a través del tiempo en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cinco fechas \pm el error estándar.	58
Figura 26. Altura de planta en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b- en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cuatro fechas \pm el error estándar.	60

Índice de cuadros

Cuadro 1. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') en respuesta diferentes concentraciones intercelulares de CO ₂ (C _i) o de las concentraciones externas (C _o), en condiciones de déficit hídrico (durante 10 d) y recuperación (+2 d después del riego).	23
Cuadro 2. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') en respuesta a la RFA, medidos en condiciones de déficit hídrico (durante 10 d).	28
Cuadro 3. Cuadrados medios y coeficientes de variación obtenidos del análisis de varianza bajo un diseño completamente al azar en arreglo factorial (n = 4) de la materia seca acumulada en los órganos de dos variedades de frijol crecidas en dos condiciones de humedad, en la Fase I.	39
Cuadro 4. Producción y distribución de materia seca en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo'), en dos condiciones de humedad (riego y déficit hídrico)..	40
Cuadro 5. Cuadrados medios y coeficientes de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, de los componentes de rendimiento: vainas por planta (VP), número de granos (NG) por planta, rendimiento de grano (RG) y peso individual de grano (PIG), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') crecidas en dos condiciones de humedad edáfica (riego y déficit hídrico), en la Fase I.	40
Cuadro 6. Vainas por planta, rendimiento de grano (RG), número de granos (NG) por planta y peso individual del grano (PIG), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') crecidas en condiciones de riego y déficit hídrico.	41
Cuadro 7. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') en respuesta al C _i , en condiciones de déficit hídrico (durante 6 d) y recuperación (+4 d después del riego).	45
Cuadro 8. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') en respuesta a la RFA, medidos en condiciones de déficit hídrico (7 d) y recuperación (+5 d después del riego).	47
Cuadro 9. Cuadrados medios y coeficientes de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, de la materia seca asignada a los órganos de dos variedades de frijol sometidas a dos condiciones de humedad, en la Fase II.	61
Cuadro 10. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), medida en condiciones de riego (42 d de edad).61	61
Cuadro 11. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), en condiciones de riego y déficit hídrico, medida al final del déficit hídrico (50 d de edad).	62
Cuadro 12. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), en condiciones de riego y déficit hídrico, medida 7 d después del riego de recuperación (57 d de edad).	63
Cuadro 13. Cuadrados medios y coeficiente de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, de los componentes de rendimiento: número de granos (NG) por planta, rendimiento de grano (RG) y peso individual del grano (PIG), de dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' y 'Pinto Villa' en dos condiciones de humedad y comparación de medias del PIG, en la Fase II.	64
Cuadro 14. Rendimiento de grano (RG, g/planta), número de granos (NG) por planta, y peso individual del grano (PIG, mg/grano), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') sometidas a condiciones de riego y déficit hídrico.	65

RESUMEN

Los factores abióticos afectan las funciones de las plantas, así como su eficiencia para absorber el CO_2 y transformar la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*) durante el proceso fotosintético. Aquí se estudió el efecto del déficit hídrico durante inicio de floración en tres características fotosintéticas del frijol (*Phaseolus vulgaris* L.): punto de compensación (*PC*) y de saturación (*Psat*) en respuesta a CO_2 y luz, y la eficiencia de Rubisco (*ER*). Se midió la cinética de la respuesta a los aumentos del CO_2 intracelular (*Ci*) y externo (*Co*), y la radiación fotosintéticamente activa (*RFA*). Se establecieron dos experimentos, Fase I y II, en los que se evaluaron tres variedades de frijol con hábito de crecimiento III en dos niveles de humedad edáfica. En la Fase I los tratamientos evaluados resultaron de la combinación de dos variedades ('Pinto Saltillo' -PS- considerada resistente a sequía; y 'Bayo Madero' -BM- considerada susceptible), con dos niveles de humedad edáfica (sin riego por 12 d, en que la humedad fue menor que el PMP, y el testigo con riego); las plantas se cultivaron a cielo abierto en Chapingo, Estado de México, en bolsas con 5 kg de suelo. En la Fase II la siembra se llevó a cabo en invernadero, y los tratamientos evaluados correspondieron a la combinación de dos variedades ('Bayo Madero' -BM- y 'Pinto Villa' -PV-, esta última considerada resistente a la sequía), con dos niveles de humedad edáfica (sin riego por 8 d y el testigo con riego); en este caso la siembra se realizó en macetas con capacidad de 6 kg de suelo. En condiciones de déficit hídrico las tres variedades disminuyeron su *Amax* y la *ER*, sobre todo en BM. Con el riego de recuperación, las tres variedades recobraron plenamente sus parámetros fotosintéticos *Psat* y *PC*. El estrés hídrico de 8 d (Fase II) no afectó la distribución de biomasa final ni el rendimiento de grano de la var. BM aunque deshidrató al suelo por abajo del PMP; la variedad PV tampoco fue afectada en su distribución de biomasa y rendimiento de grano, pero disponía de agua aprovechable en el suelo durante la sequía, por lo que puede considerarse más eficiente en el uso del agua.

Palabras clave: *Phaseolus vulgaris* L., CO_2 intercelular (*Ci*), punto de saturación (*Psat*), punto de compensación (*PC*), enzima Rubisco (*ER*), radiación fotosintéticamente activa (*RFA*).

ABSTRACT

KINETICS OF PHOTOSYNTHESIS IN BEAN (*Phaseolus vulgaris* L.) UNDER WATER DEFICIT

Abiotic factors affect the physiological processes of plants and their efficiency to absorb CO₂ and convert photosynthetic active radiation (PAR) during photosynthesis. We studied the effect of water stress on common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during flowering, on three photosynthetic parameters: compensation point (*CP*) and saturation point (*Psat*) in response to CO₂ and light, and Rubisco efficiency (*RE*). The photosynthetic responses to increases in intracellular CO₂ (*Ci*) and external (*Co*) or in photosynthetic active radiation (PAR) were measured. Two experiments were established, Phases I and II included three bean varieties with growth type III in two levels of soil moisture. In Phase I, uncovered plants were grown in 5 kg-soil pots at Chapingo, State of México, and the treatments evaluated resulted from the combination of two varieties ('Pinto Saltillo' –PS- considered drought tolerant, and 'Bayo Madero' -BM- considered susceptible), with two levels of soil moisture (without irrigation for 12 d, in which soil moisture decreased below PWP, and the irrigated control). In Phase II planting was done under greenhouse conditions, where the treatments corresponded to the combination of two varieties ('Bayo Madero' -BM- and 'Pinto Villa' -PV-, the latter considered drought tolerant), with two soil moisture levels (without watering for 8 d, and the irrigated control); in this case, plants were grown in pots with 6 kg of soil. Under drought stress conditions both *Amax* and *ER* decreased in the three varieties, and to a higher degree in BM. After irrigation was resumed, the three varieties fully recovered their photosynthetic parameters *Psat* and *PC*. The 8 d water deficit (Phase II) did not affect final biomass distribution and grain yield of varieties BM and PV, even though the BM plants depleted the soil moisture below the PWP; however, PV still had available soil water at the end of the stress period, thus indicating that this variety has higher water use efficiency.

Keywords: *Phaseolus vulgaris* L., intercellular CO₂ (*Ci*), saturation point (*Psat*), compensation point (*CP*), Rubisco efficiency (*RE*), photosynthetic active radiation (*PAR*).

1. INTRODUCCIÓN

El frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) es uno de los cultivos más importantes en México, por la superficie de producción (1.63 millones de hectáreas), por el consumo de grano (un millón de toneladas) y por la actividad económica que genera. Del área cultivada, 66.6 % fue cultivada en condiciones de temporal (secano) durante el ciclo primavera-verano 2008, por lo que enfrenta riesgos frecuentes de sequía (Financiera Rural 2009). El grano tiene un alto contenido de proteínas y es el segundo alimento básico en la dieta de los mexicanos (Lépiz y Navarro, 1983).

La selección para resistencia a la sequía incrementa la capacidad de rendimiento y la eficiencia de las plantas en estas condiciones. La selección en condiciones de sequía ha revelado los genes que pueden corregir ineficiencias en el medio silvestre de *Phaseolus vulgaris*, y que son esenciales para la mejora del rendimiento (Beebe *et al.*, 2008).

Guimarães *et al.* (2006) investigó la adaptación de los fenotipos 'Carioca' y 'RAB 96' a la sequía, mediante la evaluación del potencial hídrico foliar y la resistencia estomática a la difusión del agua; en este estudio 'Carioca' presentó mayor potencial hídrico foliar, menor resistencia estomática y menor temperatura del dosel.

Según Lizana *et al.* (2006) la variedad 'Orfeo' posee mayor estabilidad de rendimiento en diferentes ambientes y mejor capacidad de adaptación ambiental; en contraste la variedad 'Arroz' de alto rendimiento, presenta el inconveniente de que pequeños cambios en el ambiente le provocan disminución en su rendimiento debido a que pierde el agua más rápido que 'Orfeo'.

Singh (2007) evaluó tres razas, y 17 variedades de la raza Durango en riego y sin riego. Las diferencias en rendimiento entre los 20 genotipos disminuyeron al aumentar la sequía. Los cultivares 'Viva', 'NW 63', 'UI 239' y 'Rojo Mexicano' (todos de hábito III) mostraron alto rendimiento tanto en riego como en sequía, y por lo tanto, presentan resistencia a la sequía; en cambio, las variedades 'Buster', 'UI 126' y 'UI 465' fueron las más susceptibles.

El efecto de la sequía sobre la fotosíntesis se ha estudiado con base en variables de intercambio gaseoso (Farquhar y Sharkey, 1982; Chaves, 1991). Las respuestas fotosintéticas a la concentración de bióxido de carbono pueden proporcionar datos importantes de parámetros relacionados con la fisiología de la hoja (Sharkey *et al.*, 2007), como son los puntos de compensación (*PC*) y de saturación (*Psat*) en respuesta a intensidades variables de CO₂ y luz; estos parámetros constituyen una herramienta

importante para comprender los cambios en la tasa de asimilación neta de CO_2 (A) y permite predecir la influencia de los factores ambientales y genéticos sobre la productividad de la planta.

El PC indica el nivel de CO_2 o de luz en el que la fotosíntesis está en equilibrio con la respiración, es decir, cuando la tasa fotosintética neta (A) es igual a cero; por tanto, el PC mide la eficiencia del aparato fotosintético para asimilar cantidades mínimas de CO_2 o luz. El $Psat$ indica el nivel de esos mismos factores ambientales en el que A alcanza su valor máximo, por lo que es otro indicador de la eficiencia con el que las plantas pueden capturar el carbono y transformarlo en carbohidratos. Es necesario enfatizar que PC y $Psat$ en relación con la respuesta al CO_2 , deben ser determinados en función de su concentración interna en el tejido fotosintético (C_i), más que en función de la concentración del aire que rodea a la hoja (Damián *et al.*, 2009; Hikosaka *et al.*, 2006).

Otro parámetro fotosintético es la eficiencia de carboxilación de la enzima Rubisco, la cual es la clave en el ciclo de Calvin y objetivo fundamental en la mejora de la eficiencia fotosintética y de la productividad de las plantas (Ashida *et al.*, 2008). Este parámetro puede determinarse mediante la cinética de A en respuesta a concentraciones de C_i , con la pendiente inicial de la curva la cual representa la tasa en que la enzima captura el CO_2 para la fotosíntesis. Los tres parámetros también sirven para clasificar el tipo de metabolismo fotosintético de las plantas, ya sea C_3 o C_4 (Taiz y Zeiger, 2006).

Los factores abióticos afectan las funciones de las plantas, así como a la eficiencia de éstas para absorber CO_2 y a la radiación fotosintéticamente activa (RFA) durante el proceso fotosintético. La radiación solar reduce el tamaño de la hoja, la extensión del tallo y la formación de raíces, así como el uso eficiente del agua. Aunque las plantas varían en sus respuestas fisiológicas y bioquímicas, porque el metabolismo es un fenómeno complejo (Farooq *et al.*, 2009).

La sequía provoca numerosos cambios en el metabolismo fotosintético, algunos de los cuales parecen ser parte de una respuesta general a la desecación y de la expresión de genes específicos; en algunos casos estos cambios son consecuencia de la resistencia del propio aparato fotosintético a la deshidratación (Cornic, 2000). La baja disponibilidad de agua se considera el principal factor que limita la fotosíntesis y, por consiguiente reduce el crecimiento de plantas y el rendimiento (Flexas *et al.*, 2004).

Ante un déficit de agua moderado, la tasa de asimilación de CO_2 en las hojas es restringida por el cierre estomático. De hecho, según las especies y la naturaleza de la deshidratación, la asimilación de carbono puede disminuir a valores cercanos a cero, sin

una disminución significativa en la capacidad fotosintética del mesófilo (Chaves, 1991). La capacidad de las plantas para tolerar el déficit de agua está determinada por diferentes vías bioquímicas que facilitan la retención o la adquisición de agua, para proteger las funciones del cloroplasto y mantener la homeostasis de iones (Bohnert y Jensen, 1996).

Los factores ambientales determinan la respuesta de la fotosíntesis a valores elevados de CO₂, así como el papel que juega la enzima fijadora de carbono; el balance entre la utilización fotosintética y el estatus del nitrógeno juegan un papel importante en la explicación de la respuesta de las plantas a los valores altos de CO₂ (Ainsworth y Rogers, 2007).

El intercambio de gases entre la hoja y la atmósfera se lleva a cabo a través de la apertura estomática, que es regulada por señales endógenas (hormonas vegetales, especialmente ácido abscísico) y por diversas condiciones ambientales que incluyen a la luz, la temperatura, la humedad del aire, la humedad del suelo, la concentración atmosférica de CO₂, el transporte de iones a través de la membrana y la actividad metabólica de las células oclusivas, así como por otros factores que modulan la apertura estomática para la regulación del intercambio de gases y supervivencia de las plantas en diferentes condiciones (Schroeder *et al.*, 2001; Shimazaki *et al.*, 2007; Assmann y Shimazaki, 1999). El estudio del comportamiento fisiológico de las plantas en diferentes condiciones ambientales es importante para entender las causas de las reducciones en el rendimiento de los cultivos en condiciones ambientales desfavorables.

Las limitaciones en la tasa de fotosíntesis pueden ocurrir en tres fases del proceso: el suministro de CO₂, el suministro o utilización de la luz y la utilización de fosfato. La primera limitación puede estudiarse por la variación en la tasa de asimilación de CO₂ en función de la presión parcial de CO₂ dentro de la hoja. La segunda limitación se puede medir determinando la exigencia cuántica de la fotosíntesis. La tercera limitación se detecta como una pérdida en la sensibilidad al O₂ en la fotosíntesis (Sharkey, 1985). La presente investigación tiene como objetivos los siguientes:

1.1. Objetivos

- 1.1.1. General:** comparar los parámetros fotosintéticos en tres variedades de frijol sometidas a déficit hídrico, mediante sus cinéticas de respuesta a luz y CO₂.
- 1.1.2. Específico:** determinar el punto de compensación (*PC*), punto de saturación (*Psat*) y eficiencia de la enzima Rubisco (*ER*) en tres variedades cultivadas en condiciones de riego y déficit hídrico.

Para evaluar la hipótesis siguiente:

- 1.2. Hipótesis:** los parámetros fotosintéticos, *PC*, *Psat* y *ER* son diferentes entre variedades y entre niveles de humedad.

2. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Origen del cultivo de frijol

Entre las leguminosas comestibles el frijol común es una de las más importantes por su distribución e importancia alimenticia. México se acepta como el más probable centro de origen, o al menos como centro de diversificación primaria (Debouck y Hidalgo, 1985). Según Miranda (1967), el frijol común es originario de América y su centro de diversificación primaria es el área de México-Guatemala, región que probablemente sea también su centro de origen.

2.2. Importancia del agua para las plantas

El agua es vital para el crecimiento vegetal y el desarrollo. El estrés hídrico por déficit, permanente o temporal, limita el crecimiento y la distribución de la vegetación natural y el rendimiento de las plantas cultivadas, más que otros factores ambientales (Shao, 2008).

El agua desempeña un papel esencial en las plantas como componente, disolvente y reactivo en diversos procesos químicos, así como en el mantenimiento de la turgencia. La importancia fisiológica del agua se refleja en su importancia ecológica, ya que la distribución de plantas sobre la superficie de la tierra está controlada por la disponibilidad de agua, siempre que tenga la temperatura de crecimiento.

La importancia de este compuesto se debe a que sus moléculas están organizadas en una estructura definida, con átomos unidos por puentes de hidrógeno. Junto con el agua, las proteínas, las paredes celulares y otras superficies hidrófilas tienen importantes efectos en la actividad fisiológica. El agua en las plantas y suelos contiene solutos que modifican sus propiedades coligativas por efecto de dilución. En consecuencia, el potencial químico, la presión de vapor, el potencial osmótico y el punto de congelación se reducen en proporción a la concentración de solutos presentes. La mejor medida de la condición de la energía del agua en las plantas y el suelo es el potencial de agua, que cuantifica la cantidad en la que su potencial químico se reduce por debajo de la del agua pura (Kramer y Boyer, 1995).

El consumo de agua por los cultivos agrícolas normalmente se refiere a toda el agua perdida por transpiración y gutación, por evaporación del suelo, más el agua retenida en los tejidos vegetales.

2.3. Sequía

La sequía sigue siendo la principal limitante de los rendimientos del frijol en México, a pesar de varias décadas de investigación. En el Altiplano Mexicano la sequía intermitente, impredecible en cualquier etapa durante el ciclo biológico del cultivo, es una amenaza constante para los agricultores, sobre todo en la región semiárida. En las partes bajas tropicales, aun cuando la precipitación anual registrada es alta, la principal siembra de frijol en el año se realiza al final de la temporada de lluvias, de manera que con frecuencia el cultivo enfrenta sequía terminal, sobre todo en suelos con baja capacidad para almacenar agua (Acosta *et al.*, 1999).

Las respuestas de las plantas a la sal y a la escasez de agua tienen mucho en común. La salinidad reduce la capacidad de las plantas para tomar el agua, lo que rápidamente da lugar a reducciones en la tasa de crecimiento; esta reducción es mediada por una serie de cambios metabólicos idénticos a los causados por el estrés hídrico. La reducción inicial en el crecimiento de brotes es probablemente debido a señales hormonales generadas por las raíces (Munns, 2002).

El déficit de agua es el factor de estrés ambiental más común que limita la productividad de la planta. La sequía puede considerarse como un conjunto de presiones del clima, que pueden ser resultado de una combinación de calor, déficit de agua en el suelo y de salinidad. Es una de las principales causas que limitan la productividad de los sistemas agrícolas y la producción de alimentos (Boyer, 1982).

El estrés por sequía tiene importantes consecuencias sobre muchos procesos vitales. Entre los efectos más evidentes están la inhibición de variables del crecimiento, como tamaño de la planta, número de hojas y grosor del tallo (Gómez *et al.*, 2008), y el rendimiento de los cultivos; además, perjudica las latitudes y suelos en los que se cultivan especies de importancia económica. Los cambios en el contenido de agua en las diferentes partes de la hoja en respuesta a la sequía progresiva determinan el funcionamiento del tejido foliar (Sardans *et al.*, 2010).

El desarrollo de cultivos tolerantes a sequía con mayor eficiencia en el uso del agua es de interés general, debido al continuo crecimiento de la población mundial y a la disminución del recurso hídrico destinado a la agricultura (Nguyen, 1999). El patrón bimodal de lluvias en regiones del trópico bajo permite dos épocas de producción. En la primera época (mayo a agosto) ocurre la mayor precipitación, mientras que en la segunda (septiembre a diciembre) la precipitación es limitada. El corto ciclo biológico del frijol común lo convierte en el cultivo ideal para sembrarse al final de la primera época con

humedad residual; aun así, la humedad disminuye durante su ciclo y le provoca sequía terminal (Frahm *et al.*, 2003).

2.4. Diferencias varietales en tolerancia y susceptibilidad a sequía

Según Garg (2009), las plantas 'guar' o 'goma guar' (*Cyamopsis tetragonoloba* L.), frijol 'Polilla' (*Vigna aconitifolia* Jacq.), frijol 'Castilla' (*Vigna unguiculata* L. Walp.) y 'Caballo gramo' (*Dolichos biflorus*), están agrupadas como leguminosas de zonas áridas que poseen diferentes mecanismos de resistencia a la sequía para sobrevivir y producir en un entorno vulnerable a la sequía. La mayoría de estas leguminosas poseen mecanismos de evasión a la deshidratación. Mediante los cuales mantienen el potencial de turgencia y el funcionamiento metabólico normal ante un déficit hídrico.

Vizgarra *et al.* (2006) seleccionaron cuatro líneas de frijol negro y dos de frijol rojo, pero ninguna de las variedades de frijol negro se desempeñó mejor que el control local, mientras que las de frijol rojo mostraron un mejor rendimiento. Por su parte, Santos *et al.* (2009) evaluaron el potencial hídrico foliar y el intercambio de gases de cinco genotipos de frijol común: 'A222', 'A320', 'AT477', 'Carioca' y 'Negro Ouro' sometidos a déficit hídrico moderado, en este caso la conductancia estomática y tasa de fotosíntesis neta se redujo en todos los genotipos, debido al déficit hídrico. La mayor reducción de la conductancia estomática en condiciones de sequía ocurrió en 'A320', en la que un déficit hídrico leve afectó el aparato fotoquímico, probablemente por la baja regulación estomática, ya que las plantas no mostraron fotoinhibición; el aparato fotoquímico de 'A222' y 'A320' fue más sensible al estrés hídrico, ya que se redujo el transporte de electrones incluso después del riego de recuperación.

2.5. Fotosíntesis

La fotosíntesis es el proceso de conversión de energía luminosa en energía química que realizan las plantas verdes y algunas bacterias; esta energía es almacenada en forma de carbohidratos (Gutiérrez *et al.*, 1998).

2.6. Intercambio de gases

Los estomas desempeñan un papel fundamental en el intercambio de gases de las plantas (Bruce, 1990). Según Evans y Caemmerer (1996), las hojas son los órganos especializados para interceptar la luz necesaria para la fotosíntesis, la cual se dispersa en los cloroplastos, porque están cerca de la atmósfera y del tejido vascular que transporta el agua, azúcar y otros metabolitos.

Una vez dentro de la hoja, el CO₂ se difunde de los espacios intercelulares a los sitios de carboxilación en el cloroplasto. Las técnicas convencionales de intercambio de gases miden los flujos de agua y CO₂ dentro y fuera de la hoja. Al considerar los flujos, es conveniente utilizar conductancias porque éstas varían en proporción al flujo.

2.7. Radiación fotosintéticamente activa (RFA)

La luz es un elemento clave en las modificaciones del aparato fotosintético, inducidas por diferentes factores abióticos (Rintamä, 2004). La radiación fotosintéticamente activa (RFA) captada por un vegetal determina la cantidad de materia seca producida y la calidad de la producción (Raffo e Iglesias, 2004).

La energía luminosa del espectro visible es la más importante para los agroecosistemas y, dependiendo de las condiciones locales del clima, constituye entre 40 y 60 % de la energía total irradiada sobre la superficie terrestre (Stephen, 2002). En la RFA la longitud de onda se ubica de 400 a 760 nm, que también corresponde a la luz visible. Las plantas verdes no se desarrollan sin una combinación de la mayoría de las longitudes de onda de luz en el espectro visible.

La energía solar que recibe la Tierra llega en forma de ondas electromagnéticas que varían desde menos de 0.001 hasta más de mil millones de nanómetros. Esta energía forma el espectro electromagnético. La parte del espectro electromagnético entre uno y un millón de nanómetros es considerada como luz; sin embargo no toda es visible. La luz con longitudes de onda entre 1 y 390 nm es conocida como luz ultravioleta. La luz con longitudes de onda mayor a 760 nm y menor a 1000 nm es conocida como infrarroja; la luz infrarroja con longitud de onda mayor de 3000 nm se percibe como calor.

En su respuesta a diferentes intensidades de luz (cinética de luz), las plantas presentan dos parámetros conocidos como punto de compensación y de saturación de luz. El punto de compensación es la intensidad de luz mínima que la planta requiere para que los fotoasimilados producidos sólo alcancen para ser utilizados en el proceso de la respiración, sin que resulten sobrantes para el crecimiento, y por tanto la tasa de fotosíntesis neta es igual a cero. El punto de saturación es la luz máxima que la planta puede aprovechar, porque es la que satura su aparato fotosintético (Mejía, 2002).

En ausencia de factores adversos, el rendimiento de los cultivos es directamente proporcional a la radiación solar absorbida. Diversos cultivos sintetizan diferentes compuestos, y por tanto tienen diferencias en la eficiencia de conversión de biomasa.

2.8. Conductancia estomática (gs)

En griego la palabra estoma significa "boca", y estas estructuras permiten la comunicación entre los entornos interno y externo de la planta. Su función principal es permitir que los gases, como el CO₂, el vapor de agua y el oxígeno, entren y salgan de la hoja. Los estomas juegan un papel crítico en la regulación de la pérdida de agua en la vegetación terrestre, y parecen responder a muchas perturbaciones del sistema suelo-planta-atmósfera (Buckley, 2005). Los estomas influyen en la tasa de fijación de CO₂ por el mesófilo de la hoja (Wong *et al.*, 1979). Los cambios en el potencial hídrico foliar, temperatura de hoja, y carboxilación pueden afectar la apertura y conductancia estomática y, por tanto, a la tasa de asimilación. Para discutir cómo estas variables se ven afectadas por los movimientos estomáticos, como medida de la apertura estomática se usa a la conductancia, que es una variable dominada por la densidad y la apertura de estomas (Farquhar y Sharkey, 1982).

Las oscilaciones en la apertura y la conductancia estomática son resultado del desequilibrio en el abastecimiento y el gasto de agua, y pueden provocar un brusco aumento de la pérdida de agua por la planta (Steppe *et al.*, 2006). La conductancia estomática de las hojas iluminadas es una función de los niveles de temperatura, del déficit de presión de vapor, del potencial hídrico foliar (presión de turgencia real) y del CO₂ ambiental (Jarvis, 1976).

2.9. Cinética fotosintética

Conocer esta cinética permite determinar sus parámetros fotosintéticos: punto de compensación, punto de saturación por CO₂ y luz, y la eficiencia de carboxilación de la enzima Rubisco; además, permite clasificar a las plantas en C3 o C4. El impacto del estrés hídrico sobre la fotosíntesis de una especie podría ser medido mediante la cinética y parámetros fotosintéticos, para así cuantificar la respuesta a condiciones ambientales fuera del rango óptimo, como propusieron Demmig-Adams *et al.* (2004).

La temperatura influye de manera importante en el comportamiento de las curvas de CO₂. Varios estudios recientes informan que la pendiente inicial, es decir la tasa de fotosíntesis saturada de luz vs. C_i , cambia en función del aumento de temperatura. Sin embargo, pocos estudios comparan la pendiente inicial con las propiedades de la enzima de carboxilación denominada ribulosa 1,5-bisfosfato carboxilasa oxigenasa (Rubisco), la cual determina el rendimiento fotosintético en bajas y altas temperaturas (Yamori *et al.*, 2006).

Según Monti (2009), la conductancia interna (g_i) puede disminuir a lo largo del perfil de la planta, debido a la edad de la hoja y al nivel de la irradiación. El déficit hídrico disminuye la tasa fotosintética (A) a través de la disminución de la conductancia estomática (Lawlor y Tezara, 2009). El balance de carbono de una planta durante un período salino o de sequía, y la respectiva recuperación, puede depender tanto de la velocidad del proceso como del grado de recuperación de la fotosíntesis (Chaves *et al.*, 2009). La disminución del potencial fotosintético es ocasionada por la alteración del metabolismo.

La deficiente síntesis del aceptor de CO_2 , la pentosa llamada ribulosa bifosfato (RuBP), es la probable causa de esta disminución, provocada a su vez por la disminución del contenido relativo de agua y no por la inhibición o pérdida de enzimas del ciclo de reducción del carbono fotosintético, incluida la Rubisco. Esta limitación de la síntesis de RuBP es causada probablemente por la inhibición de la síntesis de ATP, debido a la progresiva pérdida por inactivación del factor de acoplamiento derivada de la creciente concentración de iones Mg^{2+} , y no por la reducción en la capacidad de transporte de electrones o protones (Lawlor, 2002).

Wentworth *et al.* (2006) afirman que hay diferencias entre variedades de frijol; la variedad 'Arroz' mostró células alargadas, característica de las células en empalizada de las plantas que crecen con alta luz, mientras que la variedad 'Orfeo' presentó células redondeadas. También, se encontraron diferencias en el desarrollo de los estomas, ya que 'Arroz' mostró pocos cambios en la densidad de sus estomas y 'Orfeo' la aumentó, sobre todo en el envés de la hoja; estos cambios pueden dar lugar a alteraciones en la tasa de fotosíntesis y en la conductancia estomática.

En plántulas de árboles, arbustos y lianas que crecieron en condiciones de riego, Wang *et al.* (2010) observaron que las tasas máximas de fotosíntesis fueron de 10.44, 11.17 y 16.40 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, con rendimientos cuánticos aparentes de 0.066, 0.045 y 0.037 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, tasas de respiración de -0.56, -1.47 y -1.51 $\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, puntos de compensación por luz de 17, 33 y 46 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, y puntos de saturación de 336, 358 y 612 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. Bajo estrés hídrico la tasa máxima de fotosíntesis y el rendimiento cuántico aparente disminuyeron, mientras que las tasas de respiración se mantuvieron sin cambios significativos, y los puntos de compensación y saturación por luz cambiaron de diversas maneras en las especies. Las plántulas de arbustos mostraron mayores valores de fotosíntesis máxima, rendimiento cuántico aparente y tasa de respiración, en

comparación con las de árboles, lo que indica que los arbustos tienen mayor capacidad de adaptación al estrés hídrico y a la intensidad de la luz.

Terzi *et al.* (2010) evaluaron cinco cultivares de frijol común, 'Göynük 98', 'Karacaşehir 90', 'Şehirali 90', 'ES 855' y 'Yunus 90', que al ser sometidos a estrés hídrico redujeron el rendimiento cuántico del Fotosistema II (PS II) y el apagamiento fotoquímico; el cv. Yunus 90 fue identificado como el más tolerante, y 'Karacaşehir 90' como el más sensible porque mostró mayor reducción.

A una concentración constante de CO₂ intercelular de 400 µmol mol⁻¹, Damián *et al.* (2009) encontraron que las hojas del guayabo (*Psidium guajava* L.) alcanzan la fotosaturación con 700 µmol fotón m⁻² s⁻¹, con una A cercana a 10 µmol CO₂ m⁻² s⁻¹, tasa que es menor que la mitad de la máxima registrada de 540 µmol mol⁻¹ de Ci. El punto de compensación por luz de guayaba ocurre con 70 µmol m⁻² s⁻¹, con una A de cero que es cuando la fotosíntesis se iguala con la respiración.

2.10. Ajuste osmótico

El ajuste osmótico consiste en la acumulación de solutos en el citoplasma de las células en respuesta al déficit hídrico y la consecuente disminución del potencial hídrico total de hojas, tallos y raíces; como resultado, los tejidos vegetales con capacidad de AO pueden absorber agua de tejidos adyacentes y mantener su actividad fisiológica (Silva *et al.*, 2007).

Los procesos que realiza la planta son afectados por el déficit hídrico, y de ellos el crecimiento celular es probablemente el más sensible. El ajuste osmótico también parece ser un mecanismo importante para la adaptación a condiciones limitantes de agua, incluso en plantas mesófitas; en las que la mayor parte de la ósmosis puede ser generada internamente (Hsiao *et al.*, 1976). Tanto la capacidad inherente para el mantenimiento de la turgencia de las especies en condiciones de sequía como su capacidad para adaptarse a sequías repetidas, deben ser atributos considerados en los programas de selección genética por tolerancia a sequía (Shihe *et al.*, 1993).

2.11. Ritmo fotosintético

El contenido en azúcares aumenta a lo largo del día, dado que la tasa de fotosíntesis excede al ritmo de respiración (Smith, 1973; Ciavarella *et al.*, 2000). Las diferencias en asimilación de CO₂ atmosférico entre especies depende de sus diferencias

en las reacciones bioquímicas que regulan el proceso de intercambio de gas (Wullschleger, 1993).

2.12. Factores que determinan la apertura y cierre de los estomas

La epidermis de los órganos aéreos de las plantas presenta una cutícula cerosa que impide la pérdida de agua y la desecación, y también impide la difusión de CO₂ de la atmósfera hacia los tejidos internos. Los estomas regulan la conductancia difusiva foliar, y por tanto influyen en la pérdida de agua y en la ganancia de carbono (Buckley, 2005).

La regulación de la apertura de estomas se basa en los cambios de turgencia de las dos células oclusivas, ya que el aumento en la turgencia causada por la acumulación activa de solutos promueve la apertura del poro, mientras que la disminución de la turgencia causada por la salida de solutos conduce al cierre. Los principales solutos que participan en el proceso de osmorregulación son sacarosa, K⁺ (Shimazaki *et al.*, 2007) y aniones acompañantes (malato y cloruro), en función de las condiciones ambientales (Hosy *et al.*, 2003). En el ciclo diurno normal, la apertura matutina de los estomas es debida principalmente a la acumulación de sales de K⁺; por la tarde, depende de la acumulación de sacarosa.

Las células oclusivas rodean los estomas en la epidermis de hojas y tallos. La apertura del poro estomático es esencial para el influjo de CO₂ durante la fijación del carbono fotosintético. Al mismo tiempo, las plantas pierden más de 95 % de su agua hacia la atmósfera, por la transpiración que ocurre a través de los estomas abiertos.

Hay diversos mecanismos de transducción de señales en las células oclusivas que incluyen estímulos hormonales, señales luminosas, el estado del agua, CO₂, temperatura y otras condiciones ambientales que modulan la apertura de estomas para la regulación del intercambio de gases y supervivencia de las plantas en diferentes condiciones (Schroeder *et al.*, 2001).

La respuesta de los estomas a la luz azul es un componente intrínseco de la transducción sensorial mediada por luz en los movimientos de los estomas. Los cloroplastos de la célula oclusiva tienen una respuesta específica a la luz azul que estimula la apertura de estomas, lo que sugiere un papel de estos cloroplastos en la transducción sensorial de la luz azul (Zeiger y Zhu, 1998).

La conductancia estomática (g_s) suele disminuir en respuesta a la creciente concentración de CO₂ intercelular (C_i). Sin embargo, los mecanismos que subyacen a esta respuesta no se entienden completamente. Estudios recientes sugieren que las

respuestas de los estomas al C_i y la luz roja están relacionados con el transporte de electrones (Messinger *et al.*, 2006).

2.13. Transpiración

La transpiración es un determinante primario del balance energético de la hoja y del estado hídrico de la planta. Este proceso involucra la evaporación del agua desde las superficies celulares hacia el interior de los espacios intercelulares y su difusión fuera del tejido vegetal, principalmente a través de las estomas, y en menor medida a través de la cutícula y las lenticelas.

La transpiración y el intercambio de CO_2 determinan la eficiencia de uso del agua de una planta. Según Squeo y León (2007) hay muchas más moléculas de vapor de agua en los tejidos de los espacios intercelulares de una planta que en el aire que rodea el cuerpo de la planta; en consecuencia, el vapor de agua siempre difunde de la planta al aire, conforme al gradiente de concentración (Burba, 2007).

La transpiración puede referirse como la tasa del transporte de vapor de agua a través del dosel vegetal (es decir, a través del grupo de plantas). El flujo de agua a través de la planta responde a dos ambientes distintos. Por un lado, al ambiente aéreo al que está expuesta la hoja y que puede ser definido en términos de radiación, temperatura, diferencia de presión de vapor, contenido de CO_2 y condición de la capa de frontera o límite. Por otro lado, las raíces comúnmente generan señales de estrés hídrico, que junto a las señales de conductividad hidráulica del xilema también controlan la pérdida de agua por la hoja (Sperry *et al.*, 1998).

3. MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Sitios experimentales

Se establecieron dos experimentos aquí identificados como Fase I y Fase II. En la Fase I la siembra se llevó a cabo el 26 de febrero de 2010, en un invernadero del Campo Experimental del Valle de México (CEVAMEX), localizado en Chapingo, Estado de México, a la altura del kilómetro 38.5 de la carretera Los Reyes-Lechería, cuyas coordenadas geográficas son 19° 29' N y 98° 53' O y altitud de 2240 m. En la Fase II la siembra se hizo el 10 de mayo de 2010, en un invernadero del Colegio de Postgraduados, ubicado a 19° 30' LN y 98° 51' LO y 2250 msnm a 3 km del sitio anterior. En ninguno de los dos invernaderos se tuvo control de temperatura y humedad.

3.2. Fase I

En esta fase se compararon dos variedades de frijol en dos condiciones de humedad edáfica. Las variedades, ambas de hábito indeterminado Tipo III fueron 'Pinto Saltillo' (PS) y 'Bayo Madero' (BM). PS es de alto rendimiento, con peso de 100 semillas de 30 g aproximadamente, de tamaño mediano, resistentes al ataque de enfermedades múltiples como antracnosis, y tolerante a tizón común, y resistente a la sequía. 'Bayo Madero' (BM) es de guía corta y ciclo precoz, con semillas de color crema, cuyo peso de 100 semillas varía entre 32 y 34 g, que en condiciones de temporal es considerado susceptible a la sequía (Aguirre *et al.*, 2005).

La siembra se hizo en macetas que contenían 5 kg de suelo arenoso (53.48 % arena, 26.72 % limo y 19.80 % arcilla), que contenía 25 % de humedad al momento de llenar las macetas. Se colocaron dos semillas por maceta y a la emergencia se aclaró a una plántula. El suelo se mantuvo a capacidad de campo para evitar cualquier déficit hídrico antes de iniciar los tratamientos de humedad del suelo. Las macetas se pesaron cada tercer día para calcular el agua necesaria para reponer la pérdida por evapotranspiración.

Los tratamientos de humedad del suelo consistieron de dos niveles de humedad, riego y déficit hídrico, se evaluaron con cuatro repeticiones y una planta por repetición. En el tratamiento de estrés hídrico, el suministro de agua se suspendió al inicio de la etapa R5 (inicio de floración, IF, que corresponde a una etapa reproductiva susceptible a la sequía), y se volvió a regar hasta 12 d después. En el tratamiento sin estrés hídrico, el riego se aplicó cada tercer día, como se venía aplicando. El punto de marchitez

permanente del suelo (PMP), fue equivalente a -1.5 MPa de potencial hídrico, correspondió cuando las macetas pesaron entre 4 y 4.2 kg. La capacidad de campo (CC) fue de -0.03 MPa con 23.1 % de humedad. Los valores de las constantes de humedad del suelo se obtuvieron mediante análisis físico de muestras de suelo con los procedimientos de la olla y de la membrana de presión (Palacios, 1980), para obtener la curva de retención de humedad del suelo, la cual se muestra en la Figura 1.

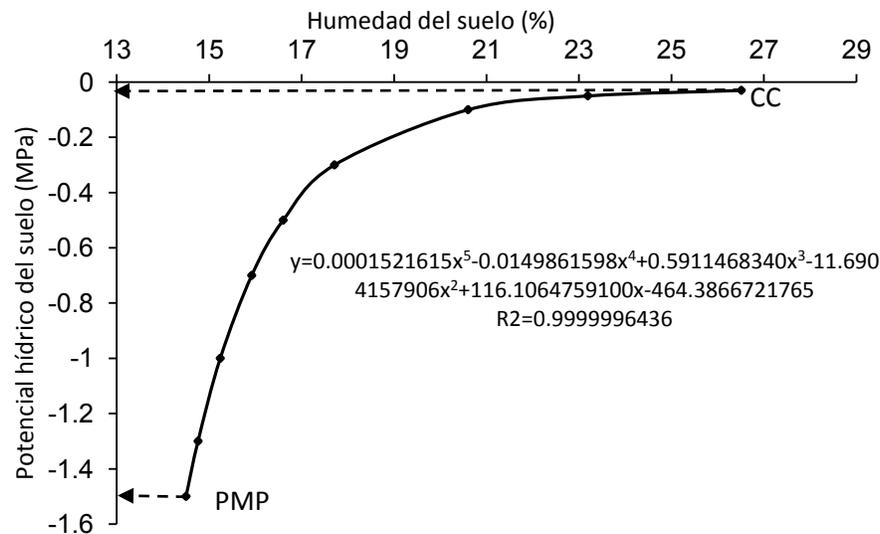


Figura 1. Curva de retención de humedad del suelo utilizado en la Fase I, con sus respectivas constantes de humedad: PMP = punto de marchitez permanente; CC = capacidad de campo.

Al final del periodo de déficit hídrico, para la recuperación de las plantas nuevamente se aplicaron riegos cada tercer día.

3.2.1. Variables medidas

3.2.1.1. Cinéticas y parámetros fotosintéticos. El 9 de abril, a 48 d después de la siembra, se inicio el periodo de déficit hídrico y se registraron las cinéticas fotosintéticas de las dos variedades de frijol, en respuesta a diferentes niveles de CO₂ y de radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), mediante monitoreo de la tasa de fotosíntesis (*A*), CO₂ atmosférico (*C_o*) e intracelular (*C_i*) y *RFA*, en una hoja madura joven. Se midieron tres hojas por tratamiento, con un sistema portátil de análisis de gases en el espectro infrarrojo LI-6400® (LICOR Inc. Lincoln, NE, USA), equipado con dispositivos que permiten dosificar las concentraciones de CO₂ y de *RFA* recibidas por la hoja dentro de la cámara de

asimilación. El sistema se programó para variar las concentraciones de C_o desde cero hasta 1600 y 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ tanto de CO_2 como de RFA . La medición se repitió al momento de alcanzar el máximo déficit hídrico y a los 2 d después de aplicar el riego de recuperación.

El aditamento regulador del CO_2 se programó para hacer mediciones con la siguiente secuencia de concentraciones de C_o : 400, 300, 200, 100, 0, 400, 600, 800, 1200 y 1600 $\mu\text{mol mol}^{-1}$, lo cual se hizo por triplicado (en tres hojas). Las evaluaciones se iniciaron a las 10:30 h, y cada repetición requirió de 35 min. En la condición de déficit hídrico la medición de fotosíntesis se hizo al día 10 de haber suspendido el riego, cuando el suelo estaba a un potencial de agua de -1.3 MPa en BM y a -1.6 MPa en PS. Las condiciones ambientales en que se hicieron estas mediciones de fotosíntesis en condiciones de déficit hídrico fueron iguales en las dos variedades: temperatura de 28 °C y humedad relativa (HR) de 28 %. En la medición de fotosíntesis que se hizo a 2 d del riego de recuperación, la HR fue de 50 % y la temperatura de 25 °C.

En la Fase I las cinéticas fotosintéticas en respuesta a luz se midieron el mismo día en hojas similares (hojas maduras jóvenes) de las mismas plantas, mediante mediciones fotosintéticas en respuesta a nueve intensidades de RFA : 0, 50, 200, 400, 600, 800, 1000, 1500 y 2000 $\mu\text{mol fotón m}^{-2} \text{s}^{-1}$, por triplicado en cada tratamiento de humedad y en cada genotipo. Las condiciones climáticas de la cámara de asimilación en las que se hicieron las mediciones se igualaron con las ambientales; durante el máximo déficit hídrico la temperatura fue de 33 °C y la HR de 25 %. En la etapa de recuperación la temperatura fue de 31 °C y la HR de 23 %. En esta Fase I no se midió esta cinética durante la recuperación postdéficit hídrico.

3.2.2. Análisis de datos fotosintéticos y de humedad edáfica

Para dar seguimiento a la humedad del suelo utilizado, se graficaron los porcentajes de humedad y los potenciales hídricos de cada experimento tanto en condiciones de riego como en déficit hídrico. El porcentaje de humedad del suelo se calculó con el peso del agua del suelo dividido entre el peso de suelo seco, y sus correspondientes potenciales hídricos se estimaron mediante la correspondiente curva de calibración entre niveles de humedad del suelo y los respectivos niveles de potencial hídrico. Los cálculos se hicieron por medio del paquete Excel de Microsoft Office® 2007.

Las cinéticas fotosintéticas en respuesta a C_i o C_o (A/C_i o A/C_o) se graficaron con respecto a las medias de los valores observados de CO_2 del aire intracelular (C_i) o de los

valores del CO_2 del aire externo (C_o), y las cinéticas en respuesta a RFA se graficaron con los niveles de radiación aplicada (A/RFA). Con los gráficos de las cinéticas se estimaron los parámetros de cada caso: puntos de compensación (PC) y de saturación ($Psat$) para ambas cinéticas (C_i y RFA), y la eficiencia de Rubisco (ER) para la cinética de C_i . Cabe señalar que en esta Fase I las cinéticas de A/C_i no dieron resultado en condiciones de déficit hídrico, por lo que se hicieron las cinéticas A/C_o .

En cada variedad, tales cinéticas se hicieron en dos fechas de medición: cuando las plantas tenían 10 d en déficit hídrico, medición correspondientes al tratamiento de déficit hídrico, y a los 2 d después de reanudado el riego (postdéficit hídrico), en ambas fechas con sus respectivos testigos (riego). También se hicieron las cinéticas transpiración (E) vs. conductancia (gs) y de C_i vs. gs . Los gráficos y cálculos se hicieron con el paquete Excel de Microsoft Office® 2007.

3.2.3. Crecimiento y componentes de rendimiento

Se cosecharon las vainas de cuatro plantas de cada unidad experimental. Las vainas se secaron a temperatura ambiente y se registraron los siguientes datos: rendimiento de grano, peso de vainas, número de granos por vaina, peso individual de grano y peso de materia seca (MS) de flor, raíz, tallo, hoja y vaina. En cada variable se hizo análisis de varianza (ANAVA) conforme a un diseño completamente al azar, para determinar el efecto de variedades, niveles de humedad edáfica y de la interacción variedades x nivel de humedad; cuando se detectó efecto significativo en el ANAVA, se hicieron prueba de comparación de medias (Tukey, 0.05 %) en cada variable. La altura de planta medida cada tercer día durante los tratamientos, se analizó mediante gráficos con respecto al tiempo. Con las cantidades de órganos reproductores (botones, flores y vainas) y del total de órganos por planta, medidas cada tercer día durante los tratamientos, también se elaboraron gráficos con respecto al tiempo.

3.3. Fase II

En esta fase también se compararon dos variedades de frijol en dos condiciones de humedad edáfica, ambas de hábito indeterminado Tipo III: 'Bayo Madero' (BM) y 'Pinto Villa' (PV). BM es de guía corta y ciclo precoz, con semillas de color crema, cuyo peso de 100 semillas varía entre 32 y 34 g, que en condiciones de temporal es considerado susceptible a la sequía (Aguirre et al., 2005). PV es de alto rendimiento, con peso de 100 semillas que varía de 30 a 41 g, resistente al ataque de enfermedades como antracnosis,

roya y pudriciones de raíz, moderadamente susceptible al tizón común y tizón de halo, y resistente a la sequía (Acosta-Gallegos et al., 1995).

La siembra se hizo en macetas con capacidad de 6 kg de suelo, éste con una humedad inicial de 8.2 %. Los tratamientos de humedad del suelo consistieron de dos niveles de humedad, riego y déficit hídrico, con 19 repeticiones y una planta por repetición. En el tratamiento de estrés hídrico el suministro de agua se suspendió al inicio de floración, y se regó hasta 8 d después. En el tratamiento de riego, éste se aplicó cada tercer día, como se venía haciendo antes de los tratamientos. Al momento del máximo déficit hídrico el suelo de las macetas tenía 8 % en la var. BM y 9.2 % en PV. La capacidad de campo (CC) fue de 15.4 % (Figura 2). Al final del periodo de déficit hídrico, para la recuperación de las plantas nuevamente se aplicaron riegos cada tercer día.

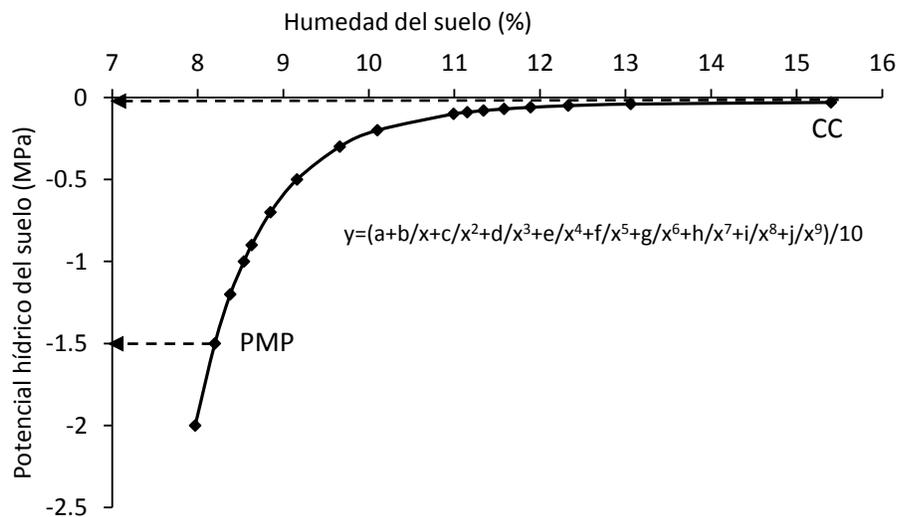


Figura 2. Curva de retención de humedad del suelo utilizado en la Fase II, con sus respectivas constantes de humedad: PMP = punto de marchitez permanente; CC = capacidad de campo.

3.3.1. Variables medidas

3.3.1.1. Cinéticas y parámetros fotosintéticos. El 21 de junio, a 48 d después de la siembra, se dio inicio al periodo de déficit hídrico y en esa fecha se registraron las cinéticas fotosintéticas de las dos variedades de frijol, en respuesta a diferentes niveles de CO₂ y de RFA, mediante el monitoreo de la tasa de fotosíntesis (A), CO₂ intracelular (Ci) y

radiación fotosintéticamente activa (*RFA*), en una hoja madura joven. Se midieron tres hojas por tratamiento, con el mismo sistema portátil que se describió en la Fase I (LI-6400®; LICOR Inc. Lincoln, NE, USA), también programado para variar las concentraciones de *Co* y de *RFA* desde cero hasta 2000 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ y $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$. En esta Fase II, la medición se repitió al momento de alcanzar el máximo déficit hídrico, y a los 4 d después de aplicar el riego de recuperación (RR).

Cabe señalar que cuando se midió la fotosíntesis en la condición de déficit hídrico el suelo de BM estaba a -1.97 y a -0.5 en PV. Las condiciones ambientales en que se hicieron estas mediciones de fotosíntesis fueron iguales en las dos variedades: temperatura de 28 °C y HR de 32 %. Después del RR, las condiciones de medición fueron de 50 % de HR y temperatura de 25 °C.

Un día después de medir las cinéticas en respuesta a CO_2 , en hojas similares (hojas maduras jóvenes) de las mismas plantas se hicieron las mediciones fotosintéticas en respuesta a nueve intensidades de *RFA*: 0, 50, 200, 400, 600, 800, 1000, 1500 y 2000 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, por triplicado en cada tratamiento de humedad y en cada genotipo. Las condiciones en las que se hicieron las mediciones se igualaron con las ambientales; durante el máximo déficit hídrico la temperatura fue de 26 °C y la HR de 28 %. En la etapa de recuperación la temperatura fue de 28 °C y la HR de 32 %.

3.3.2. Análisis de datos fotosintéticos y de humedad edáfica

Para dar seguimiento a la humedad del suelo utilizado, se graficaron los porcentajes de humedad y potencial hídrico de cada experimento, tanto en condiciones de riego así como en déficit hídrico. Los porcentajes de humedad del suelo se calcularon igual que en la Fase I. Los correspondientes potenciales hídricos se estimaron aquí por medio del modelo matemático obtenido al ajustar una línea de tendencia a la curva de calibración, por medio del programa Curve Expert Pro 1.5.

En esta Fase II las cinéticas fotosintéticas *A/Ci* se graficaron con los promedios de *A* ajustados con el modelo matemático de máxima bondad de ajuste (R^2), con respecto a las medias de los valores de CO_2 intracelular (*Ci*). Las cinéticas de *A/RFA* también se graficaron con los datos predichos por el modelo matemático de mejor ajuste (máxima R^2), con respecto a la radiación aplicada. Al igual que en la Fase I, en la Fase II se estimaron los parámetros fotosintéticos de cada caso: puntos de compensación (*PC*) y de saturación (*Psat*) para ambas cinéticas (*Ci* y *RFA*), y la eficiencia de Rubisco (*ER*) para la cinética de *Ci*. Las cinéticas en condiciones de déficit hídrico se hicieron cuando las

plantas tenían 6 d (para *Ci*) y 7 d (para *RFA*) sin riego; esta decisión de fechas se tomó porque en la Fase I se observó que en condiciones de un déficit hídrico más intenso no es posible obtener cinéticas *A/Ci*. Las mediciones correspondientes al periodo de recuperación se hicieron a los 4 d (para *Ci*) y 5 d (para *RFA*) después de reanudado el riego (postdéficit hídrico), ambos con sus respectivos testigos (riego).

En esta Fase II también se hicieron las cinéticas transpiración (*E*) vs. conductancia (*gs*) y de *Ci* vs. *gs*.

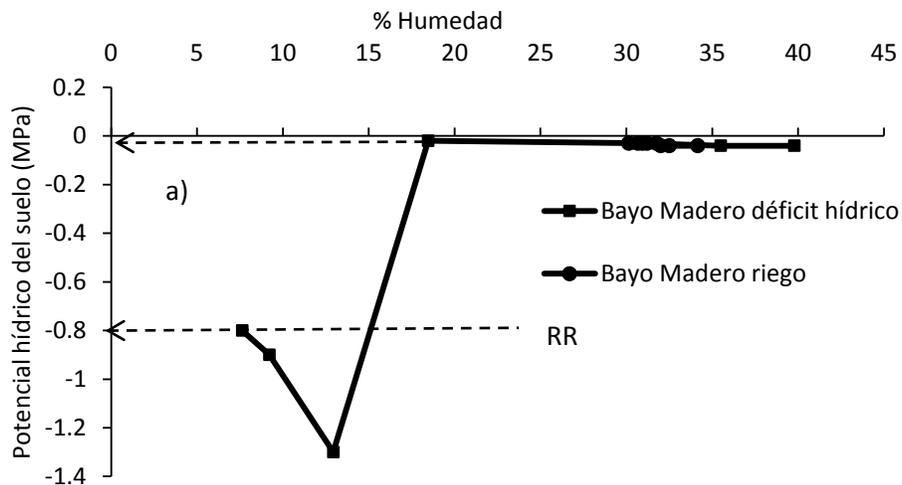
3.3.3. Crecimiento y componentes de rendimiento

Se cosecharon todas las vainas de ocho plantas de cada unidad experimental. Las vainas colectadas se secaron a temperatura ambiente y se registraron los siguientes datos: rendimiento de grano, número de granos por vaina, peso individual de grano y peso de materia seca (MS) de flor, raíz, tallo, hoja y vaina. En estos datos se hicieron análisis de varianza (ANAVA) conforme a un diseño completamente al azar y cuando hubo efecto significativo en ANAVA se hicieron pruebas de comparación de medias (Tukey, 0.05 %) en cada variable. En esta Fase II la altura de planta fue medida sólo cuando se hicieron muestreos destructivos durante los tratamientos; estos datos se analizaron mediante gráficos con respecto al tiempo. Con las cantidades de órganos reproductores (botones, flores y vainas) y del total de órganos por planta, medidas cada tercer día durante los tratamientos, también se elaboraron gráficos con respecto al tiempo

4. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. FASE I

Al momento de hacer las mediciones de las curvas de asimilación (10 d), el déficit hídrico del suelo en ambas variedades había declinado a -0.9 MPa en la var. BM y a -1.3 MPa en PS. Sin embargo, el máximo déficit hídrico impuesto (12 d) el potencial hídrico del suelo estaba en -0.8 MPa en ambas variedades (Figura 3 a y b) y 2 d después de reanudado el riego la humedad del suelo de las macetas sometidas a déficit hídrico subieron hasta -0.04 MPa, nivel cercano a la capacidad de campo. Es decir, la desecación del suelo no fue de la misma magnitud en las dos variedades de frijol, a pesar de que ambas estuvieron en el mismo suelo y el mismo ambiente, por lo que las diferencias fisiológicas observadas entre variedades de frijol en respuesta al déficit hídrico, se podrían atribuir a diferencias genotípicas en el consumo de agua, menor en BM que en PS. Según Wullschleger et al. (2002), la disminución más lenta de la humedad del suelo puede estimular indirectamente el crecimiento de las plantas, o directamente a través de una mayor fotosíntesis.



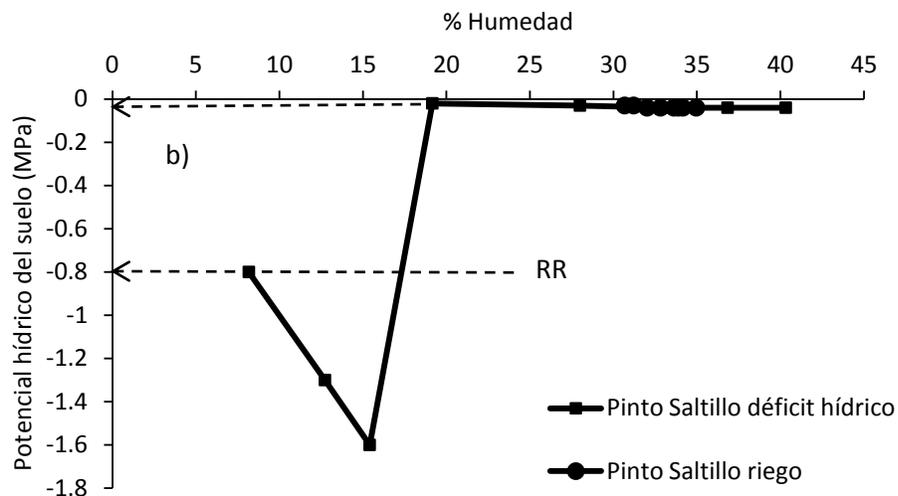


Figura 3. Potencial hídrico del suelo en el que se crecieron dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Saltillo' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación.

4.1.1. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a C_i (A/C_i) y C_o (A/C_o)

Efecto del nivel de humedad edáfica. En condiciones de déficit hídrico la cinética de las tasas fotosintéticas en función de la concentración del CO_2 intracelular (A/C_i), de 'Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo' presentaron un comportamiento irregular (Figura 4a). Por tal razón se recurrió a obtener las cinéticas en función del CO_2 externo (A/C_o), como se muestra en las Figuras 4b y 4c. En adición, se calcularon los equivalentes de C_i para los promedios de C_o .

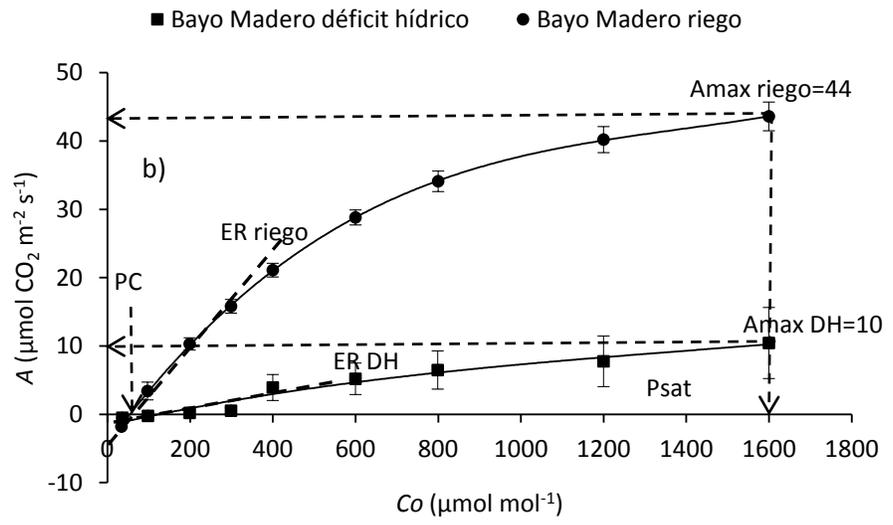
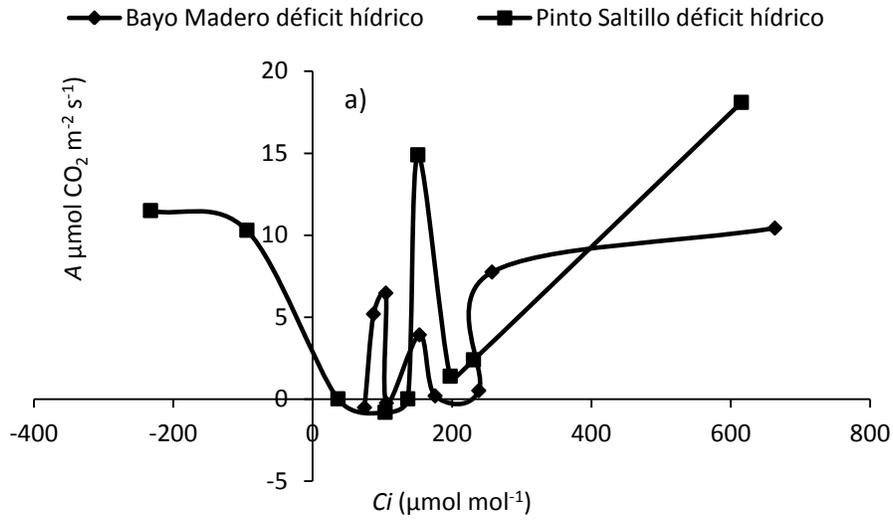
Las cinéticas de A/C_o revelan que al momento de alcanzar el máximo déficit hídrico, cuando el potencial hídrico del suelo estaba a -1.3 MPa en BM y a -1.6 MPa en PS, ambas variedades de frijol habían disminuido su capacidad fotosintética, y que en ambas variedades habían aumentado el PC y abatido la A_{max} ; no obstante, el P_{sat} en déficit hídrico se mantuvo en $1600 \mu\text{mol mol}^{-1}$, valor igual que en riego (Cuadro 1). Estos resultados indican que en condiciones de déficit hídrico tanto BM como PS cerraron sus estomas y no pudieron asimilar el CO_2 aun cuando este gas estuvo en altas concentraciones, con el consecuente descenso en la concentración de C_i . El P_{sat} de la var. BM en déficit hídrico fue 39 % con respecto a la de riego, y en PS el descenso por estrés fue de 23 %. El déficit hídrico en BM causó disminución en A_{max} de 77 %, de 92 % en la conductancia estomática al punto de saturación ($g_{s_{P_{sat}}}$) y de 93 % en ER . En PS las

reducciones fueron de 58 % en A_{max} , de 94 % en $g_{SP_{sat}}$ y de 78 % en ER (Figura 4c), con respecto al testigo bajo riego.

Cuadro 1. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') en respuesta diferentes concentraciones intercelulares de CO_2 (C_i) o de las concentraciones externas (C_o), en condiciones de déficit hídrico (durante 10 d) y recuperación (+2 d después del riego).

Variables	Déficit hídrico (10 d)		Recuperación (+2 d)	
	Testigo (riego)	Déficit hídrico	Testigo (riego)	Déficit hídrico
'Bayo Madero'				
PC	55	152	58	60
$Psat (C_i)$	1083	663	695	878
$Psat (C_o)$	1600	1600	1600	1600
A_{max}	44	10	59	55
ER	28	2	72	46
$g_{SP_{sat}}$	0.23	0.018	0.17	0.18
% $H(\Psi)$	32 (-0.03)	12.9 (-1.3)	34.2 (-0.04)	39.8 (-0.04)
'Pinto Saltillo'				
PC	60	95	59	59
$Psat (C_i)$	795	615	966	796
$Psat (C_o)$	1600	1600	1600	1599
A_{max}	43	18	55	68
ER	23	5	76	58
$g_{SP_{sat}}$	0.15	0.009	0.27	0.19
% $H(\Psi)$	35 (-0.04)	15.4 (-1.6)	30.7 (-0.03)	40 (-0.04)

PC = C_i al punto de compensación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); $Psat$ = C_i al punto de saturación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); $Psat (C_o)$ = CO_2 externo al punto de saturación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); A_{max} = tasa de fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); ER = eficiencia de la enzima Rubisco ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); $g_{SP_{sat}}$ = conductancia estomática al punto de saturación ($\mu\text{mol } CO_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); % $H(\Psi)$ = porcentaje de humedad del suelo (y potencial hídrico del suelo en MPa).



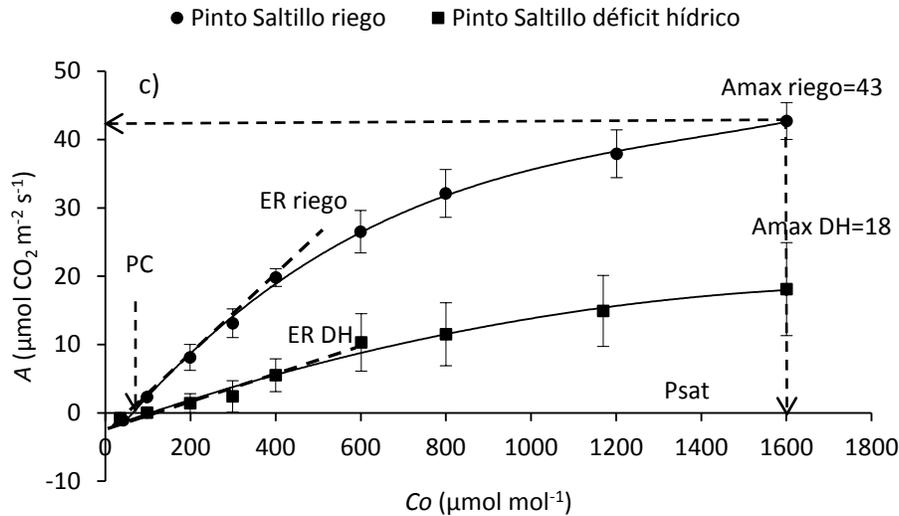


Figura 4. Cinéticas de asimilación (A/Co) y (A/Ci) en dos variedades de frijol: a) cinética de Ci en condiciones de déficit hídrico, en 'Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo'; b) déficit hídrico durante 10 d, en respuesta a Co en 'Bayo Madero'; c) déficit hídrico durante 10 d en respuesta a Co en 'Pinto Saltillo'. ER = eficiencia de Rubisco. DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

Estos valores son parecidos a los de Martínez y Moreno (1992) en papa (*Solanum tuberosum* L.) var. 'Revolución', la cual presentó una disminución de 86 % en A después de 10 d en déficit hídrico. En déficit hídrico BM triplicó su valor de PC , con respecto a la condición de riego, mientras que PS lo aumentó en apenas 1.6 veces (Cuadro 1), lo cual significa que BM resultó más inhibida que PS en la capacidad para capturar CO_2 en bajas concentraciones. Al respecto, en plantas de alfalfa (*Medicago sativa*), Antolín y Sánchez-Díaz (1993) indican que la sequía afecta el metabolismo de los cloroplastos inhibiendo la fotosíntesis.

El cierre estomático relacionado con la disminución de la humedad del suelo juega un papel importante en la caída de los parámetros fotosintéticos, ya que en déficit hídrico se reduce la disponibilidad intracelular de CO_2 debido a la resistencia del mesófilo y de los estomas (Roupsard *et al.*, 1996).

Recuperación postdéficit hídrico. Las mediciones efectuadas 2 d después del riego de recuperación evidenciaron que ambas variedades de frijol recuperan por completo su capacidad para asimilar CO_2 , a tal grado que incluso logran superar al testigo de riego en sus parámetros fotosintéticos (Figura 5). Esta respuesta significa que el balance de carbono que alcanzan las plantas después de reanudado el riego se puede

recuperar por completo del déficit hídrico en ambas variedades, de lo que se infiere que durante la recuperación hídrica los estomas se abren de nuevo a un nivel igual que en el testigo de riego.

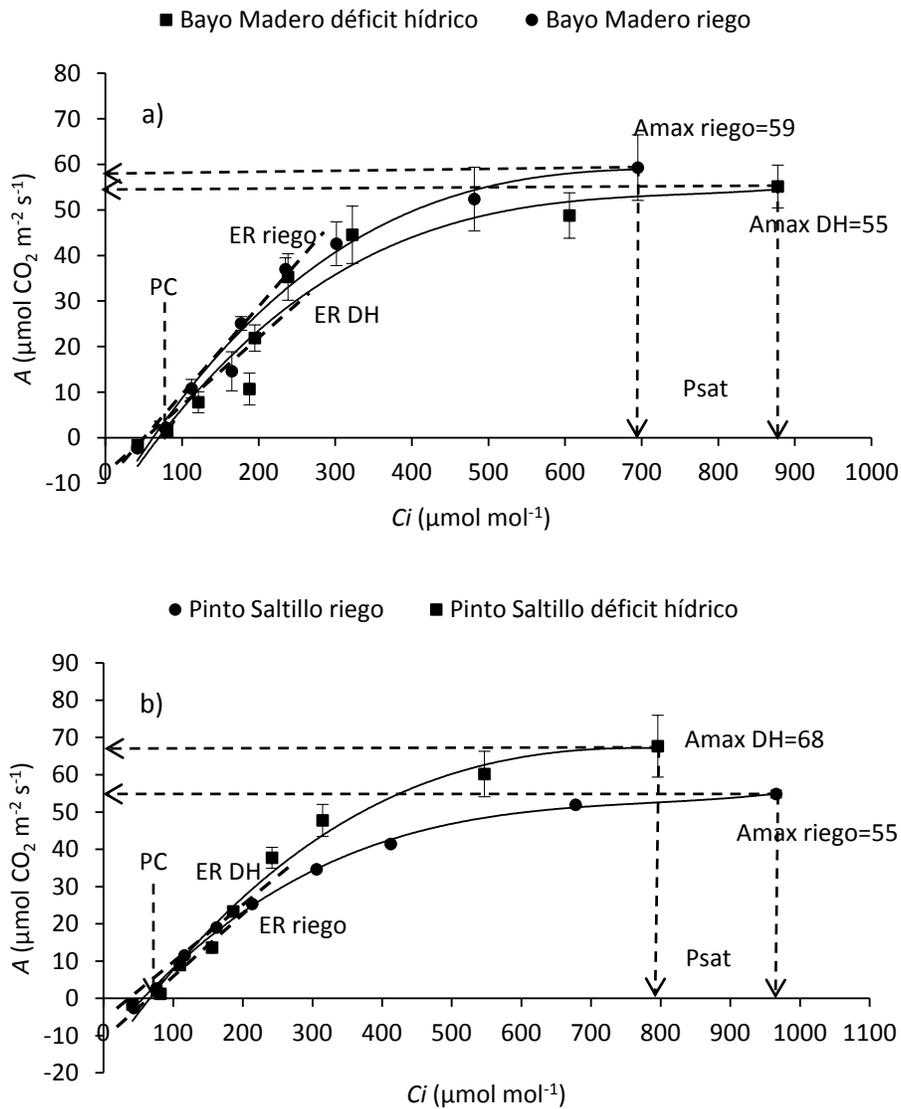


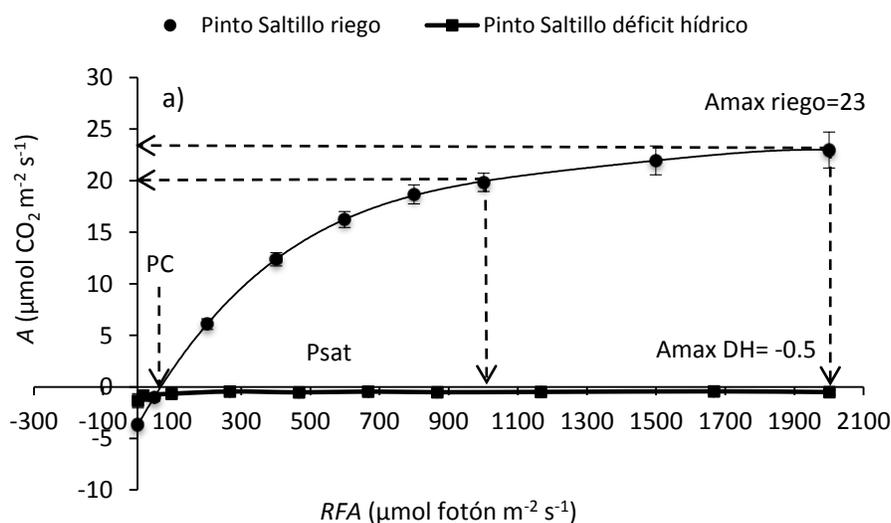
Figura 5. Cinéticas de asimilación (A/C_i) en dos variedades de frijol, 2 d después del riego de recuperación. a) Cinética de 'Bayo Madero', y b) Cinética de 'Pinto Saltillo'. Ambas cinéticas con sus respectivos testigos (riego). ER = eficiencia de Rubisco. DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

En estudios previos se ha demostrado que la principal causa en la disminución de los parámetros fotosintéticos es el cierre de estomas; por ejemplo en dos genotipos de tabaco (*Nicotiana sylvestris*) Galle *et al.* (2010) observaron que 2 d después del riego de

recuperación tanto la *A* como la respiración aumentaron como consecuencia de una mayor *g_s*. Si bien en eficiencia de Rubisco (*ER*), PS resultó más tolerante al déficit hídrico que BM (Figura 5b), en ambas variedades la enzima fue capaz de recuperar por completo sus capacidades fotosintéticas, lo que indica que el sitio de carboxilación (estroma del cloroplasto) no resultó afectado por el estrés hídrico provocado en este ensayo. PS fue 26 % mejor que BM para fijar CO₂ cuando este gas aumenta su concentración de 0 a 400 ppm (58 vs. 46 μmol m⁻² s⁻¹, Cuadro 1).

4.1.2. Cinética en respuesta a la RFA (*A/RFA*)

Efecto del nivel de humedad edáfica. En riego la var. BM se fotosaturó con una *RFA* de 800 μmol m⁻² s⁻¹, nivel en que alcanzó una *A_{max}* de 12 μmol m⁻² s⁻¹ (Figura 6a), ya que con mayor radiación luminosa la *A* de BM no aumenta más, mientras que PS (Figura 6a) se fotosaturó con una *RFA* de 1000 μmol m⁻² s⁻¹ con una *A_{max}* de 20 μmol m⁻² s⁻¹ (Figura 6b), pero si la *RFA* se eleva hasta 2000 unidades, su *A* se incrementa a 23 μmol m⁻² s⁻¹ (Cuadro 2). Es de destacar que con una radiación superior la var. PS supera a la var. BM en *A_{max}* hasta en 92 %, en ausencia de estrés hídrico (Figura 6b). En plantas de frijol pinto, Guidi *et al.* (2002) encontraron que la fijación de CO₂ por las plantas testigo aumentó al incrementar la radiación hasta 600 μmol m⁻² s⁻¹, nivel en el que las plantas alcanzaron la fotosaturación. En cuanto al *PC* tanto BM como PS tuvieron valores similares (70 vs. 74 μmol m⁻² s⁻¹). En ausencia de estrés hídrico las hojas de guayabo (*Psidium guajaba* L.) alcanzan un *PC* de 70 μmol m⁻² s⁻¹ y un *Psat* de 700 μmol m⁻² s⁻¹ (Damián *et al.*, 2009).



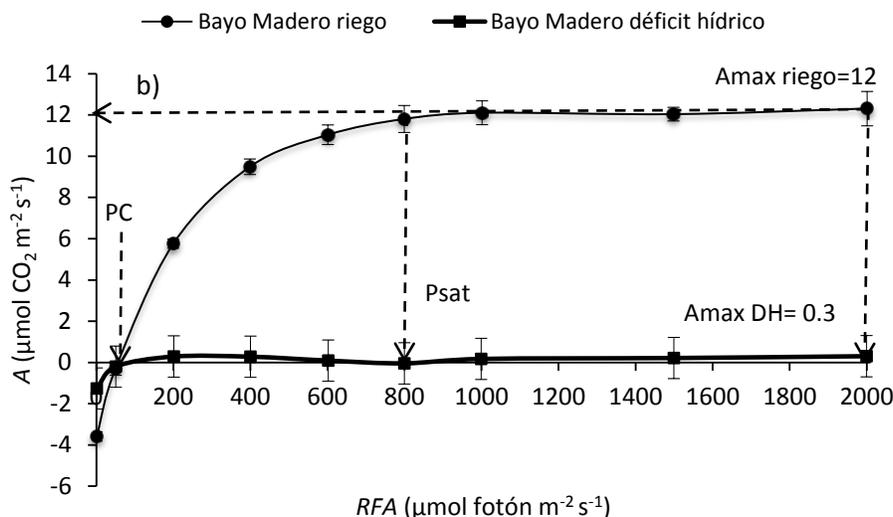


Figura 6. Cinéticas de asimilación (A/RFA) en dos variedades de frijol: 'Pinto Saltillo' -a- y 'Bayo Madero' -b- en condiciones de déficit hídrico durante 10 d, en la Fase I. DH = déficit hídrico. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

Cuadro 2. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') en respuesta a la RFA , medidos en condiciones de déficit hídrico (durante 10 d).

Variables	Déficit hídrico (10 d)	
	Testigo (riego)	Déficit hídrico
	'Bayo Madero'	
PC	70	
$Psat_{RFA}$	800-2000	2000
A_{max}	12	0.3
gs_{Psat}	0.13	0.007
	'Pinto Saltillo'	
PC	74	
$Psat_{RFA}$	1000-2000	2000
A_{max}	20-23	-0.5
gs_{Psat}	0.40	0.003

PC = punto de compensación para RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{max} = tasa de fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $Psat$ = punto de saturación para RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); gs_{Psat} = conductancia estomática al punto de saturación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

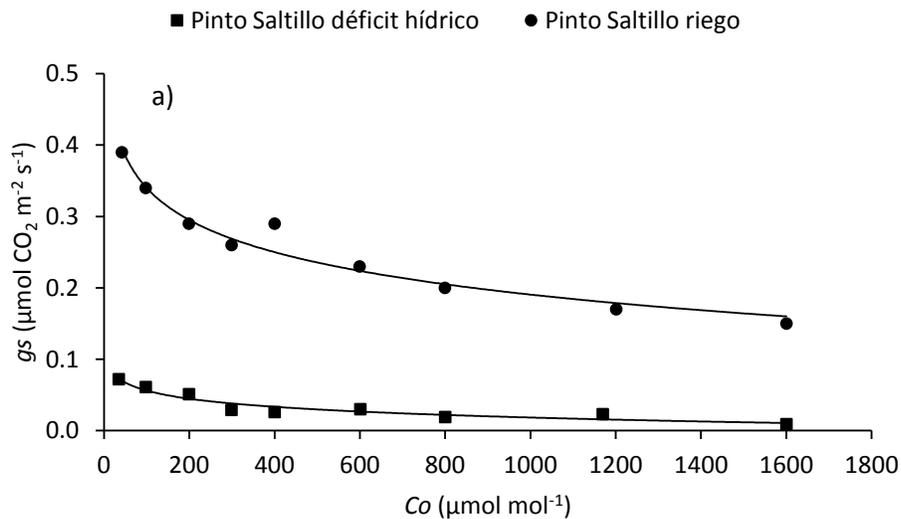
A los 10 d de estar en déficit hídrico (sin riego), en ambas variedades de frijol la tasa de fotosíntesis fue nula o escasa (Figura 6; Cuadro 2). En esta condición PS no fotosintetizó sino que sólo presentó respiración, y en BM la A fue mínima. Tal inhibición de fotosíntesis puede atribuirse al cierre de estomas y a la acumulación de ABA inducidos por el estrés, como demostraron Bradford y Hsiao (1982), con la consecuente pérdida de

turgencia en las células oclusivas (Johnson *et al.*, 1991; Ludlow y Muchow, 1990; Webb y Mansfield, 1992); estos efectos se consideran mecanismos fisiológicos para evitar la pérdida excesiva de agua por transpiración.

4.1.3. Cinética de g_s de CO_2 en función del C_o

Al igual que la cinética fotosintética (Figura 4a), la cinética de la conductancia estomática de CO_2 (g_s) se hizo en función del C_o atmosférico, no con C_i .

Efecto del nivel de humedad edáfica. En riego ambas variedades lograron obtener la más alta g_s de CO_2 la cual fue de $0.04 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en una concentración de CO_2 de $42 \mu\text{mol mol}^{-1}$ en la var. PS (Figura 7a) y de $34 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 para BM (Figura 7b). La g_s estomática de CO_2 más baja fue de $0.2 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ alcanzada en ambas variedades con $1600 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 , lo que indica que los estomas de frijol se cierran en altas concentraciones de C_o .



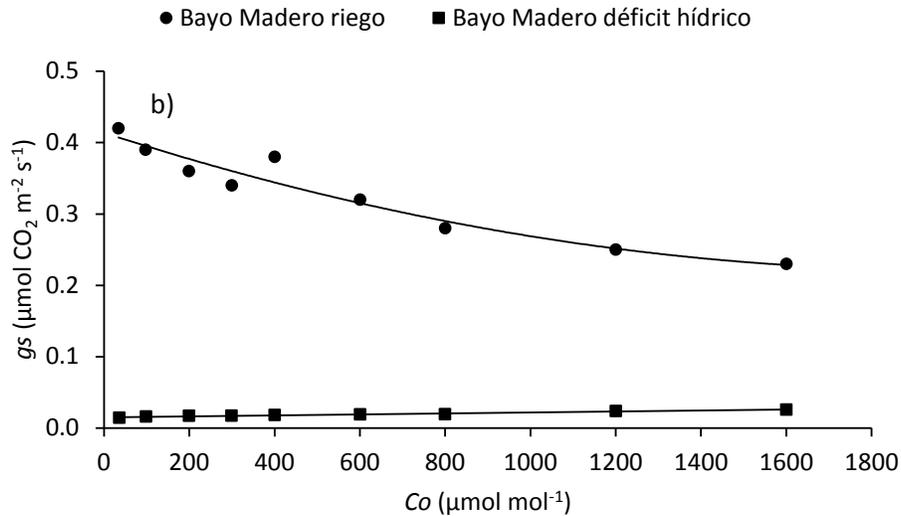


Figura 7. Cinéticas de conductancia estomática de CO₂ (g_s) vs. CO₂ externo (C_o) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero' después de un déficit hídrico por 10 d, en la Fase I.

En déficit hídrico la g_s de CO₂ de la var. PS también mostró un comportamiento decreciente conforme aumentó la concentración de CO₂, pero no así BM cuya cinética fue lineal y ligeramente ascendente. Flexas y Medrano (2002) indican que la concentración interna de CO₂ disminuye a medida que disminuye la conductancia estomática. En condición de estrés hídrico la g_s de CO₂ más alta para PS fue de 0.1, mientras que para BM fue de 0.02 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$.

Recuperación postdéficit hídrico. A 2 d después de haber reanudado el riego, ambas variedades recobraron su g_s a niveles cercanos a la condición de riego, sobre todo BM (Figura 8 b).

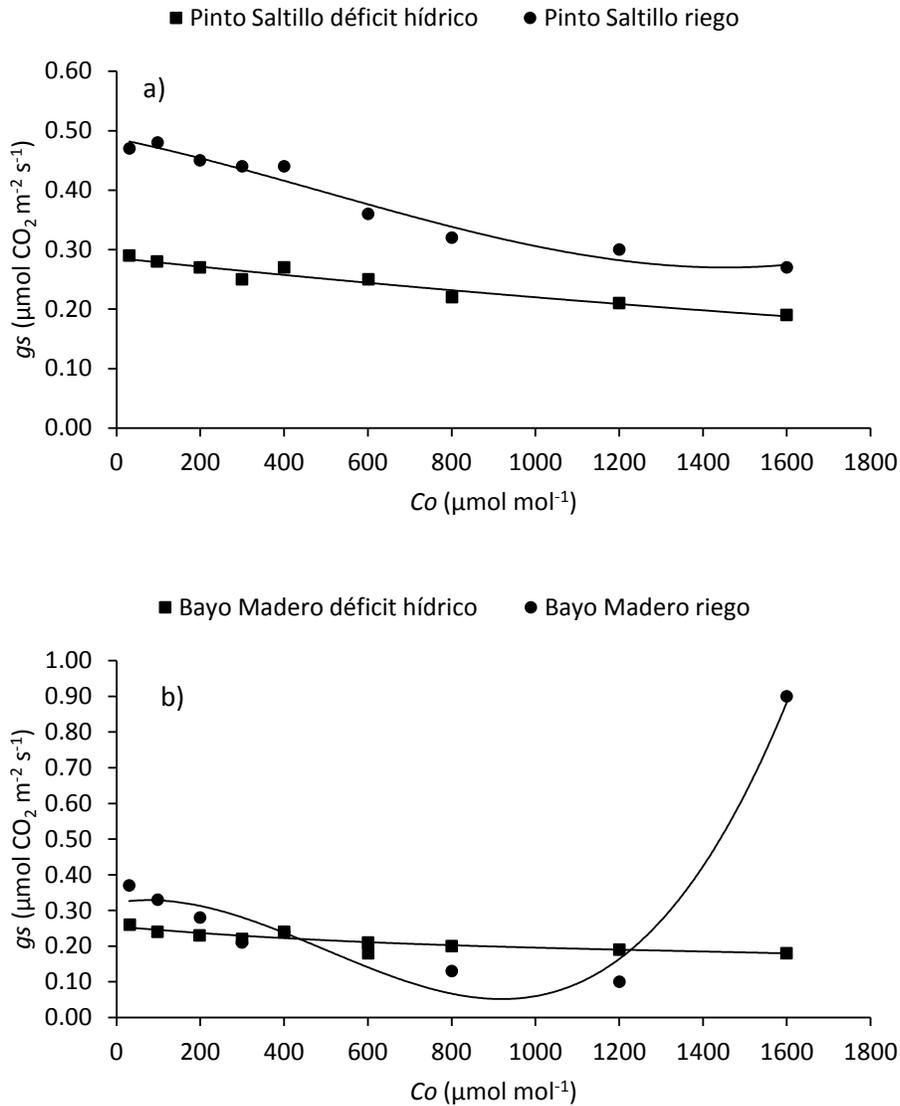


Figura 8. Cinéticas de conductancia estomática de CO_2 (g_s) en función de C_o en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', a los 2 d después del riego de recuperación, en la Fase I.

A pesar del déficit hídrico severo al cual se sometieron ambas variedades, en bajas concentraciones de C_o los estomas se abren parcialmente, independientemente del estado hídrico. Según Caemmerer *et al.* (2004) y Squeo y León (2007), los estomas se abren cuando las concentraciones de CO_2 se reducen y se cierran cuando se incrementan.

4.1.4. Cinética de E en función de g_s al CO_2

Efecto del nivel de humedad edáfica. La transpiración (E) en ambas variedades y en ambos niveles de humedad ocurrió de forma lineal ascendente al aumentar la g_s (Figura 9 a y b).

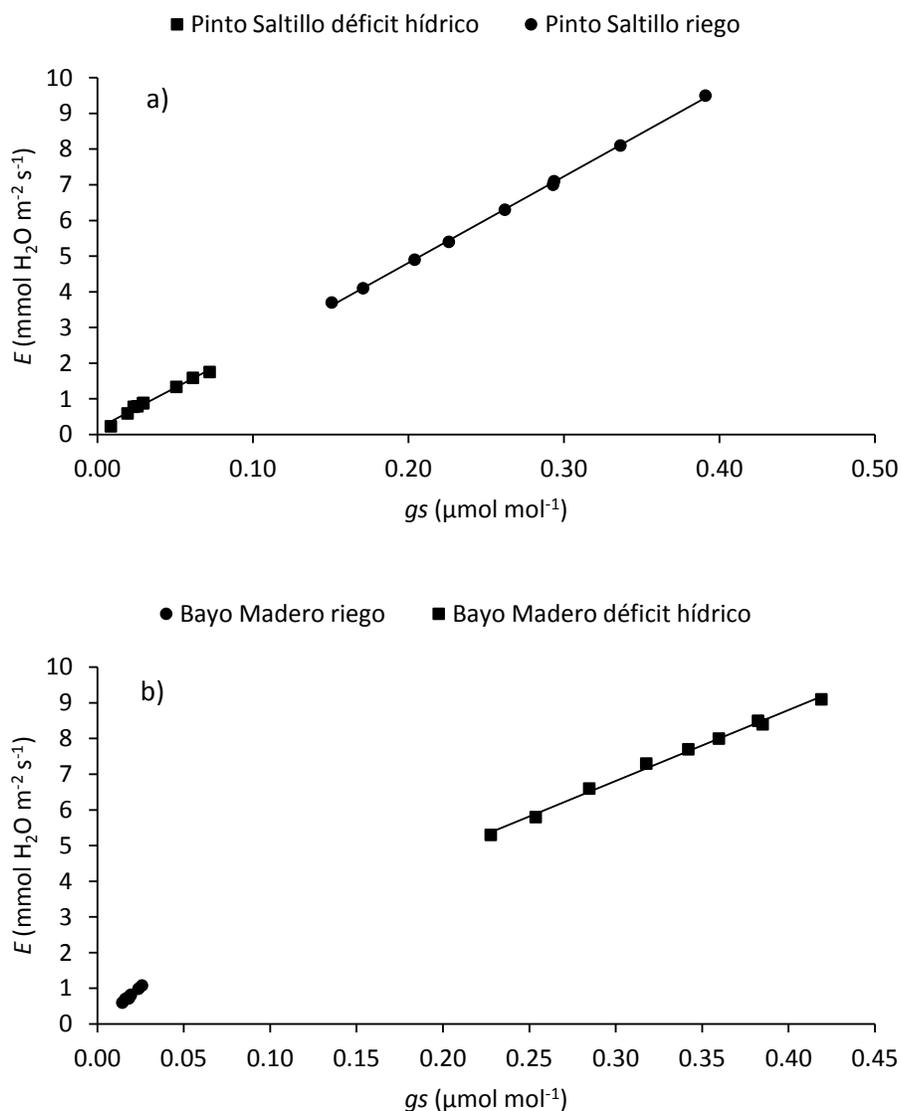


Figura 9. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática de CO_2 (g_s) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', medida en condiciones de déficit hídrico por 10 d, en la Fase I.

Sin embargo, en las plantas bajo déficit hídrico la E se mantuvo en niveles muy pequeños, en concordancia con las bajas conductancias estomáticas inducidas por el

cierre de estomas. En déficit hídrico PS superó a BM en g_s y E , lo cual indica que los estomas de PS permanecieron más tiempo abiertos; esto explica el que en déficit hídrico la asimilación fotosintética de CO_2 haya sido mayor en PS que en BM (Figura 4c).

Recuperación postdéficit hídrico. Dos días después de la reanudación del riego (Figura 10), la transpiración de ambas variedades sometidas a déficit hídrico recuperó el nivel del tratamiento de riego, básicamente por el aumento de la conductancia estomática, ya que el riego de recuperación permitió la rehidratación de las plantas sometidas a estrés hídrico.

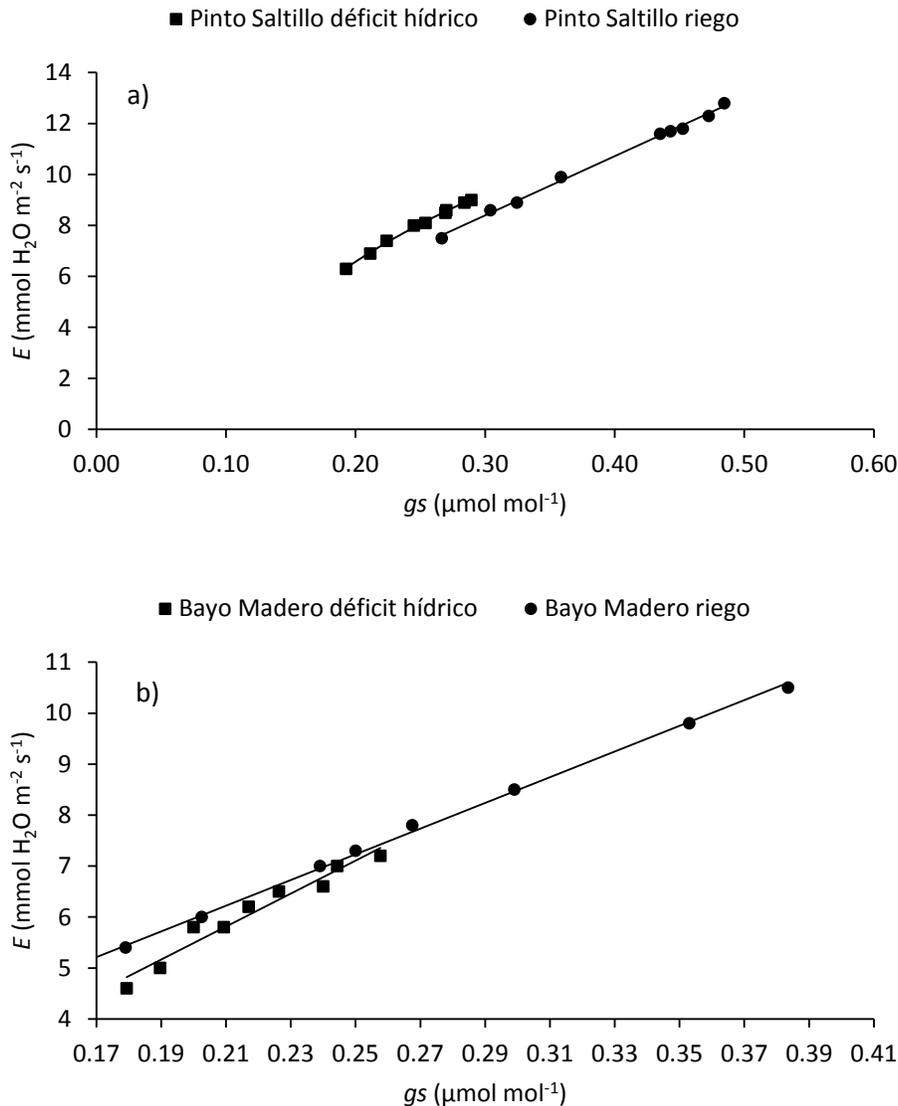


Figura 10. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática de CO_2 (g_s) en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', medida 2 d después del riego de recuperación, en la Fase I.

4.1.5. Fotosíntesis puntual (A) durante el déficit hídrico

El testigo con riego de ambas variedades mostró una A superior a la registrada en condiciones de déficit hídrico (Figura 11, a y b).

Transcurridos 12 d en déficit hídrico, ambas variedades disminuyeron su actividad fotosintética a una tasa de fotosíntesis cercana a cero $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, pero a los 2 d de haber reanudado el riego tanto 'Bayo Madero' como 'Pinto saltillo' aumentaron su fotosíntesis 2 d después del riego (día 14).

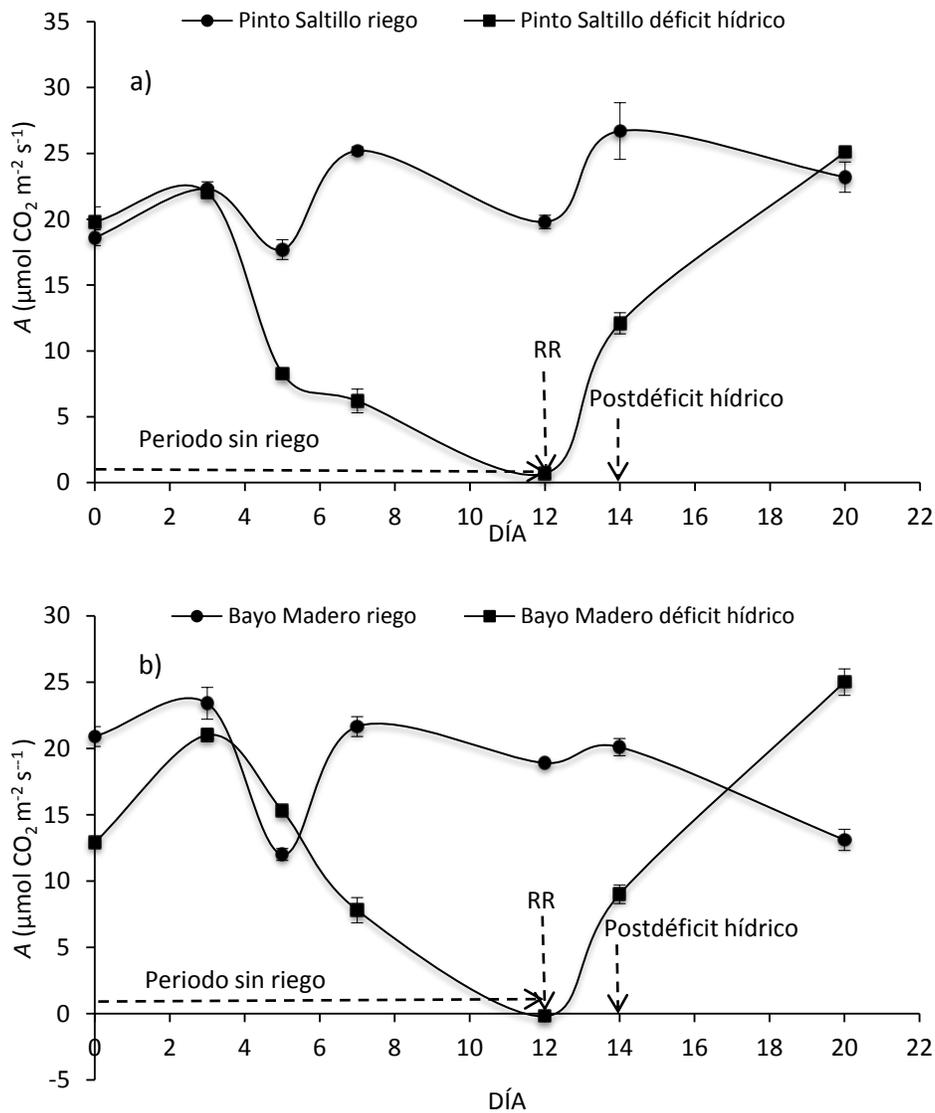
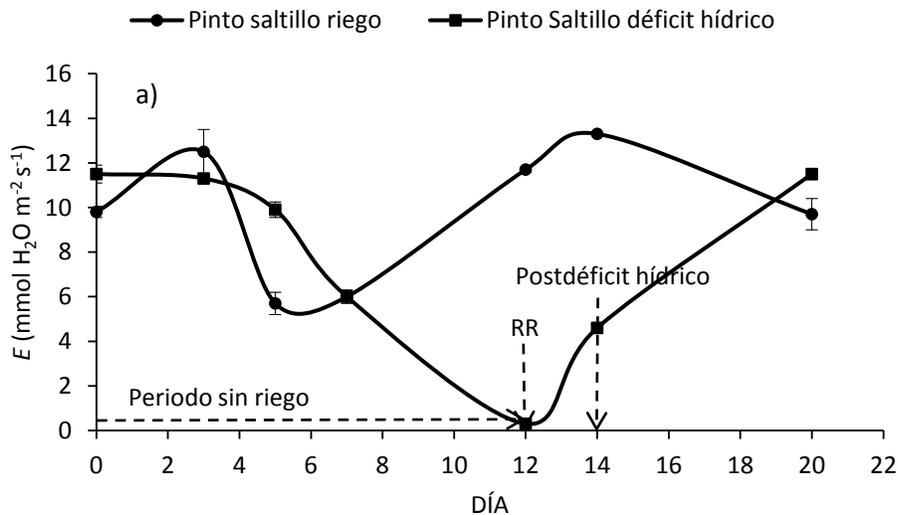


Figura 11. Asimilación (A) a través del tiempo en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

Sin embargo, la recuperación al 100 % se alcanzó hasta el día 20. Miyashita *et al.* (2005) también observaron que en plantas de frijol sometidas a estrés hídrico, la recuperación de la tasa de fotosíntesis es lenta a partir del segundo día.

4.1.6. Transpiración puntual (*E*) durante el déficit hídrico

Solamente al inicio de tratamientos la var. PS mostró mayor *E* que BM, pero después tuvieron tasas similares. En las dos variedades se observó que conforme se acentúa el déficit hídrico la tasa transpiratoria desciende hasta cero (Figura 12 a y b). Estos resultados sugieren que las plantas cerraron sus estomas para protegerse de la sequía y evitar la deshidratación de sus tejidos, ya que 2 d después de haber reanudado el riego las plantas que sufrieron estrés hídrico reabrieron sus estomas para realizar el intercambio de gases, aunque fue hasta el día 20 que alcanzaron una transpiración de 100 %. Según Outlaw y De Vlieghere-He (2001), la baja transpiración (con 90 % de HR) puede resultar en una alta concentración de sacarosa en el apoplasto de las células oclusivas, lo que disminuye la apertura estomática.



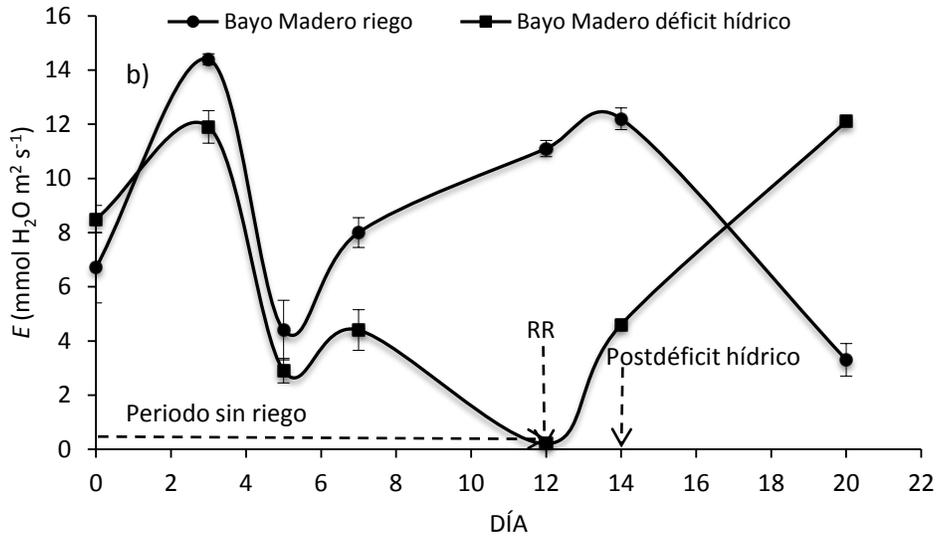
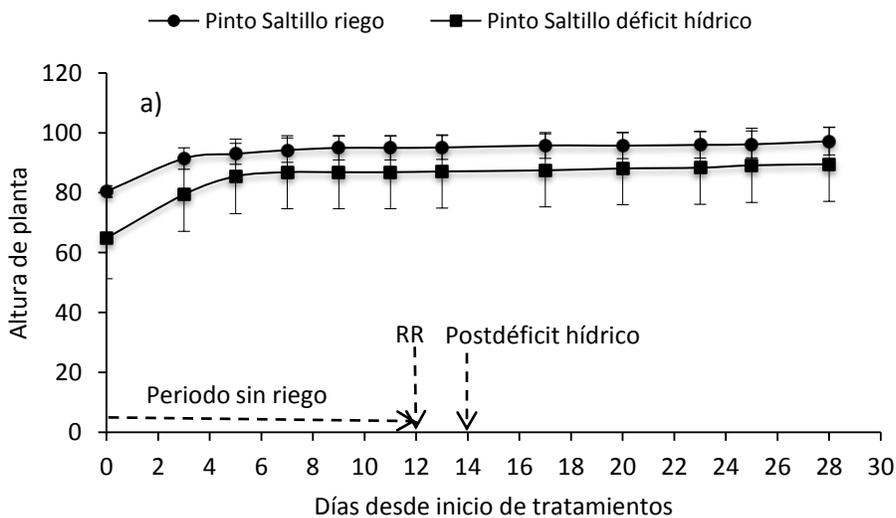


Figura 12. Transpiración puntual (E) a través del tiempo en dos variedades de frijol: ‘Pinto Saltillo’ -a- y ‘Bayo Madero’ -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. RR = riego de recuperación. Cada punto es el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

4.1.7. Crecimiento en altura de planta

Desde el inicio de los tratamientos se observó una diferencia en la altura de planta entre los dos tratamientos de humedad edáfica en ambas variedades (Figura 13), por lo que dicha diferencia no es atribuible a los tratamientos. Durante el periodo de déficit hídrico las plantas de PS continuaron creciendo en altura al igual que en riego, mientras que las plantas de BM crecieron significativamente menos en condiciones de déficit hídrico que en riego, con una reducción de 50 %.



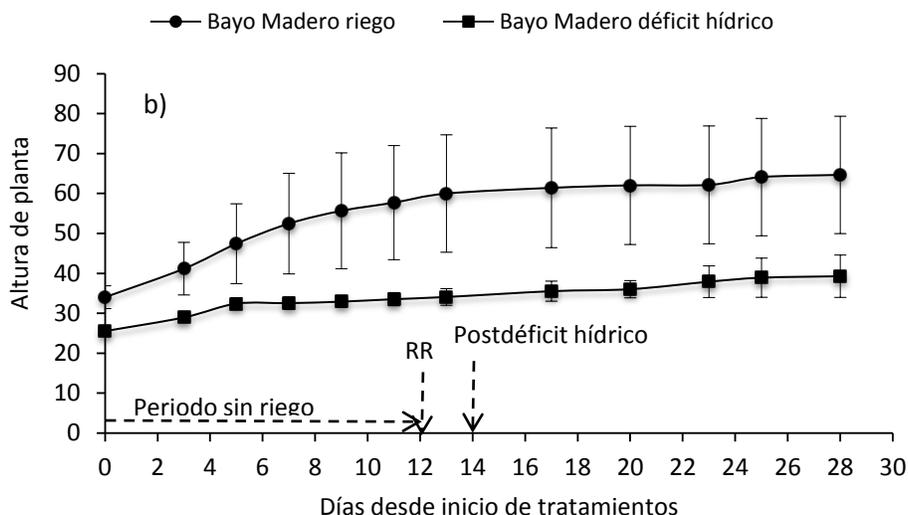


Figura 13. Crecimiento en altura de planta de dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero', en riego y déficit hídrico, en la Fase I. Cada punto es el promedio de cuatro repeticiones \pm el error estándar.

Costes *et al.* (2003) indican que la disminución en el crecimiento de dos variedades de manzana implica cambios en el número y la naturaleza de los brotes axilares. Por su parte, Boutraa y Sanders (2001) mencionan que en frijol el estrés hídrico también reduce el crecimiento de otros parámetros, como el número de hojas trifoliadas, la altura del tallo, y la cantidad de ramas principales y de nudos en el tallo principal.

4.1.8. Formación de órganos reproductores

Los testigos bajo riego de ambas variedades de frijol formaron un número importante de estructuras reproductoras (total de botones, flores y vainas) en un rango de 20 a 125. Sin embargo, como se puede apreciar en las Figuras 14 a y b, en ambas variedades el estrés por déficit hídrico redujo el número de órganos reproductores en 75 y 85 %; la var. BM fue la más afectada. No obstante, la var. PS continuó perdiendo órganos reproductores después del riego de recuperación hasta llegar a cero (día 28; Figura 14a), mientras que BM logró mantener una pequeña cantidad de órganos reproductores (Figura 14b).

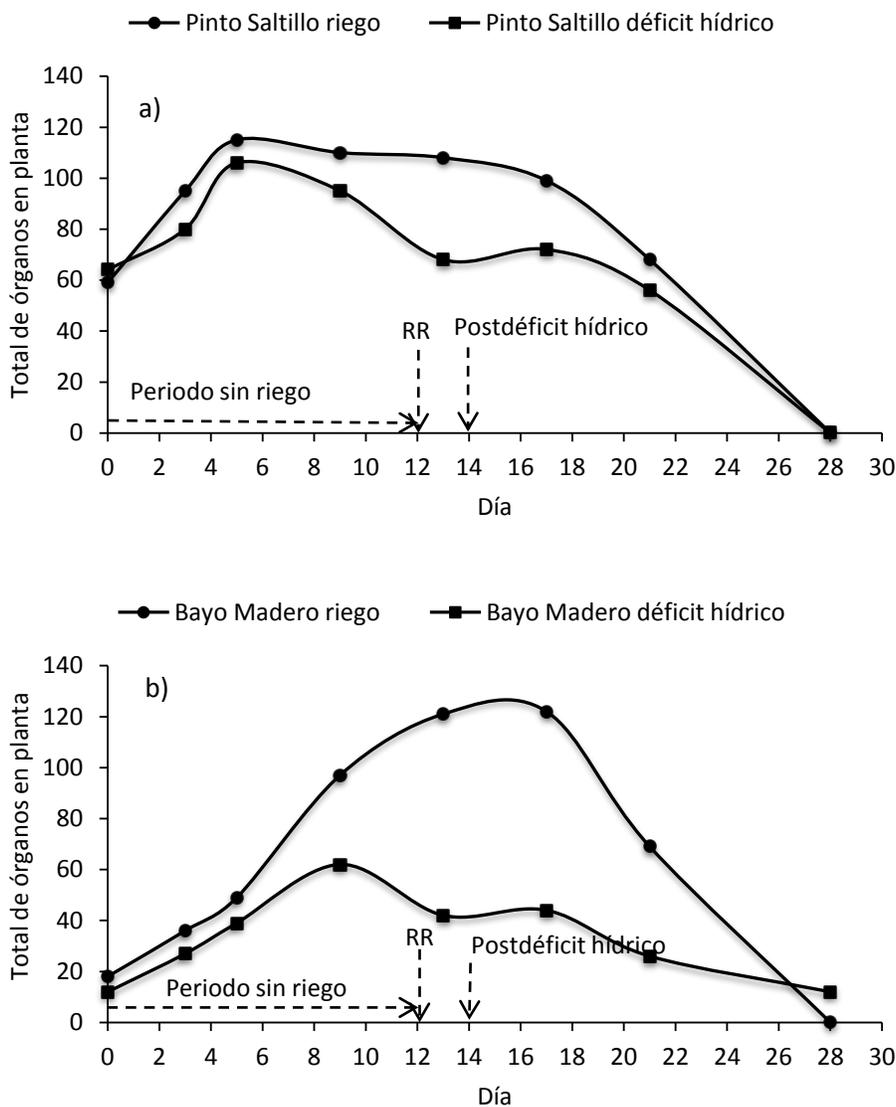


Figura 14. Número promedio de estructuras reproductoras en dos variedades de frijol: a) 'Pinto Saltillo' y b) 'Bayo Madero' crecidas en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase I. (n = 4).

En condiciones de riego las dos variedades formaron sus últimos órganos (botones, más flores y vainas) a los 70 DDS (17 d después del riego de recuperación), fecha en la que completaron su ciclo normal.

4.1.9. Biomasa acumulada al final del ciclo

Se detectaron diferencias ($P \leq 0.05$) entre variedades en la producción de biomasa de todos los órganos medida al final del ciclo (Cuadro 3), a los 16 d después del riego de recuperación. Entre niveles de humedad y en la interacción variedades x niveles de

humedad también se registraron diferencias ($P \leq 0.05$) en la biomasa acumulada en todos los órganos reproductores, excepto en la raíz.

Cuadro 3. Cuadrados medios y coeficientes de variación obtenidos del análisis de varianza bajo un diseño completamente al azar en arreglo factorial ($n = 4$) de la materia seca acumulada en los órganos de dos variedades de frijol crecidas en dos condiciones de humedad, en la Fase I.

Fuente de variación	Raíz	Tallo	Hoja	Total
V	132.7*	28.17*	90.6*	694.19*
NH	17.6 NS	13.3*	11.3*	125.72*
V x NH	36.3 NS	6.7*	11.2*	142.8*
Error	8.4	0.15	0.5	12.37
CV (%)	47.05	10.16	11.75	22

*valores significativos ($P \leq 0.05$), NS = no significativo

Independientemente del nivel de humedad edáfica, la var. PS (resistente al déficit hídrico) acumuló menos ($P \leq 0.05$) materia seca (mg/planta) que la var. BM (susceptible al déficit hídrico) en todos los órganos (Cuadro 4), lo que muestra que la planta de BM es más vigorosa que la de PS. Estos resultados se contraponen a los encontrados por Acosta-Díaz *et al.* (2009), en los que indican que la reducción de biomasa fue mayor en los cultivares resistentes, 'ICA Palmar', 'SEC 12', 'Pinto Zapata' y 'Pinto Villa'; a diferencia de BM que a pesar de ser susceptible acumuló más materia seca.

En cuanto al efecto del nivel de humedad edáfica independiente de la variedad, el estrés hídrico no redujo la acumulación final de biomasa en la planta de frijol, sino al contrario pues provocó que las plantas estresadas tuvieran más biomasa que las de riego ($P \leq 0.05$) en todos los órganos excepto en la raíz. Este resultado se atribuye a que las plantas de frijol tuvieron la capacidad de reanudar el crecimiento cuando dispusieron de agua nuevamente durante el periodo de recuperación, como también han observado otros autores al estudiar la respuesta del maíz al déficit hídrico (Avendaño-Arrazate *et al.*, 2008). Las interacciones significativas se debieron a que la var. BM resultó con mayor crecimiento postdéficit hídrico que la var. PS, excepto en la raíz, atribuible a su mayor vigor de planta. Galvan-Tovar *et al.* (2003) encontraron que la susceptibilidad de BM al déficit hídrico se tradujo en la disminución del peso seco de la raíz y del vástago.

Cuadro 4. Producción y distribución de materia seca (g/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo'), en dos condiciones de humedad (riego y déficit hídrico).

	Raíz	Tallo	Hoja	MSTotal
Variedad				
'Bayo Madero' (BM)	9.04 a	5.20 a	8.33 a	22.57 a
'Pinto Saltillo' (PS)	3.28 b	2.55 b	3.57 b	9.4 b
Nivel de humedad				
Déficit hídrico (D)	7.21 a	4.79 a	6.79 a	18.79 a
Riego (R)	5.11 a	2.96 b	5.11 b	13.18 b
Variedad por nivel de humedad				
BMR	6.48±5.4	3.6±0.6	6.6±1	16.8±6.6
BMD	11.6±1.5	6.8±0.4	10±0.3	28.4±1.4
PSR	3.7±1.1	2.3±0.07	3.6±0.3	9.6±1.1
PSD	2.8±0.8	2.8±0.2	3.6±0.9	9.2±1.8

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05)

4.1.10. Rendimiento y sus componentes

Se observaron efectos significativos ($P \leq 0.05$) de los niveles de humedad del suelo en la magnitud del rendimiento de grano y sus componentes VP, NG y RG (Cuadro 5). Entre genotipos y en la interacción variedad por nivel de humedad no hubo diferencias significativas en los componentes de rendimiento. Estos resultados sugieren que las dos variedades tienen semejante nivel de susceptibilidad al déficit hídrico aquí impuesto, en términos de rendimiento de grano.

Cuadro 5. Cuadrados medios y coeficientes de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, de los componentes de rendimiento: vainas por planta (VP), número de granos (NG) por planta, rendimiento de grano (RG, g/planta) y peso individual de grano (PIG, mg/grano), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') crecidas en dos condiciones de humedad edáfica (riego y déficit hídrico), en la Fase I.

Fuente de variación	Cuadrados medios			
	VP	NG	RG	PIG
V	4 NS	612.56 NS	29.05 NS	4128.06 NS
NH	110.25*	855.56*	98.30*	34.51.56 NS
V x NH	9 NS	189.06 NS	26.01 NS	6280.56 NS
Error	13.21	159.7	12.81	8001.1
CV (%)	40.9	52.26	45.76	25.48

*valores significativos ($P \leq 0.05$), NS = no significativo

En condiciones de déficit hídrico los componentes de rendimiento (con excepción del PIG) de ambas variedades mostraron pérdidas significativas ($P \leq 0.05$) con respecto a la condición de riego, quizás por la abscisión de flores y vainas ocasionada por el estrés hídrico (Cuadro 6). Además, la var. PS perdió menos rendimiento por estrés hídrico que la var. BM, de modo que en estas condiciones PS mostró más tolerancia al déficit hídrico que BM. Por su parte, Lizana *et al.* (2006) y Ramírez-Vallejo y Kelly (1998) observaron que el estrés hídrico causó reducción en el número de VP y de granos por vaina sin modificar el peso de las semillas, en las variedades de frijol 'Arroz' y 'Orfeo'.

Cuadro 6. Vainas por planta (VP), rendimiento de grano (RG, g/planta), número de granos (NG) por planta y peso individual del grano (PIG, mg/grano), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Saltillo') crecidas en condiciones de riego y déficit hídrico.

	VP	NG	RG	PIG
	Variedad			
'Pinto Saltillo'	9.4 a	30.4 a	9.2 a	367 a
'Bayo Madero'	8.4 a	18.0 a	6.4 a	335 a
	Nivel de humedad			
Riego	11.5 a	31.5 a	10.3 a	366 a
Déficit hídrico	6.2 b	16.9 b	5.3 b	336 b

Medias con la misma letra no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

4.2. FASE II

En esta fase el riego se suspendió el día 21 de junio de 2010, y 8 d después (29 de junio de 2010, último día del déficit hídrico) la humedad del suelo se había reducido en ambas variedades, hasta -5.0 MPa en 'Pinto Villa' y -6.56 MPa en 'Bayo Madero', niveles que corresponden al máximo déficit hídrico impuesto. Las diferencias en los potenciales del suelo parecen indicar que la var. PV tarda más en consumir el agua del suelo que la var. BM, ya que esta última utilizó el agua de forma más rápida. A los 4 d después de reanudado el riego (02 de julio), la humedad del suelo de las macetas sometidas a déficit hídrico alcanzaron un potencial hídrico de -0.09 MPa (Figura 15, a y b). Cabe señalar que los datos de las curvas de fotosíntesis se tomaron a los 6 d, cuando el potencial hídrico del suelo era de -1.97 MPa en BM y de -0.50 MPa en PV.

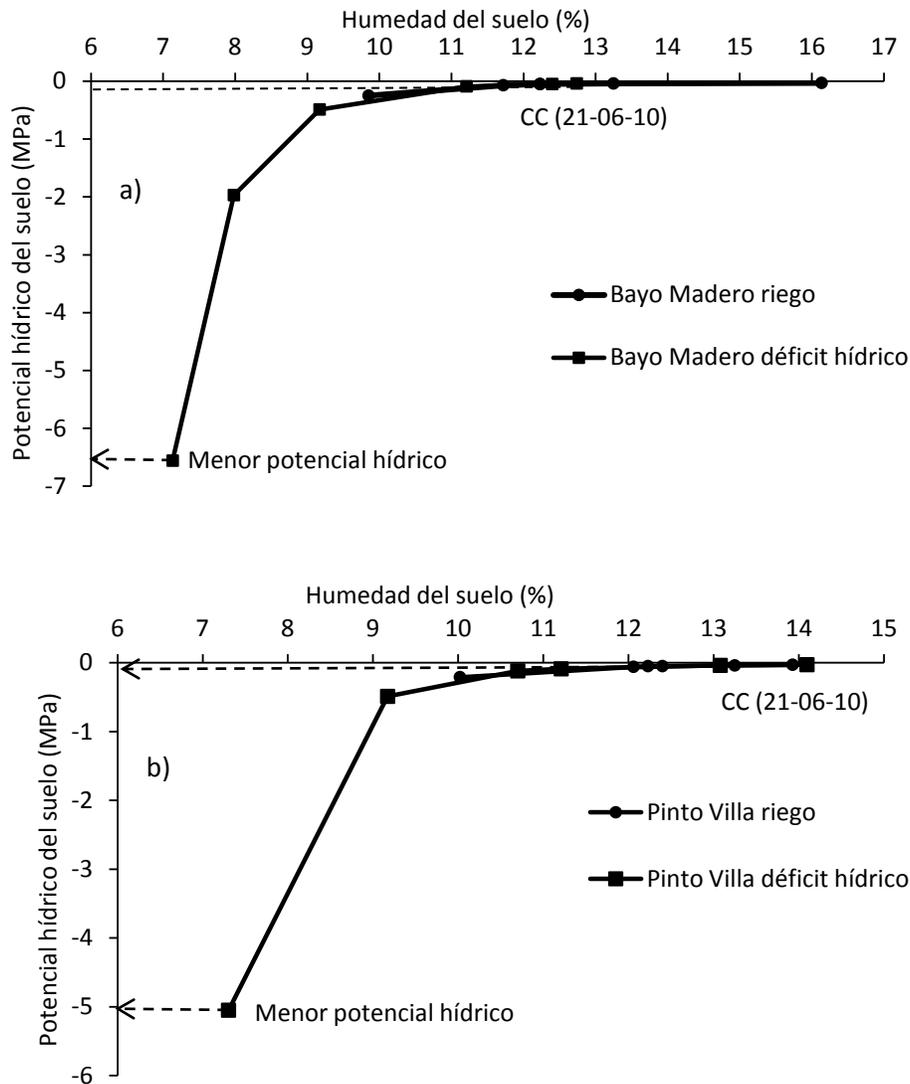
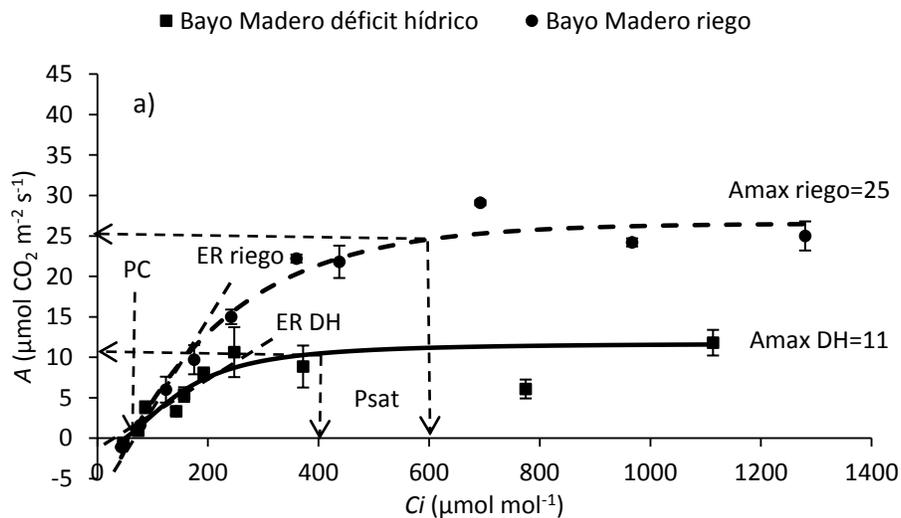


Figura 15. Potencial hídrico y humedad del suelo en el que se crecieron dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' –a- y 'Pinto Villa' –b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II.

4.2.1. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a C_i (A/C_i)

Efecto del nivel de humedad edáfica. De acuerdo con las cinéticas de A/C_i (Figura 16 a y b), ambas variedades de frijol aumentan su tasa fotosintética al disponer de más C_i y C_o , tanto en condiciones de riego como en déficit hídrico. No obstante, como al momento de medir las cinéticas el nivel de déficit hídrico difirió entre variedades (-1.97 MPa en BM y -0.50 MPa en PV; es decir, BM ya no contaba con agua aprovechable en el suelo mientras que PV si), la var. BM mostró fuertes reducciones en todos sus parámetros

fotosintéticos, mientras que PV sólo presentó descensos en *PC* (-7 %) y *ER* (-31 %), ya que su *A_{max}* en déficit hídrico ($\Psi_{\text{suelo}} = -0.50$ MPa) fue superior en 56 % (Figura 16a) con respecto al del testigo de riego ($\Psi_{\text{suelo}} = -0.05$ MPa, con 12.2 % de humedad), lo cual logró sin reducir su $g_{S_{\text{Psat}}}$ como se muestra en el Cuadro 7. Estos resultados evidencian que BM gasta más rápido el agua, ya que seca más rápido el suelo que la variedad PV. Por tanto, con base en los valores obtenidos del potencial hídrico del suelo se puede inferir que el mecanismo fotosintético de PV (Figura 16b) mostró valores más altos en sus parámetros fotosintéticos, quizás por ser una variedad eficiente en el uso del agua, pero no por su tolerancia al déficit hídrico. Por el contrario, en condiciones de riego BM superó a PV en *A_{max}* (25 vs. 16 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$), la que BM alcanzó con una *C_i* de 600 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ mientras que PV apenas necesitó la mitad de esa concentración interna de CO_2 .



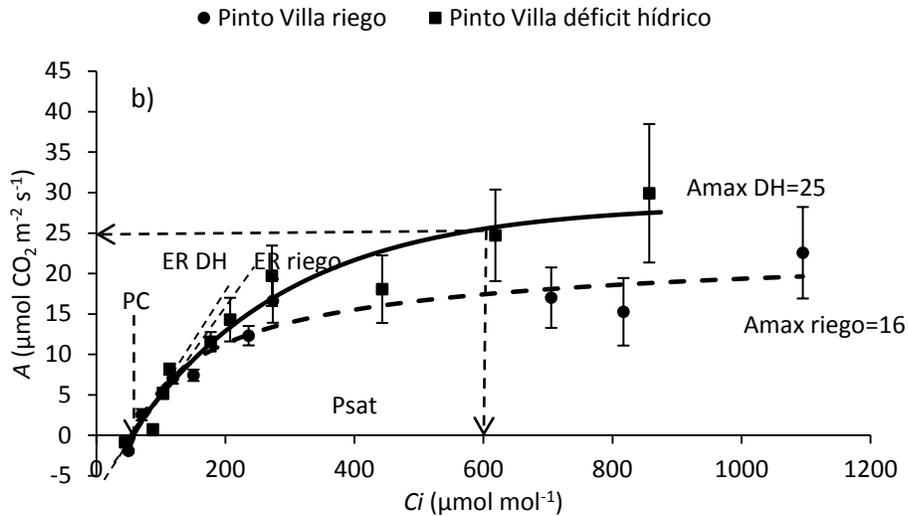


Figura 16. Cinéticas de asimilación (A/C_i) en dos variedades de frijol: 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Villa' -b-, en condiciones de déficit hídrico por 6 d. En la Fase II. ER = eficiencia de Rubisco. DH = déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

En cuanto a la eficiencia de la Rubisco (ER), en PV la enzima es más eficiente para fijar CO_2 que en BM, tanto en riego como en déficit hídrico (43 en PV vs. $23 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en BM). Según Lal *et al.* (1996), Rubisco es la principal enzima responsable de la disminución en la fijación de CO_2 y por tanto de la disminución de la fotosíntesis, lo cual se ha atribuido a que las plantas sometidas a deshidratación cierran sus estomas y por ello disminuyen la absorción de CO_2 (Cornic y Massacci, 2004). Al hacer mediciones fisiológicas en plantas de alfalfa (*Medicago sativa*), Aranjuelo *et al.* (2011) encontraron que la disminución en la capacidad de carboxilación de las plantas bajo sequía, está relacionada con limitaciones en el contenido de Rubisco, así como su estado de activación y regeneración.

En un estudio realizado en árboles de *Liriodendron tulipifera* (álamo amarillo) y *Quercus alba* (roble blanco) sometidos a concentraciones de 150 y $300 \mu\text{mol mol}^{-1}$ de CO_2 atmosférico (C_o), Gunderson *et al.* (1993) encontraron que la fotosíntesis neta fue de 12 a 144% mayor con C_o de 300 que con la de 150 , lo que muestra el estímulo fotosintético que ocurre al elevar el CO_2 .

Cuadro 7. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') en respuesta al C_i , en condiciones de déficit hídrico (durante 6 d) y recuperación (+4 d después del riego).

Variables	Déficit hídrico (6 d)		Recuperación (+4 d)	
	Testigo (riego)	Déficit hídrico	Testigo (riego)	Déficit hídrico
'Bayo Madero'				
PC	62	51	55	49
$Psat (C_i)$	600	400	600	700
$Psat (C_o)$	1600	1200	1200	1600
A_{max}	25	11	21	23
ER	48	23	42	38
g_{SPsat}	0.09	0.02	0.4	0.2
% $H(\Psi)$	12.2 (-0.05)	8.0 (-1.97)	9.9 (-0.25)	11.2 (-0.09)
'Pinto Villa'				
PC	60	54	49	55
$Psat (C_i)$	400	600	600	600
$Psat (C_o)$	800	800	1200	800
A_{max}	16	25	23	25
ER	62	43	22	50
g_{SPsat}	0.07	0.07	0.2	0.2
% $H(\Psi)$	13.25 (-0.04)	9.2 (-0.5)	10.0 (-0.21)	11.2 (-0.09)

PC = C_i al punto de compensación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); $Psat$ = C_i al punto de saturación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); $Psat (C_o)$ = CO_2 externo al punto de saturación ($\mu\text{mol mol}^{-1}$); A_{max} = tasa de fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); ER = eficiencia de la enzima Rubisco ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); g_{SPsat} = conductancia estomática al punto de saturación ($\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); % $H(\Psi)$ = porcentaje de humedad del suelo (y potencial hídrico del suelo en MPa).

Martínez-Ferri *et al.* (2000) señalan que en condiciones de sequía las plantas de *Pinus halepensis* utilizan un mecanismo evasor, por medio del cual previenen el daño mediante un rápido cierre de estomas, para evitar cambios en el potencial hídrico de la planta, aunque también limitan la asimilación de carbono. En este sentido, se puede inferir que tal respuesta ocurrió en la var. BM, mientras que en la var. PV fue lo contrario. Messinger *et al.* (2006) proponen que parte de la respuesta estomática al C_i implica un equilibrio entre el transporte de electrones y la reducción del carbono, ya sea en el mesófilo o en los cloroplastos de células oclusivas. Por su parte, Lima *et al.* (2003) indican que el estrés hídrico disminuye la conductancia estomática y la transpiración en todas las especies, pero esta respuesta no se observó en el frijol PV posiblemente debido a que no sufrió falta de agua aprovechable. Según Morgan *et al.* (2004) y Wullschleger *et al.* (2002), la respuesta de las plantas a una concentración elevada de CO_2 en condiciones de sequía, las induce a aumentar la eficiencia del uso del agua y a reducir la conductancia

estomática, acompañada de acumulación de solutos y de ajuste osmótico para lograr tolerancia a la deshidratación foliar.

Recuperación postdéficit hídrico. A los 4 d después del riego de recuperación ambas variedades de frijol lograron recobrar sus valores en todos los parámetros fotosintéticos, excepto en la *ER* de BM (Figura 17a) que mostró una reducción de 10 % en comparación con el testigo, a diferencia de PV (Figura 17b) que recuperó su capacidad para asimilar CO_2 , incluso en más de 100 % en *ER*; aun así, ambas variedades obtuvieron ganancias de 9 % en *Amax* (Cuadro 7) respecto al testigo.

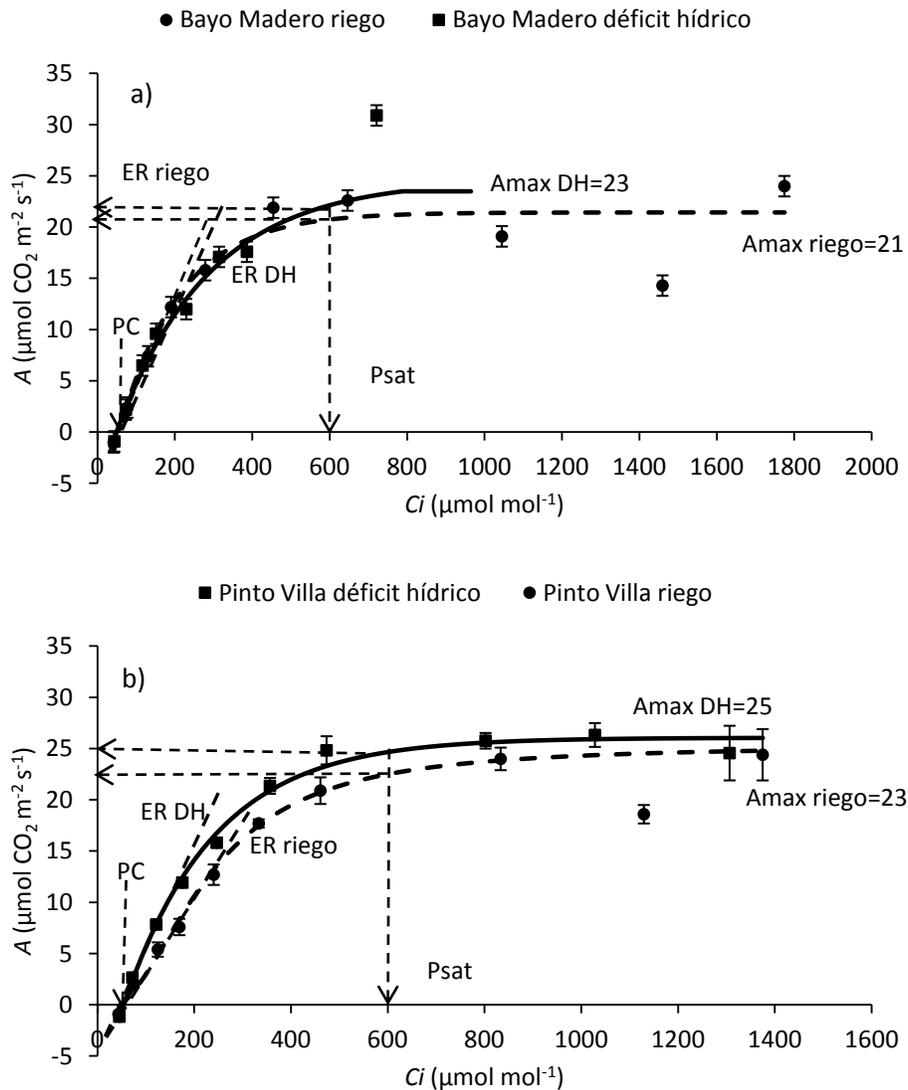


Figura 17. Cinéticas de asimilación (A/C_i) en dos variedades de frijol 'Bayo Madero' -a- y 'Pinto Villa' -b-, a los 4 d después del riego de recuperación en la Fase II. *ER* = eficiencia de Rubisco. *DH* = déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

En zacate bermuda (*Cynodon dactylon* L.) cv. 'C229', Hu *et al.* (2009) encontraron que la actividad de Rubisco no recobró su nivel después de reanudado el riego, y que incluso bajó con respecto al nivel que tenía en sequía; BM no logró recuperar completamente su eficiencia de carboxilación con el riego de recuperación. Tal vez la Rubisco resultó dañada y por ello no pudo recobrar la fijación de CO₂ aun después de reanudado el riego. Según Lawlor (2002), la síntesis de Rubisco está limitada por la inhibición de la síntesis de ATP, debido a la inactivación o a la pérdida del factor de acoplamiento resultante de incrementar la concentración del ion Mg²⁺, pero no a la reducción del transporte de electrones o protones, ni al inadecuado gradiente de protones transtilacoidal.

4.2.2. Cinéticas fotosintéticas en respuesta a la RFA (A/RFA)

Efecto del nivel de humedad edáfica. Al igual que en respuesta al C_i , en las cinéticas fotosintéticas en respuesta a la intensidad de radiación fotosintéticamente activa ambas variedades de frijol mejoraron su tasa fotosintética cuando disponían de más radiación (Figura 18), tanto en riego como en déficit hídrico. Pero en este caso ambas variedades redujeron todos sus parámetros en condiciones de déficit hídrico en comparación con la de riego, con pérdidas de 60 y 25 % en $Psat_{RFA}$, de 71 y 57 % en A_{max} , y de 85 y 70 % en gs_{Psat} , para BM y PV, respectivamente (Cuadro 8).

Cuadro 8. Parámetros fotosintéticos de dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') en respuesta a la RFA, medidos en condiciones de déficit hídrico (7 d) y recuperación (+5 d después del riego).

Variables	Déficit hídrico (7 d)		Recuperación (+5 d)	
	Testigo (riego)	Déficit hídrico	Testigo (riego)	Déficit hídrico
'Bayo Madero'				
PC	45	39	42	54
$Psat_{RFA}$	1000	400	800	800
A_{max}	14	4	14	14
gs_{Psat}	0.20	0.03	0.22	0.20
'Pinto Villa'				
PC	24	30	30	39
$Psat_{RFA}$	800	600	800	800
A_{max}	14	6	14	15
gs_{Psat}	0.20	0.06	0.20	0.20

PC = punto de compensación para RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); A_{max} = tasa de fotosíntesis máxima ($\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-1}$); $Psat$ = punto de saturación para RFA ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$); gs_{Psat} = conductancia estomática al punto de saturación ($\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$).

Casierra-Posada (2007) indicó que cuando el exceso de luz es extremo, se pueden dañar los fotosistemas y esos daños conducen a un descenso tanto de la utilización de fotones como de la tasa fotosintética. Sin embargo, Somersalo y Krause (1990) sugieren que ese descenso se debe a un mecanismo de protección contra el exceso de luz basado en la transformación de los centros de reacción llamado fotoinhibición, el cual puede ser reversible.

Colombo *et al.* (2007) encontraron que los valores de A_{max} y g_s en dos especies fueron más altos en condiciones de riego que en sequía, con A_{max} 40 y 48 % más alta en la manzana de Sodoma (*Calotropis procera*) que en el algodón de seda (*Calotropis gigantea*). En *C. procera* ello se atribuyó a que la g_s fue 59 % menor en sequía, mientras que en *C. gigantea* la g_s no se redujo en sequía. En el árbol de Tule (*Taxodium distichum*) Campos-Ángeles *et al.* (2005) observaron que existe un periodo crítico de relaciones hídricas en el que A_{max} se mantiene entre 13 y 26 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$, valores mayores que los de un árbol joven. Estos valores son parecidos a los obtenidos en BM y PV en respuesta al C_i y a la RFA (Cuadro 7 y 8).

Durante el déficit hídrico BM solamente disminuyó 13 % su valor de PC (Figura 18a), mientras que PV lo aumentó en 25 % (Figura 18b). A partir de este resultado se puede inferir que ambas variedades de frijol son sensibles al déficit hídrico en relación con las reacciones fotoquímicas de la fotosíntesis, las cuales se llevan a cabo en los tilacoides de los cloroplastos. Al respecto, Santos *et al.* (2009) reportaron que el aparato fotoquímico de los genotipos de frijol 'A222' y 'A320' fue sensible al estrés hídrico, porque mostraron una reducción del transporte de electrones, incluso después del riego de recuperación.

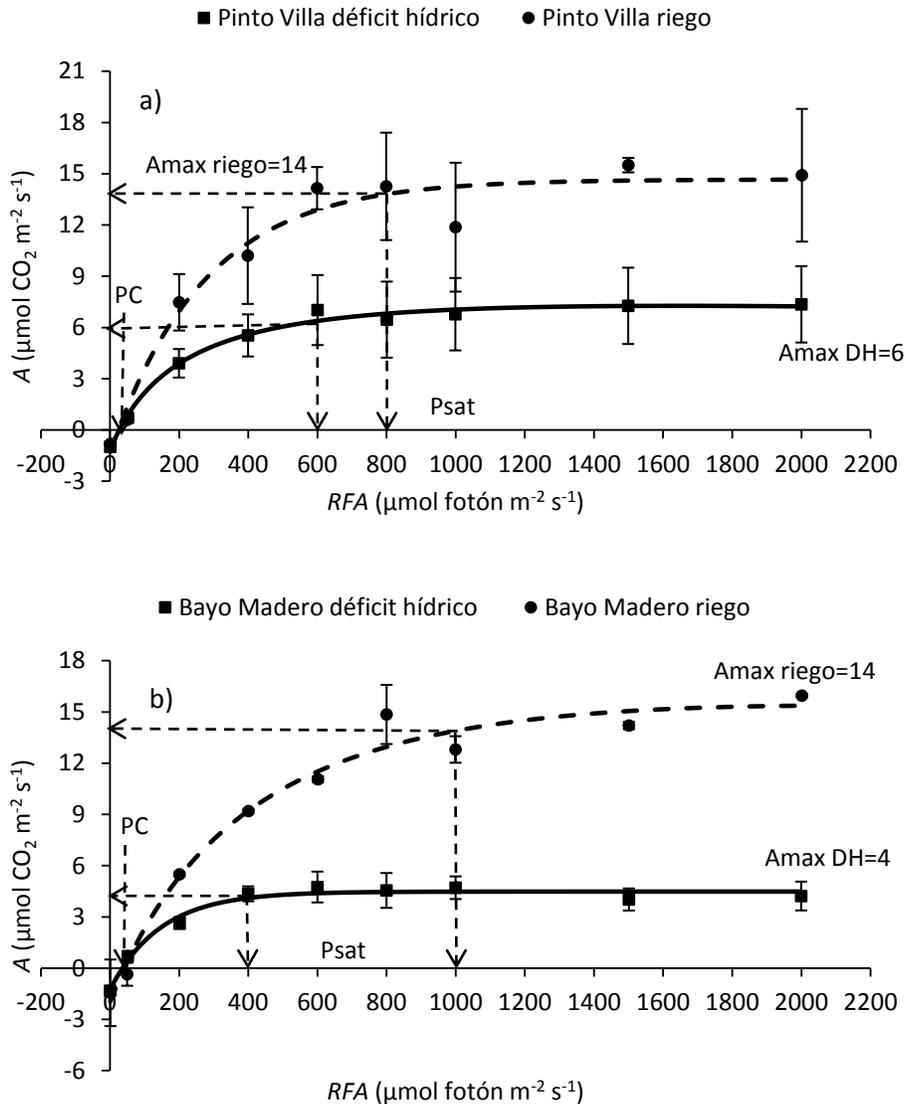


Figura 18. Cinéticas de asimilación (A/RFA) en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico por 7 d, en la Fase II. DH = déficit hídrico. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

Según Balaguer *et al.* (2002), en sequía las plantas de esparto (*Stipa tenacissima* L.) suprimieron por completo la asimilación de CO_2 y su eficiencia fotoquímica máxima se reduce 72 % (medida antes del amanecer); no obstante las hojas se recuperaron totalmente su eficiencia fotoquímica tras las primeras lluvias otoñales. Al respecto, Yordanov *et al.* (2000) indicaron que las plantas han desarrollado mecanismos adaptativos que permiten a los sistemas fotoquímicos y bioquímicos hacer frente a

cambios adversos en el ambiente, y que la tolerancia a sequía incluye cambios fenotípicos y genotípicos.

Al comparar estos resultados con los de las cinéticas en respuesta a C_i , se puede decir que la aparente tolerancia al déficit hídrico de la var. PV reside en gastar menos agua y en las reacciones bioquímicas de la fotosíntesis en las que se captura y transforma al Co , las cuales se llevan a cabo en el estroma de los cloroplastos. En cambio, las dos variedades de frijol resultaron igualmente sensibles al déficit hídrico en las reacciones fotoquímicas que se efectúan en los tilacoides. Esto implica que las dos partes del cloroplasto, estroma y tilacoides, difieren en su tolerancia al déficit hídrico en algunas plantas.

En este sentido, Zhou *et al.* (2007) indicaron que la inhibición de la fotosíntesis inducida por la sequía en el arroz (*Oryza sativa* L. subsp. *indica* cv. '9311'), se debió a limitaciones por difusión y metabólicas, las cuales podrían estar relacionadas con daños en algunos procesos metabólicos y al daño oxidativo en los cloroplastos. Mientras tanto, Vaz *et al.* (2010) consideraron que la recuperación de la eficiencia bioquímica en los encinos 'Carrasca' (*Quercus ilex* spp. *Rotundifolia*) y 'Alcornoque' (*Quercus suber*) puede ser considerada como evidencia de la alta resistencia del aparato fotosintético a las condiciones de sequía. Con base en un estudio efectuado en arroz (*Oryza sativa* L.), Hirotsu *et al.* (2005) sugirieron que la disminución en A resultante de la disminución en la eficiencia cuántica máxima del Fotosistema II, no se debió a la reducción en la actividad de Rubisco sino a la disminución en la capacidad de regeneración de RuBP la cual reduce el transporte de electrones.

Recuperación postdéficit hídrico. Después del periodo de déficit hídrico, 5 d después del riego de recuperación, las dos variedades lograron plena recuperación de su actividad fotosintética tanto en respuesta al Co como a la RFA , en comparación con los testigos de riego, como lo evidencian sus respectivas cinéticas (Figura 19) y sus parámetros fotosintéticos (Cuadro 8). Esto significa que el daño a los tilacoides, causado por la sequía impuesta, fue completamente reversible. Santos *et al.* (2009) también indicaron que la eficiencia máxima del Fotosistema II de los genotipos de frijol 'A222', 'A320', 'BAT477', 'Carioca' y 'Negro Ouro' no resultó afectada por un periodo de 10 d en sequía, lo que sugiere eficiencia en sus mecanismos de fotoprotección. Según Sallanon *et al.* (1998), los efectos fotoprotectores inducidos por la alta irradiancia pueden dar lugar a mecanismos de disipación de energía ligados a la extinción fotoquímica, y no fotoquímica diferentes a la fijación del CO_2 . Por su parte, Brestic *et al.* (1995) sugieren que el principal

mecanismo de protección contra los efectos nocivos de la irradiancia alta es la desactivación térmica de la energía en las antenas del Fotosistema II.

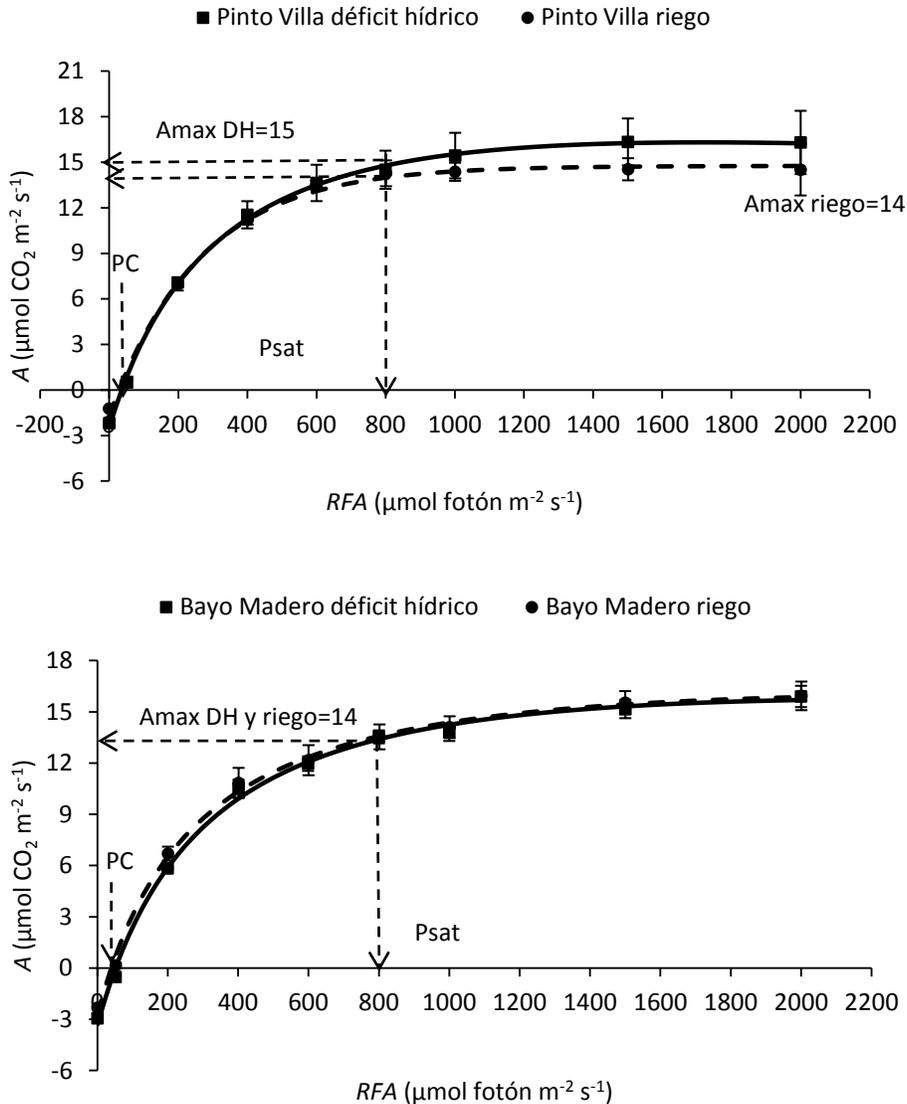


Figura 19. Cinéticas de asimilación (A/RFA) en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, a los 5 d después del riego de recuperación en la Fase II. Cada punto representa el promedio de tres repeticiones \pm el error estándar.

En la recuperación la variedad PV en riego (Figura 19a) mantuvo los mismos parámetros fotosintéticos que en condiciones de déficit hídrico 5 d antes, y su A aumentó sólo 7 %, mientras que BM necesitó 20 % menos de RFA (Figura 19b) para alcanzar la fotosaturación, lo cual indica que aún después de que aumenta el PC la A no aumenta. En

otras especies también se ha observado que la radiación superior al *PC* no genera aumentos de la tasa fotosintética (Guidi *et al.*, 2002).

En cambio, en dos cultivares de trigo (*Triticum aestivum* L.) susceptibles a sequía, Subrahmanyam *et al.* (2006) observaron que el déficit hídrico redujo la transferencia de energía y el transporte de electrones, y por ende *A* disminuyó, en comparación con los genotipos tolerantes.

4.2.3. Cinética de *gs* de CO₂ en función de *Ci*

En condiciones de déficit hídrico, la cinética de la var. PV se graficó con la concentración de *Co* (Figura 20a), debido a que con *Ci* mostró un comportamiento irregular.

Efecto del nivel de humedad edáfica. Transcurridos 6 d en déficit hídrico (Figura 20 a y b), ambas variedades disminuyeron su conductancia estomática al CO₂ (*gs*). Los testigos (riego) de ambas variedades mostraron similares *gs*, pero en déficit hídrico la var. PV (Figura 20a) mantuvo una mayor apertura de estomas que la de BM (Figura 20b), atribuible al menor estrés en PV.

En ambas variedades la conductancia (*gs*) disminuyó conforme aumentó la *Ci*, lo cual indica que los estomas se cerraron. De acuerdo con Bunce (2004) y López *et al.* (2007), los estomas se abren cuando la *Ci* disminuye. Damián *et al.* (2009) en árboles de guayabo (*Psidium guajava* L.) y Messinger *et al.* (2006) en hojas intactas de bardana (*Strumarium xanthium*), reportaron que la *gs* disminuía lentamente conforme aumentaba *Ci*. En riego las conductancias estomáticas (*gs*) más altas de BM y PV fueron de 0.27 $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con 37 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de *Co* en PV y de 43 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de *Ci* en BM, y las más bajas fueron de 0.03 en PV y BM con una concentración de 2000 y 1100 $\mu\text{mol mol}^{-1}$ de *Co* y *Ci* respectivamente.

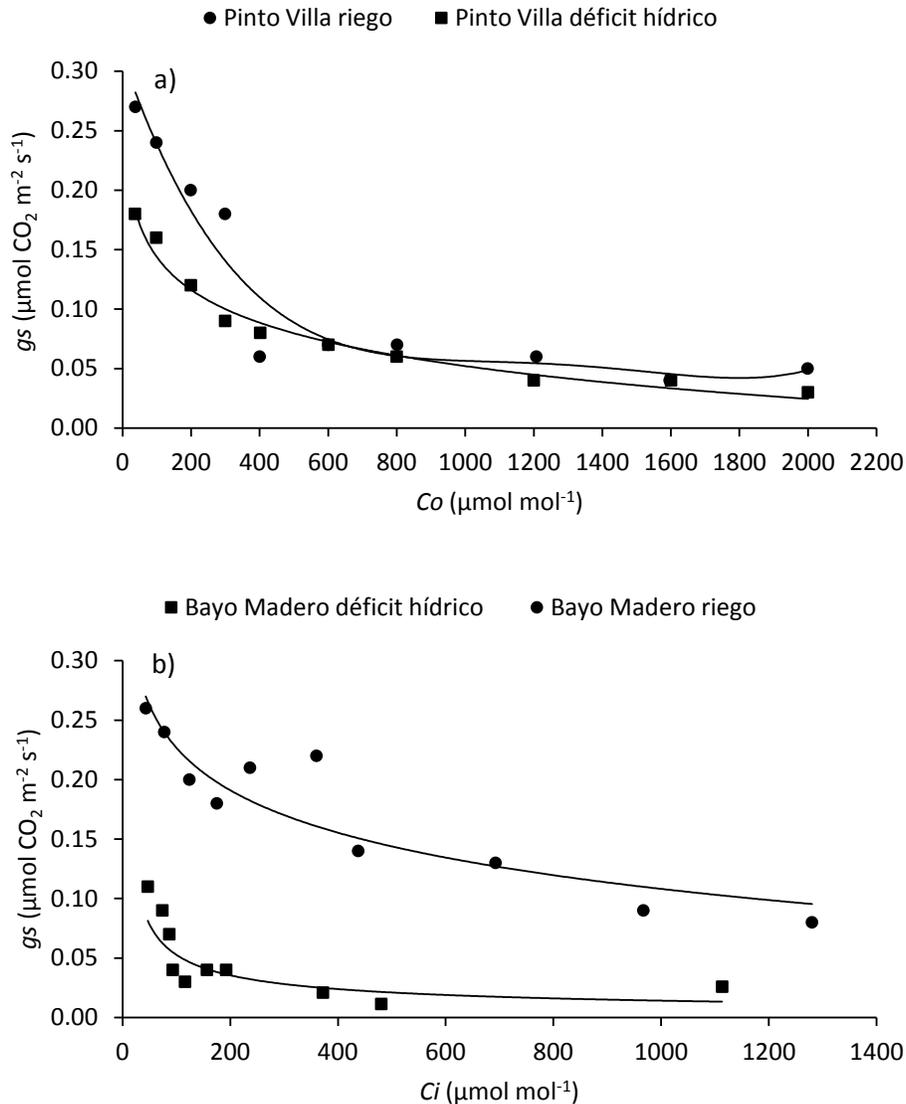


Figura 20. Cinéticas de conductancia estomática al CO_2 (g_s) en función de C_i en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', después de un déficit hídrico por 6 d, en la Fase II.

Lima *et al.* (2003) indicaron que el estrés hídrico disminuyó la conductancia estomática, y las tasas de transpiración en todas las especies que estudiaron. Según Morgan *et al.* (2004) y Wullschleger *et al.* (2002) sugieren que la respuesta de las plantas a una concentración elevada de C_o en condiciones de sequía, las induce a aumentar la eficiencia del uso del agua, a reducir la conductancia estomática, a la acumulación de solutos, al ajuste osmótico y a la tolerancia a la deshidratación foliar.

Recuperación postdéficit hídrico. A 4 d de haber reanudado el riego (Figura 21 a y b), ambas variedades lograron reabrir sus estomas, y las plantas de la var. PV que

estuvieron en déficit hídrico lograron una g_s mayor que la presentada por su testigo (Figura 21a), a diferencia de BM que aumentó su g_s pero sin superar a su testigo (Figura 21b).

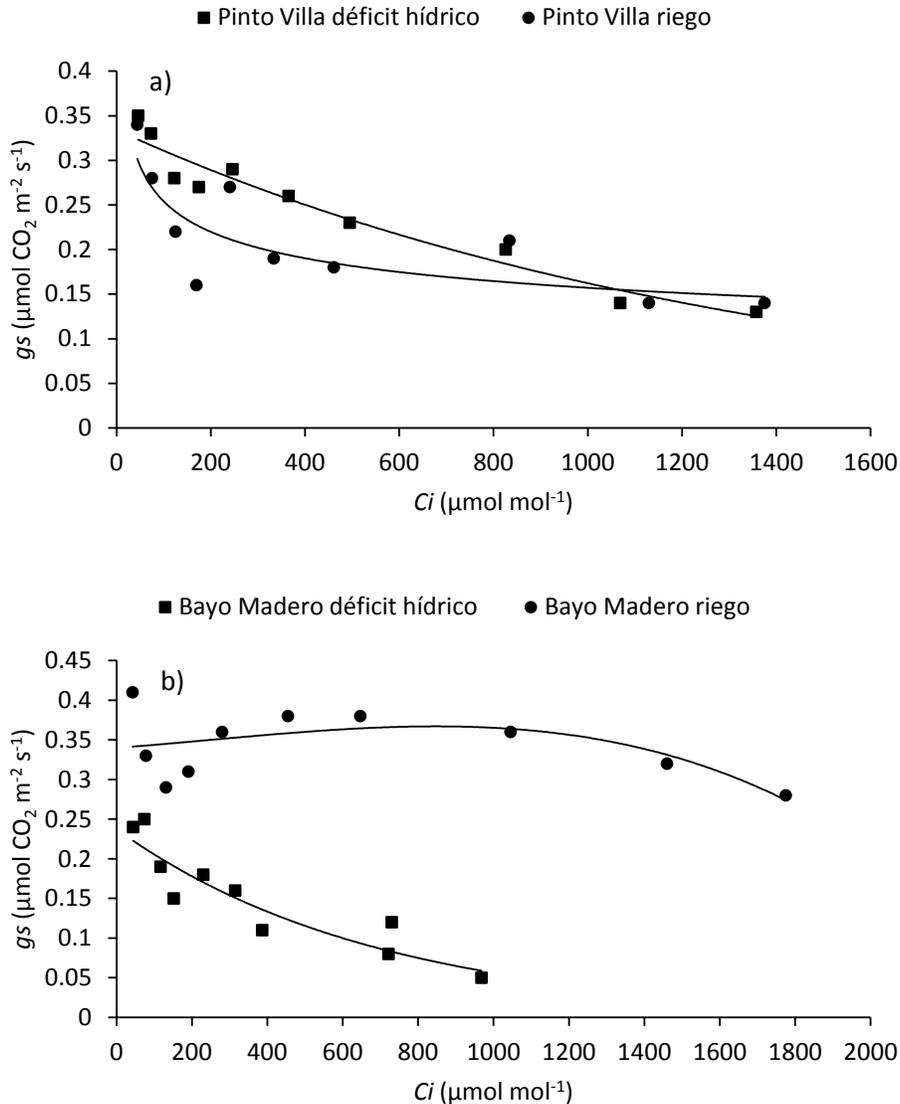


Figura 21. Cinéticas de conductancia estomática al CO_2 (g_s) en función de C_i en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', a los 4 d después del riego de recuperación, en la Fase II.

4.2.4. Cinética de E en función de conductancia estomática al CO_2 (g_s)

Efecto del nivel de humedad edáfica. La transpiración (E) de ambas variedades en los dos niveles de humedad, ocurrió en forma lineal ascendente al aumentar la conductancia estomática (Figura 22 a y b), y a pesar del déficit hídrico, PV (Figura 22a) se mantuvo en niveles altos, en concordancia con las altas conductancias estomáticas, a

diferencia de BM cuya g_s se mantuvo en niveles inferiores. Estos resultados indican que los estomas de PV permanecieron más tiempo abiertos, y que en déficit hídrico la asimilación de CO_2 haya sido mayor en PV que en BM (Figura 16b). En PV la más alta g_s fue de $0.18 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una E de $4.8 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$; en cambio, en BM (Figura 21b) la g_s más alta fue de $0.11 \mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ con una E de $3.6 \text{ mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$, lo cual indica que cerró más rápido sus estomas para protegerse del déficit hídrico y así evitar la pérdida excesiva de agua.

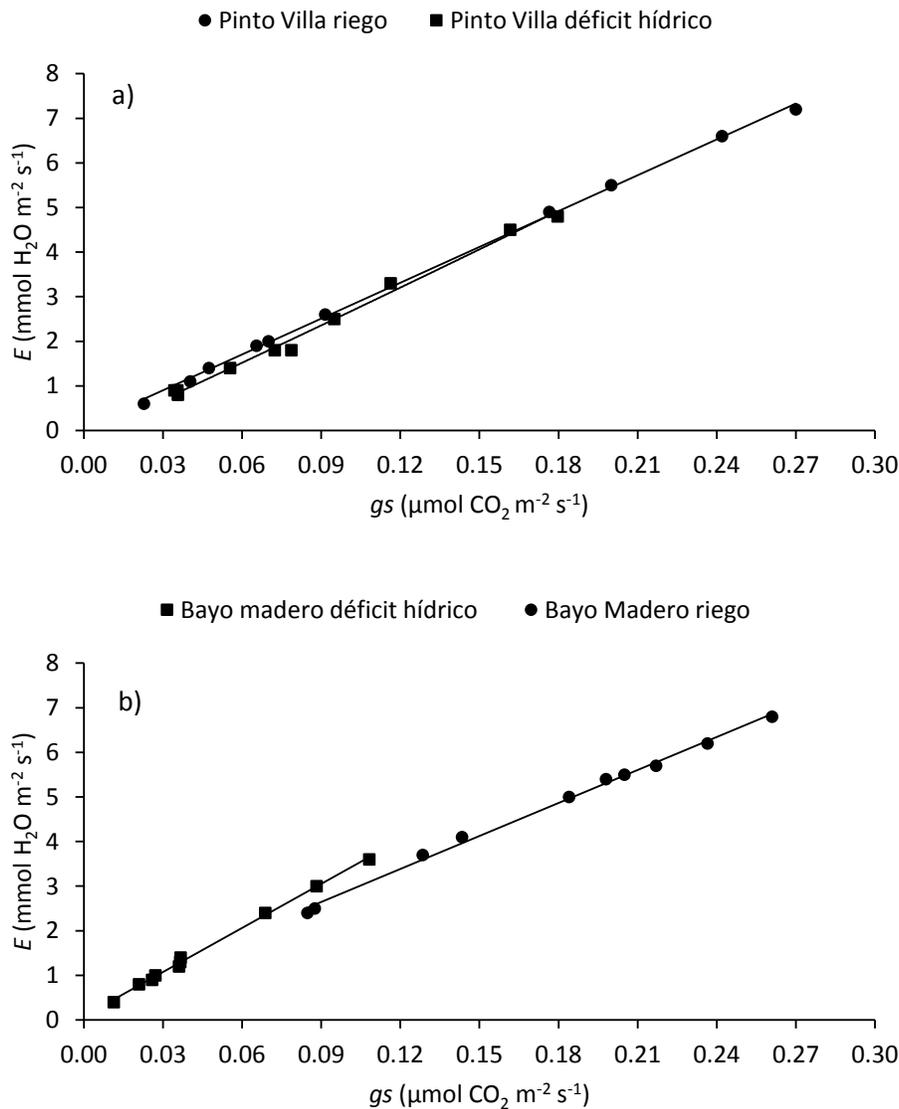


Figura 22. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática al CO_2 (g_s) en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', medidas en condiciones de déficit hídrico de 6 d, en la Fase II.

Recuperación postdéficit hídrico. A los 4 d después de haber reanudado el riego, la transpiración de ambas variedades sometidas a déficit hídrico (Figura 23 a y b) había recuperado el nivel del tratamiento de riego, básicamente por el aumento en g_s .

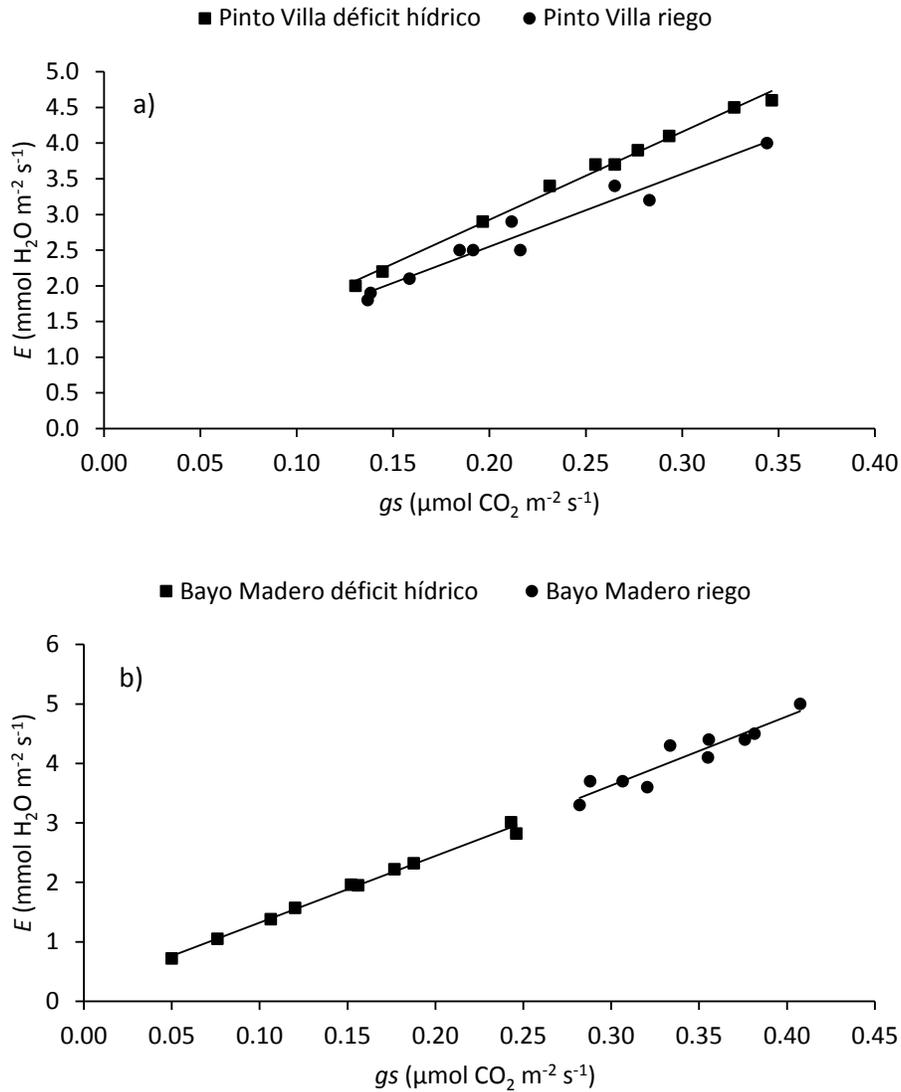


Figura 23. Cinéticas de la tasa transpiratoria (E) en función de la conductancia estomática (g_s) en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', medidas 4 d después del riego de recuperación, en la Fase II.

4.2.5. Fotosíntesis puntual (A) durante el déficit hídrico

Efecto del nivel de humedad edáfica. A los 8 d de haber iniciado los tratamientos de humedad del suelo, el testigo de riego de ambas variedades mostró una A superior a la

registrada en condiciones de déficit hídrico (Figura 24 a y b) debido a que cerraron parcialmente sus estomas.

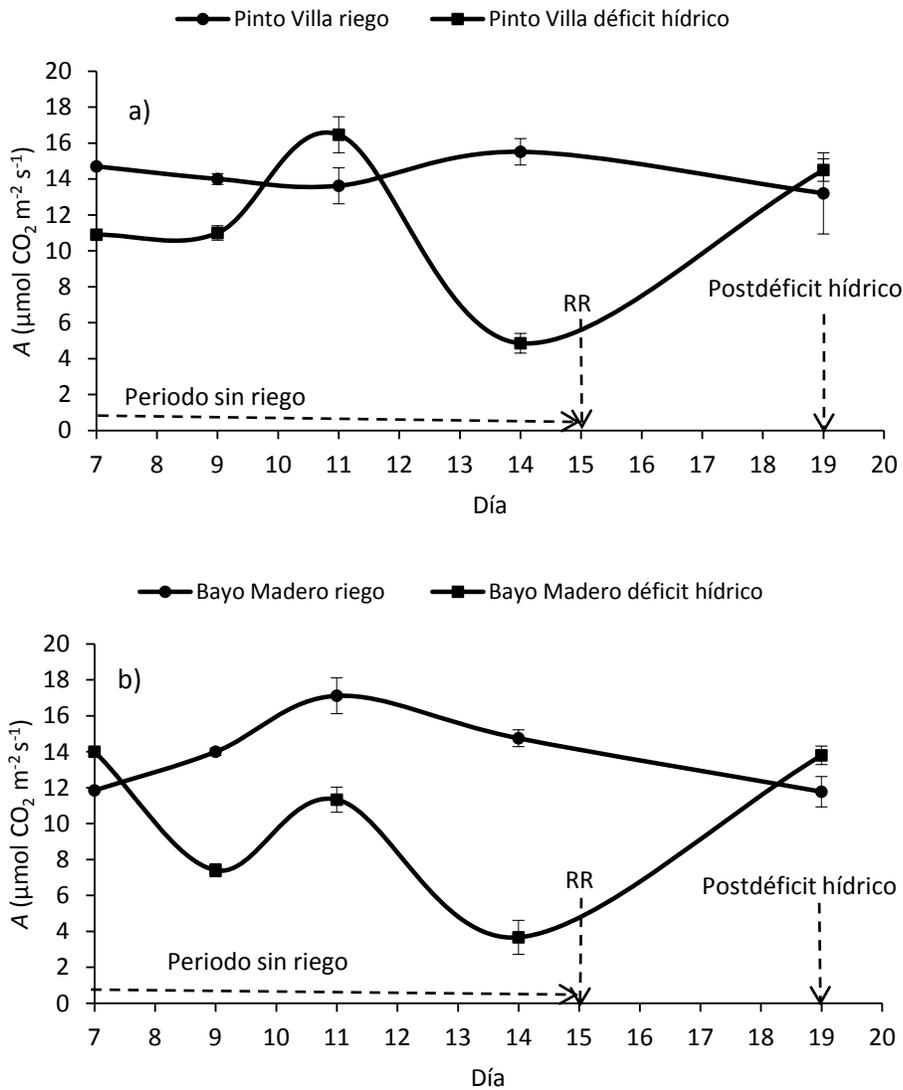


Figura 24. Asimilación (A) a través del tiempo en dos variedades de frijol: 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b-, en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cinco fechas \pm el error estándar.

Recuperación postdéficit hídrico. Las mediciones de recuperación se llevaron a cabo 4 d después de reanudado el riego, mostrando que ambas variedades habían recuperado por completo su A (Figura 24 a y b).

4.2.6. Transpiración puntual (E) durante el déficit hídrico

Efecto del nivel de humedad edáfica. Las plantas testigo de ambas variedades mostraron una mayor tasa de transpiración que las sometidas a déficit hídrico (Figura 25).

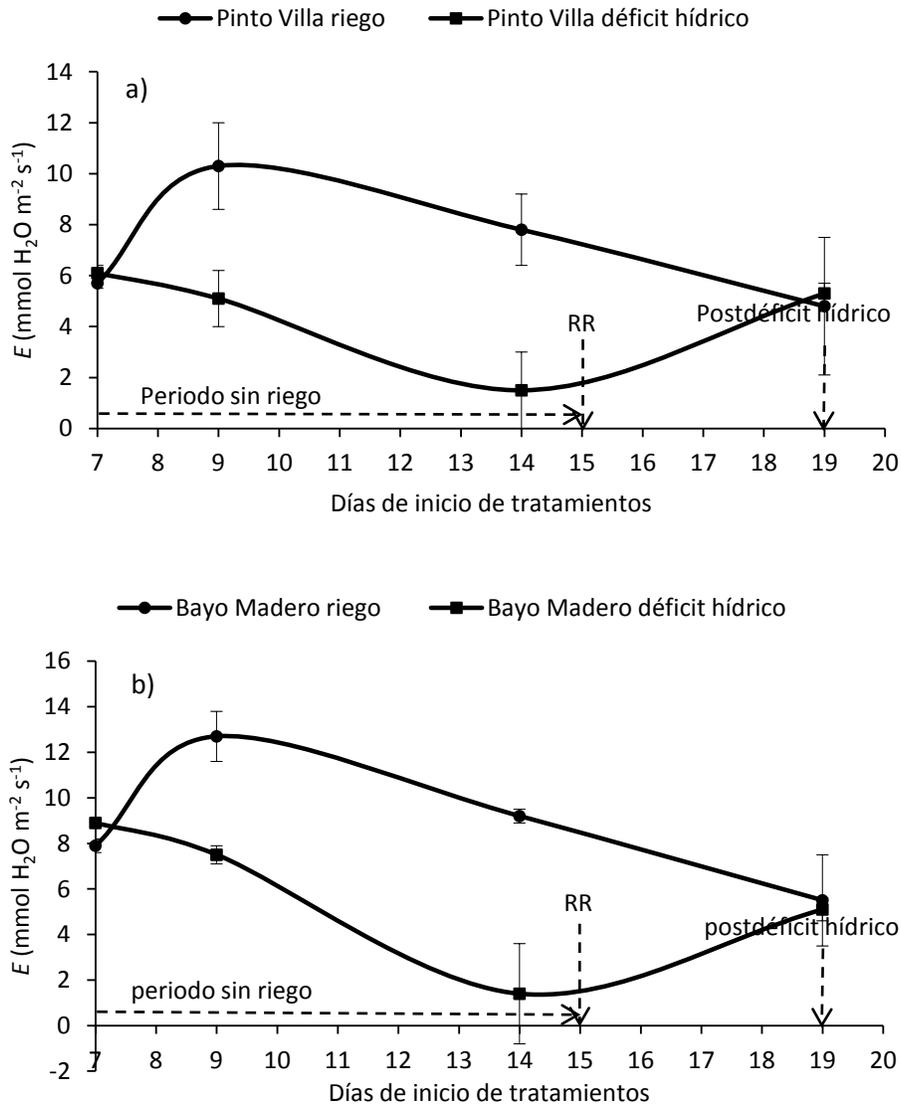


Figura 25. Transpiración puntual (E) a través del tiempo en dos variedades de frijol, a) 'Pinto Villa' y b) 'Bayo Madero', en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cinco fechas \pm el error estándar.

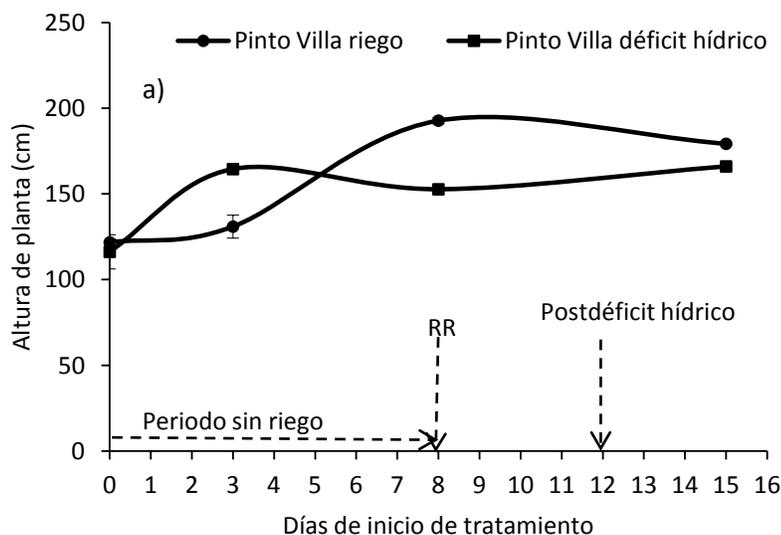
Sin embargo, BM mostró una E mayor que PV. Este comportamiento puede explicarse con base en los estudios realizados por Aguirre *et al.* (2002) en los que

indicaron que BM tiene mayor número de estomas en la superficie adaxial comparada con 'Pinto Villa' y 'G4523', lo cual podría explicar la mayor pérdida de agua por parte de la var. BM. En condiciones de déficit hídrico, PV mostró menor E (Figura 25a) que BM (Figura 25b), 7.9 vs. 6 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ de E . Estos resultados indican que la var. BM además de tener una planta más vigorosa que PV, también transpira más rápido; ambos factores podrían explicar por qué BM deshidrató más el suelo que PV.

Recuperación postdéficit hídrico. A los 4 d después de la reanudación del riego (RR, día 18), las plantas sometidas al déficit hídrico reabrieron sus estomas y aumentaron su E pasando de 1.4 a 5.1 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en BM y de 2 a 5 $\text{mmol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ en PV, tomando como base el valor obtenido en pleno déficit hídrico.

4.2.7. Crecimiento en altura de planta

La altura de planta en condiciones de riego y sequía tanto en BM como en PV no mostró una tendencia regular, debido a que las mediciones no se llevaron a cabo con la frecuencia conveniente, y solo se realizaron durante los muestreos destructivos (Figura 26, a y b).



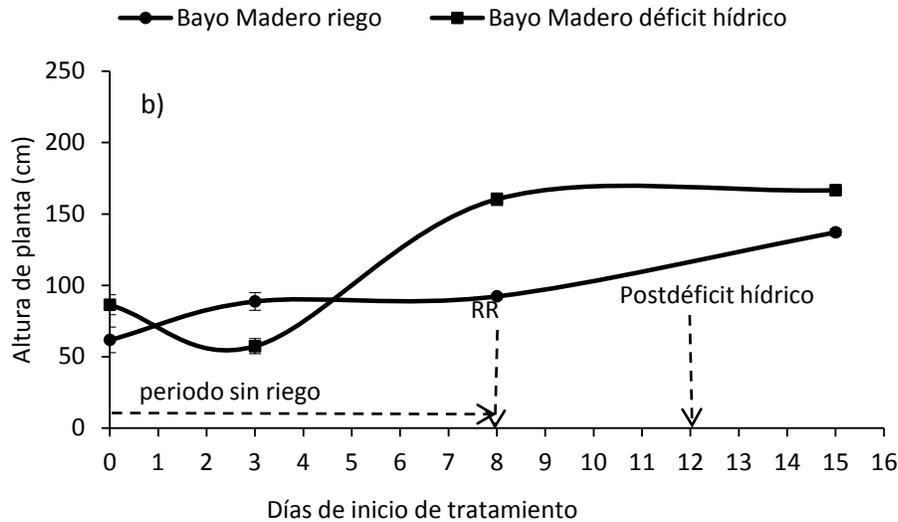


Figura 26. Altura de planta en dos variedades de frijol, 'Pinto Villa' -a- y 'Bayo Madero' -b- en condiciones de riego y déficit hídrico, en la Fase II. RR = riego de recuperación. Cada punto representa el promedio de cuatro fechas \pm el error estándar.

Aun así se detectó que el déficit hídrico impuesto no causó reducciones en la altura de planta de ambas variedades, pero el efecto del estrés fue suficiente para provocar la reanudación del alargamiento del tallo en ambas variedades, sobre todo en BM.

4.2.8. Biomasa acumulada durante el déficit hídrico

Al inicio de tratamientos de humedad edáfica se observaron diferencias significativas ($P \leq 0.05$) entre variedades en biomasa de hoja y materia seca total (Cuadro 9). Al final del periodo de déficit hídrico se detectaron efectos significativos ($P \leq 0.05$) del nivel humedad edáfica en la biomasa acumulada en flores, raíz, hoja y vaina, pero no en tallo ni en biomasa total.

Cuadro 9. Cuadrados medios y coeficientes de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, de la materia seca asignada a los órganos de dos variedades de frijol sometidas a dos condiciones de humedad, en la Fase II.

Fuente de variación	Flor	Raíz	Tallo	Hoja	Vaina	Total
21-06-10 (42 d de edad; Riego)						
V	0.00031NS	0.0003NS	0.003NS	0.23*		0.96*
NH	0.00001 NS	0.00001NS	0.07NS	0.09NS		0.51NS
V x NH	0.0003 NS	0.0003NS	0.0003NS	0.02NS		0.07NS
Error	0.00052	0.029	0.03	0.01		0.10
CV (%)	73.57	19.89	17.50	7.88		9.17
29-06-10 (50 d de edad; final del déficit hídrico)						
V	0.004*	0.03NS	0.003NS	0.09NS	0.13*	0.06NS
NH	0.15*	0.22*	0.14NS	1.31*	0.15*	0.63NS
V x NH	0.004*	0.23*	0.03NS	0.087NS	0.01*	1.45NS
Error	0.0004	0.02	0.07	0.08	0.016	0.41
CV (%)	28.23	15.15	17.95	14.78	87.28	14.02
06-0710 (58 d de edad; RR+8 d)						
V	0.008NS	0.02NS	0.19NS	0.63NS	3.21*	1.95NS
NH	0.009NS	1.147*	1.66*	4.8*	0.03NS	13.60*
V x NH	0.001NS	0.003NS	0.0168NS	0.0004NS	0.05NS	0.24NS
Error	0.001	0.11	0.30	0.39	0.04	2.38
CV (%)	42.84	27.18	22.9	19.65	22.73	19.17

*valores significativos ($P \leq 0.05$), NS = no significativo

A los 8 d de haber reanudado el riego, las variedades solamente diferían en la biomasa asignada a vainas; el nivel de humedad mostraba efectos significativos en la biomasa de todos los órganos de la planta, excepto en la de flores y vainas; en cambio, la interacción ya no tenía efecto en la biomasa acumulada en la planta ni en sus órganos.

Al inicio de tratamientos de humedad edáfica (aún sin estrés hídrico), BM tenía mayor biomasa total y de hoja que PV, mientras que las diferencias en el resto de órganos no fue significativa (Cuadro 10). Esto evidencia que BM es una planta más precoz que PV o que las variedades estaban en las mismas condiciones de humedad.

Cuadro 10. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), medida en condiciones de riego (42 d de edad).

Variable	Flor	Raíz	Tallo	Hoja	MSTotal
	Variedad				
'Bayo Madero'	40 a	1010 a	1020 a	1740 a	3810 a
'Pinto Villa'	20 a	700 a	980 a	1400 b	3120 b

Medias con la misma letra en una columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

Al final del periodo de déficit hídrico (50 d), cuando las plantas empezaron a formar vainas y aún tenían flores, la var. BM superaba ($P \leq 0.05$) a PV en biomasa asignada a flores y a vainas, pero no en el resto de estructuras, independientemente del efecto del nivel de humedad (Cuadro 11). Estos resultados coinciden con los de Acosta-Díaz *et al.* (2009), quienes encontraron que la reducción de biomasa causada por sequía fue mayor en cultivares resistentes como 'ICA Palmar', 'SEC 12', 'Pinto Zapata' y 'Pinto Villa'.

Entre niveles de humedad, en promedio de variedades, las flores y hojas del frijol habían acumulado más materia seca en riego que en déficit hídrico (Tukey, 0.05), lo cual se atribuye principalmente a que el déficit hídrico provocó aborto floral y redujo el área foliar (Cuadro 11); en el tallo la reducción en biomasa causada por déficit hídrico no fue significativa.

Cuadro 11. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), en condiciones de riego y déficit hídrico, al final del déficit hídrico a los 50 d de edad.

	Flor	Raíz	Tallo	Hoja	Vaina	MSTotal
Variedad						
'Pinto Villa' (PV)	60 b	880 a	1480 a	2040 a	40 b	4500 a
'Bayo Madero' (BM)	90 a	980 a	1450 a	1870 a	250 a	4600 a
Nivel de humedad						
Riego (R)	110 a	800 b	1600 a	2300 a	30 b	4800 a
Déficit hídrico (D)	40 b	1070 a	1300 a	1600 b	250 a	4300 a
Variedad por nivel de humedad						
BMR	150±30	700±60	1500±400	2100±500	50±20	4500±900
BMD	40±20	1300±200	1400±300	1600±200	400±200	4800±700
PVR	70±10	900±60	1600±80	2500±100	20±10	5100±200
PVD	40±10	900±200	1300±200	1600±100	60±10	3900±500

Medias con la misma letra en una columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

Estos resultados coinciden con los presentados por Mayek *et al.* (2002) quienes en los genotipos frijol 'Bat 477' y 'Pinto UI 114' registraron mayor peso seco de la parte aérea y área foliar bajo condiciones de riego que en sequía. En cambio, en déficit hídrico la raíz y vainas mostraron la mayor cantidad de biomasa que en riego; es posible que la raíz crezca más en déficit hídrico inducida por la necesidad de buscar más agua, mientras que en el caso de vainas es posible que el peso se deba a que las primeras hayan logrado seguir creciendo durante el estrés, aunque las tardías hayan abortado.

La interacción variedad x nivel de humedad solamente tuvo efecto significativo en la biomasa asignada a flores, raíz y vainas, pero no en el resto de órganos ni en la biomasa total de la planta; las principales interacciones consistieron en que BM perdió más flores durante el déficit hídrico pero acumuló más biomasa en raíz y vainas y no perdió biomasa total en esas condiciones, en comparación con PV.

En cuanto a la distribución de biomasa durante la recuperación postestrés, se encontró que PV superó ($P \leq 0.05$) a BM en biomasa asignada a vainas, en promedio de niveles de humedad edáfica, aunque en esta variable BM había sido mayor que PV durante el déficit hídrico (Cuadro 12).

Cuadro 12. Producción y distribución de materia seca (mg/planta) en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa'), en condiciones de riego y déficit hídrico, medida 8 d después del riego de recuperación (58 d de edad).

	Flor	Raíz	Tallo	Hoja	Vaina	MStotal
	Variedad					
'Bayo Madero'	120 a	1300 a	2500 a	3400 a	300 b	7700 a
'Pinto Villa'	60 a	1200 a	2300 a	2900 a	1400 a	8600 a
	Nivel de humedad					
Riego	110 a	1500 a	2800 a	3800 a	800 a	9070 a
Déficit hídrico	70 a	900 b	2020 b	2600 b	900 a	6500 b

Medias con la misma letra en una columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

En los demás órganos no hubo diferencias significativas, aunque BM tendió a ser superior en las estructuras vegetativas (raíz, tallo y hojas). Entre niveles de humedad en promedio de variedades, se detectó que todos los órganos vegetativos acumularon más biomasa bajo condiciones de riego que en déficit hídrico, mientras que en flores y vainas ya no hubo efecto significativo del estrés. En esta fase del desarrollo no se registraron efectos significativos de la interacción. Núñez *et al.* (1998) también reportaron que en el cv. de frijol 'Seafarer' la producción total de materia seca y el peso de semillas disminuyeron significativamente en los tratamientos sometidos a déficit hídrico.

4.2.9. Rendimiento y sus componentes al final del ciclo (8 d después del riego de recuperación)

En estas variables no se registraron diferencias significativas entre variedades ni entre niveles de humedad ni en la interacción ($P \leq 0.05$), excepto entre variedades en cuanto al tamaño del grano porque BM produjo un grano 20 % más pesado que PV, como se muestra en los Cuadros 13 y 14.

La falta de efecto del estrés hídrico en el rendimiento de grano se atribuye a que la falta de agua incidió poco en la etapa de formación del grano, de modo que durante el periodo de recuperación hídrica las plantas tuvieron oportunidad de formar más flores, vainas y frutos.

Cuadro 13. Cuadros medios y coeficiente de variación del análisis de varianza con diseño completamente al azar en arreglo factorial, en las variables de rendimiento de grano y sus componentes: número de granos (NG) por planta, rendimiento de grano (RG, g/planta) y peso individual del grano (PIG, mg/grano), de las variedades de frijol: 'Bayo Madero' y 'Pinto Villa' sometidas a dos condiciones de humedad, y comparación de medias del PIG, en la Fase II.

Fuente de variación	Cuadros medios		
	NG	RG	PIG
V	32.73NS	21.11NS	51120.2* (BM = 463 a, PV = 384 b)
NH	17.61NS	0.003NS	5816.1NS
V x NH	35.43NS	1.46NS	3289.42NS
Error	24.79	7.41	6766.84
CV (%)	15.13	19.6	19.27

*valores significativos ($P \leq 0.05$), NS= no significativo

Según Acosta-Díaz *et al.* (2004), los genotipos de mayor tamaño de semilla, como 'Bayo Criollo el Llano', 'Bayo Madero' e 'ICA Palmar' son más afectados por la sequía que las variedades de semilla pequeña e intermedia como 'Negro Cotaxtla 91', 'BAT 477', 'SEQ 12', 'Pinto Zapata' y 'Pinto Villa'. Por su parte, Castañeda-Saucedo *et al.* (2009) encontraron que las plantas de frijol cv. 'Otomí' pueden formar nuevas hojas y vainas al reanudarse el riego.

Cuadro 14. Rendimiento de grano (RG, g/planta), número de granos (NG) por planta, y peso individual del grano (PIG, mg/grano), en dos variedades de frijol ('Bayo Madero' y 'Pinto Villa') cultivadas en condiciones de riego y déficit hídrico.

	NG	RG (g/planta)	PIG (mg/grano)
Variedad			
'Pinto Villa'	34 a	13.0 a	383.7 b
'Bayo Madero'	32 a	14.6 a	462.8 a
Nivel de humedad			
Riego	33.7 a	13.8 a	409.6 a
Déficit hídrico	32.1 a	13.9 a	443.1 a

Medias con la misma letra en una columna, no son significativamente diferentes (Tukey, 0.05).

5. CONCLUSIONES

Si bien en condiciones de déficit hídrico las tres variedades de frijol disminuyeron la capacidad fotosintética aquí evaluadas, en estas condiciones de estrés 'Pinto Villa' y 'Pinto Saltillo' mostraron mayor eficiencia que 'Bayo Madero' en cuanto a la tasa fotosintética máxima alcanzada y en eficiencia de la enzima Rubisco, tanto en respuesta a cambios en la concentración interna de CO_2 como en respuesta a cambios en la intensidad de la radiación fotosintéticamente activa, por lo que estas dos variedades podrían considerarse tolerantes a sequía en contraste con 'Bayo Madero' que se comportó susceptible. Con los riegos de recuperación, las tres variedades ('Bayo Madero', 'Pinto Saltillo' y 'Pinto Villa' recobraron por completo todos sus parámetros fotosintéticos: eficiencia de Rubisco, punto de saturación y punto de compensación, tanto en respuesta a CO_2 como en respuesta a la radiación. La respuesta de 'Pinto Villa' al estrés hídrico, de acuerdo al potencial hídrico del suelo, muestra que es más eficiente en el uso del agua que 'Bayo Madero'. Un estrés hídrico severo (Humedad edáfica menor al PMP) afectó la distribución de biomasa medida al final del ciclo de crecimiento, pues la variedad 'Pinto Saltillo' produjo más grano que 'Bayo Madero', lo que confirma la tolerancia a sequía de la primera y la susceptibilidad de la segunda. Con un déficit hídrico menos severo tanto 'Pinto Villa' como 'Bayo Madero' lograron rendir igual cantidad de grano que en condiciones de riego.

6. LITERATURA CITADA

- Acosta, A., J. E. Acosta, S. Padilla, Ma. A. Goytia, R. Rosales, E. López. 1999. Mejoramiento de la resistencia a la sequía del frijol común en México. *Agronomía Mesoamericana* 10:83-90.
- Acosta-Díaz, E., J. A. Acosta-Gallegos, C. Trejo-López, J. S. Padilla-Ramírez, M. D. Amador-Ramírez. 2009. Adaptation traits in dry bean cultivars grown under drought stress. *Agricultura Técnica en México* 35:419-428.
- Acosta-Díaz, E., C. Trejo-López, L. Ruiz-Posadas, J. S. Padilla-Ramírez, J. A. Acosta-Gallegos. 2004. Adaptación del frijol a sequía en la etapa reproductiva. *Terra Latinoamericana* 22:49-58.
- Acosta-Gallegos, J. A., R. Ochoa-Márquez, M. P. Arrieta-Montiel, F. Ibarra-Pérez, A. Pajarito, I. Sánchez-Valdez. 1995. Registration of pinto villa common bean. *Crop Science* 35:1211.
- Aguirre M, J. F., J. A. Acosta, L. Ruiz, J. Kohashi, C. Trejo. 2002. Diferencias morfológicas de la epidermis de la hoja del frijol común y su relación con tolerancia a sequía. *Agricultura Técnica en México* 28:53-64.
- Aguirre M, J. F., J. Kohashi, C. Trejo, J. A. Acosta-Gallegos, J. Cadena, A. Peña. 2005. Inoculación de *Phaseolus vulgaris* L. con tres microorganismos y su efecto en tolerancia a sequía. *Agricultura Técnica en México* 31:125-137.
- Ainsworth E, A., A. Rogers. 2007. The response of photosynthesis and stomatal conductance to rising [CO₂]: mechanisms and environmental interactions. *Plant Cell and Environment* 30:258-270.
- Antolín, M. C., M. Sanchez-Diaz. 1993. Effects of temporary droughts on photosynthesis of alfalfa plants. *Journal of Experimental Botany* 44:1341-1349.
- Aranjuelo, I., G. Molero, G. Erice, J. C. Avice, S. Nogués. 2011. Plant physiology and proteomics reveals the leaf response to drought in alfalfa (*Medicago sativa* L.). *Journal of Experimental Botany* 62:111-123.
- Ashida H, Y. Saito, T. Nakano, N. Tandeau de Marsac, A. Sekowska, A. Danchin, A. Yokota. 2008. Rubisco-like proteins as the enolase enzyme in the methionine salvage pathway: functional and evolutionary relationships between Rubisco-like proteins and photosynthetic Rubisco. *Journal of Experimental Botany* 59:1543-1554.
- Assmann, S. M., K. Shimazaki. 1999. The multisensory guard cell. Stomatal responses to blue light and abscisic acid. *Plant Physiology* 119:809-816.
- Avendaño-Arrazate, C. H., J. D. Molina-Galan, C. Trejo-López, C. López-Castañeda, J. Cadena-Iñiguez. 2008. *Agronomía Mesoamericana* 19:27-37.
- Balaguer, L., F. I. Pugnaire, E. Martínez-Ferri, C. Armas, F. Valladares, E. Manrique. 2002. Ecophysiological significance of chlorophyll loss and reduced photochemical efficiency under extreme aridity in *Stipa tenacissima* L. *Plant and Soil* 240:343-352.
- Beebe, S. E., R. Idupulapati M, C. Cajiao, M. Grajales. 2008. Selection for drought resistance in common bean also improves yield in phosphorus limited and favorable environments. *Crop Science* 48:582-592.

- Bohnert, H. J., R. G. Jensen. 1996. Strategies for engineering water-stress tolerance in plants. *Trends in Biotechnology* 14:89-97.
- Boutraa T, F E Sanders (2001). Influence of water stress on grain yield and vegetative growth of two cultivars of bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of Agronomy and Crop Science* 187:251-257.
- Boyer, J. S. 1982. Plant productivity and environment. *Plant productivity and environment science* 218:443-448.
- Bradford, K. J., T. C. Hsiao. 1982. Physiological responses to moderate water stress. *In: Lange O L, P S Nobel, C B Osmond, H Ziegler (eds.) Physiological Plant Ecology II. Water Relations and Carbon Assimilation. Plant Physiology* 12:264-324.
- Brestic M, G Cornic, M J Freyer and N R Baker. 1995. Does photorespiration protect the photosynthetic apparatus in french bean leaves from photoinhibition during drought stress? *Planta* 196:450-457.
- Bruce, R. R. 1990. Back to basics what are stomates and how do they work? *Journal of Arboriculture* 16:331.
- Buckley, T. N. 2005. The control of stomata by water balance. *New Phytologist* 168: 275-292.
- Bunce, J. A. 2004. Carbon dioxide effects on stomatal responses to the environment and water use by crops under field conditions. *Oecologia* 140:1-10.
- Burba, G. P. 2007. Transpiration. *In: Encyclopedia of earth.* <http://www.eoearth.org/article/Transpiration> (22/02/09).
- Caemmerer, S. V., T. Lawson, K. Oxborough, N. R. Baker, T. J. Andrews and C. A. Raines. 2004. Stomatal conductance does not correlate with photosynthetic capacity in transgenic tobacco with reduced amounts of Rubisco. *Journal of Experimental Botany* 55:1157-1166.
- Campos-Ángeles, G. V., J. J. Vargas-Hernández, C. Trejo-López, J. López-Upton, J. Velázquez-Mendoza. 2005. Variación estacional del potencial hídrico, tasa de fotosíntesis y conductancia estomática en el árbol del tule. *Terra Latinoamericana* 23:515-522.
- Casierra-Posada, F. 2007. Fotoinhibición: Respuesta fisiológica de los vegetales al estrés por exceso de luz. *Revista Colombiana de Ciencias Hortícolas* 1:114-123.
- Castañeda-Saucedo Ma C, L Córdova-Téllez, V A González-Hernández, A Delgado-Alvarado, A Santacruz-Varela and G García-de los Santos (2009). Physiological performance, yield, and quality of dry bean seeds under drought stress. *Interciencia* 34:748-754.
- Chaves, M. M. 1991. Effects of water deficits on carbon assimilation. *Journal of Experimental Botany* 42:1-16.
- Chaves, M. M., J. Flexas, C. Pinheiro. 2009. Photosynthesis under drought and salt stress: regulation mechanisms from whole plant to cell. *Annals of botany* 103: 551-560.
- Ciavarella, T. A., R. J. Simpson, H. Dove, B. J. Leury, I. M. Sims. 2000. Diurnal changes in the concentration of water-soluble carbohydrates in *Phalaris aquatica* L. pasture in spring, and the effect of short-term shading. *Australian Journal of Agricultural Research* 51:749-756.

- Colombo, R., O. Marín, S. Irazábal, W. Tezara. 2007. Relaciones hídricas, fotosíntesis, y anatomía foliar de dos especies del género *Calotropis*. INCI 32:791-796.
- Cornic G, A Massacci. 2004. Leaf photosynthesis under drought stress. *Advances in Photosynthesis and Respiration. Photosynthesis and the Environment* 5:347-366.
- Cornic, G. 2000. Drought stress inhibits photosynthesis by decreasing stomatal aperture – not by affecting ATP synthesis. *Trends in Plant Science* 5:187-188.
- Costes, E., H. Sinoquet, J. J. Kelner and C. Godin. 2003. Exploring within-tree architectural development of two apple tree cultivars over 6 years. *Annals of Botany* 91:91-104.
- Damián N, A., I. Ramírez, C. B. Peña, G. Díaz, V. A. González. 2009. Características del intercambio de gases en hojas de guayabo (*Psidium guajava* L.) *Revista Chapingo Serie Horticultura* 15:119-126.
- Debouck, G. D., R. Hidalgo. 1985. Morfología de la planta de frijol común. In: frijol: investigación y producción. CIAT, Colombia. Pp. 7-41.
- Demmig-Adams, B., E. Volker, W. W. Adams III. 2004. Photosynthesis and stress. University of Colorado, Boulder, Colorado, U.S.A. Cap. 286. *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. 901 p.
- Evans, J. R., and S. von Caemmerer. 1996. Carbon dioxide diffusion inside leaves. *Plant Physiology* 110:339-346.
- Farooq, M., A. Wahid, N. Kobayashi, D. Fujita, S. Basra. 2009. Plant drought stress: effects, mechanisms and management. *Sustainable Agriculture* 1:153-188.
- Farquhar, G. D., T. D. Sharkey. 1982. Stomatal conductance and photosynthesis. *Annual Review of Plant Physiology* 33:317-345.
- Financiera Rural. 2009. Monografía Frijol. Dirección general adjunta de planeación estratégica y análisis sectorial. <http://www.financierarural.gob.mx/informacionsectorrural/Documents/MONOGRAFIA%20FRIJOL.pdf> (18-11-2010).
- Flexas, J., H. Medrano. 2002. Drought-inhibition of photosynthesis in C₃ plants: stomatal and non-stomatal limitations revisited. *Annals of Botany* 89: 183-189.
- Flexas, J., J. Bota, F. Loreto, G. Cornic, T. D. Sharkey. 2004. Diffusive and metabolic limitations to photosynthesis under drought and salinity in C₃ plants. *Plant biology (Stuttg)* 6:269-279.
- Frahm, M., J. Rosas, N. Mayek, E. López, J. Acosta, J. Kelly. 2003. Resistencia a sequía terminal en frijol negro tropical. *Agronomía Mesoamericana* 14:143-150.
- Galle, A., I. Florez-Sarasa, A. Thameur, R. de Paepe, J. Flexas, M. Ribas-Carbo. 2010. Effects of drought stress and subsequent rewatering on photosynthetic and respiratory pathways in *Nicotiana sylvestris* wild type and the mitochondrial complex I-deficient CMSII mutant. *Journal of Experimental Botany* 61:765-775.
- Galván-Tovar, M., J. Kohashi-Shibata, A. García-Esteva, P. Yáñez-Jiménez, E. Martínez-Villegas, L. Ruiz-Posadas. 2003. Déficit hídrico en planta, acumulación de biomasa y área foliar en tres etapas vegetativas en frijol común. *Agricultura Técnica en México* 29:101-111.

- Garg, B. K. 2009. Physiological aspects of drought tolerance in arid legumes. *Journal of Plant Science Research* 25:1-10.
- Gómez, M. Y., A. Boicet F, A. Gutiérrez J. 2008. Rendimiento y tolerancia a la sequía de cuatro variedades cubanas de tomate (*Lycopersicon esculentum*, Mill). Universidad de Granma. Facultad de Agronomía 12. p. 6.
- Guidi, L., E. Degl'Innocenti and G. F. Soldatini. 2002. Assimilation of CO₂, enzyme activation and photosynthetic electron transport in bean leaves, as affected by high light and ozone. *New Phytologist* 156:377-388.
- Guimarães, C. M., Stone, L. F., Brunini, O. 2006. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) adaptation to drought. *Revista Brasileira de Ingenieria Agrícola y Ambiental* 10:70-75.
- Gunderson, C. A., R. J. Norby, S. D. Wullschlegler. 1993. Foliar gas exchange responses of two deciduous hardwoods during 3 years of growth in elevated CO₂: no loss of photosynthetic enhancement. *Plant, Cell & Environment* 16:797-807.
- Gutiérrez R. M, San M., C. R, S. T. Nava, S. A. Larqué. 1998. Métodos avanzados en fisiología vegetal experimental. In: determinación de fotosíntesis, asimilación neta. Colegio de postgraduados en ciencias agrícolas y recursos naturales, especialidad en botánica. 93 p.
- Hikosaka K., I. Kazumasa, A. Borjigidai, O. Muller, Y. Onoda. 2006. Temperature acclimation of photosynthesis: mechanisms involved in the changes in temperature dependence of photosynthetic rate. *Journal of Experimental Botany* 57:291-302.
- Hirotsu N, A Makino, S Yokota, T Mae (2005) The photosynthetic properties of rice leaves treated with low temperature and high irradiance. *Plant and Cell Physiology* 46:1377-1383.
- Hosy, E., A. Vavasseur, K. Mouline, I. Dreyer, F. Gaymard, F. Porée, J. Boucherez, A. Lebaudy, D. Bouchez, A. Véry, T. Simonneau, J. B. Thibaud, H. Sentenac. 2003. The Arabidopsis outward K⁺ channel GORK is involved in regulation of stomatal movements and plant transpiration. *Proc Natl Acad Sci USA* 100:5549-5554.
- Hsiao, T. C., E. Acevedo, E. Fereres, E. W. Herderson. 1976. Stress metabolism. Water stress, growth, and osmotic adjustment. *Biological Sciences* 273:479-500.
- Hu, L., Z. Wang and B. Huang. 2009. Photosynthetic responses of bermudagrass to drought stress associated with stomatal and metabolic limitations. *Crop Science* 49:1902-1909.
- Jarvis, P. G. 1976. The interpretation of the variations in leaf water potential and stomatal conductance found canopies in the field. *Biological Sciences* 273:593-610.
- Johnson I. R., J. J. Melkonian, J. H. M. Thornley, S. J. Riha. 1991. A model of water flow through plants incorporating shoot/root message control of stomatal conductance. *Plant Cell and Environment* 14:531-544.
- Kramer, P., J. and J. S. Boyer. 1995. Water relations of plants and soils. Capitulo 2. Functions and Properties of Water. Academic Press. USA. 37p.
- Lal, A., M. S. B. Ku, G. E. Edwards. 1996. Analysis of inhibition of photosynthesis due to water stress in the C3 species *Hordeum vulgare* and *Vicia faba*: electron transport, CO₂ fixation and carboxylation capacity. *Photosynthesis Research* 49:57-69.

- Lawlor, D. W. 2002. Limitation to photosynthesis in water-stressed leaves: stomata vs. metabolism and the role of ATP. *Annals of Botany* 89:871-885.
- Lawlor, D. W., W. Tezara. 2009. Causes of decreased photosynthetic rate and metabolic capacity in water-deficient leaf cells: a critical evaluation of mechanisms and integration of processes. *Annals of Botany* 103:561-579.
- Lépiz, I. R., S. F. J. Navarro. 1983. Frijol en el Noroeste de México. *Tecnología de Producción. SARH-INIA – Culiacán, Sinaloa, México.*
- Lima, W. de P., P. Jarvis, S. Rhizopoulou. 2003. Stomatal responses of *Eucalyptus* species to elevated CO₂ concentration and drought stress. *Scientia Agricola* 60: 231-238.
- Lizana, C., M. Wentworth, J. P. Martinez, D. Villegas, R. Meneses, E. H. Murchie, C. Pastenes, B. Lercari, P. Vernieri, P. Horton and M. Pinto. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress I. Effects of drought on yield and photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 57:685-697.
- López H, M., C. B. Peña V, J. R. Aguirre R, C. Trejo L, 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: 49-57.
- Ludlow M, M., and R. C. Muchow. 1990. A critical evaluation of traits for improving of crop yield in water limited environment. *Advances in Agronomy* 43:107-153.
- Martínez C. A, U. Moreno. 1992. Expresiones fisiológicas de resistencia a la sequía en dos variedades de papa sometidas a estreses hídricos en condiciones de campo *Revista Brasileña de Fisiología Vegetal* 4:33-38.
- Martínez-Ferri, E., L. Balaguer, F. Valladares, J. M. Chico and E. Manrique. 2000. Energy dissipation in drought-avoiding and drought-tolerant tree species at midday during the Mediterranean summer. *Tree Physiology* 20:131-138.
- Mayek-Pérez, N., J. A. Acosta-Gallegos, C. López-Castañeda. 2002. Relación entre el vigor inicial del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con la resistencia a sequía y a *Macrophomina Phaseolina* (Tassi) Goidanich. *Revista Mexicana de Fitopatología* 20:133-140.
- Mejía de T, M. S. 2002. Fisiología de la yuca (*Manihot esculenta* Crantz) In: *La Yuca en el Tercer milenio*. Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali Colombia.
- Messinger, S. M., T. N. Buckley, K. A. Mott. 2006. Evidence for involvement of photosynthetic processes in the stomatal response to CO₂. *Plant Physiology* 140:771-778.
- Miranda, C. S. 1967. Origen del frijol. *Agricultura Técnica en México* 1:44- 48.
- Miyashita, K., S. Tanakamaru, T. Maitani and K. Kimura. 2005. Recovery responses of photosynthesis, transpiration, and stomatal conductance in kidney bean following drought stress. *Environmental and Experimental Botany* 53:205-214.
- Monti, A., G. Bezzi, G. Venturi. 2009. Internal conductance under different light conditions along the plant profile of Ethiopian mustard (*Brassica carinata* A. Brown.). *Journal of Experimental Botany* 60:2341-2350.

- Morgan, J. A., D. E. Pataki, C. Körner, H. Clark, S. J. Del Grosso, J. M. Grünzweig, A. K. Knapp, A. R. Mosier, P. C. D. Newton, P. A. Niklaus, J. B. Nippert, R. S. Nowak, W. J. Parton, H. W. Polley, M. R. Shaw. 2004. Water relations in grassland and desert ecosystems exposed to elevated atmospheric CO₂. *Oecologia* 140:11-25.
- Munns, R. 2002. Comparative physiology of salt and water stress. *Plant, Cell and Environment* 25:239-250.
- Nguyen, H. T. 1999. Molecular dissection of drought resistance in crop plants: from traits to genes. *CIMMYT, México* 36-40.
- Núñez B, A., J. Ritchie, A. J. M. Smucker. 1998. El efecto de sequía en el crecimiento, la fotosíntesis y la intercepción de luz en frijol común. *Agronomía Mesoamericana* 9:01-08.
- Outlaw W. H., and Xiaoyi De Vlieghere-He. 2001. Transpiration rate. An important factor controlling the sucrose content of the guard cell apoplast of broad bean. *Plant Physiology* 126:1716-1724.
- Palacios V., E. 1980. Métodos para estimar la tensión de humedad del suelo en función de su contenido de humedad. *Boletín Técnico* 14. Universidad Autónoma Chapingo. Departamento de Irrigación. Chapingo, Edo. de México. p 24.
- Raffo, M. D., N. Iglesias. 2004. Efecto de la intercepción y distribución de la radiación fotosintéticamente activa en manzanos cv. Fuji, bajo cuatro sistemas de conducción en alta densidad. *Revista de Investigaciones Agropecuarias* 33:29-42.
- Ramírez-Vallejo, P., J. D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Rintama, E. 2004. Plant Response to Stress: Modifications of the Photosynthetic Apparatus. University of Turku, Turku, Finland. Cap. 315. *Encyclopedia of Plant and Crop Science*. 993p.
- Roupsard, O., P. Gross, E. Dreyer. 1996. Limitation of photosynthetic activity by CO₂ availability in the chloroplasts of oak leaves from different species and during drought. *Annals of Forest Science* 53:243-254.
- Sallanon H., M. Berger, C. Genoud, A. Coudret. 1998. Water stress and photoinhibition in acclimatization of *Rosa hybrida* plantlets. *In Vitro Cellular & Developmental Biology- Plant* 34:169-172.
- Santos, M. G., R. V. Ribeiro, E. C. Machado, C. Pimentel. 2009. Photosynthetic parameters and leaf water potential of five common bean genotypes under mild water deficit. *Biologia Plantarum* 53:229-236.
- Sardans, J., J. Peñuelas, S. Lope-Piedrafita. 2010. Changes in water content and distribution in *Quercus ilex* leaves during progressive drought assessed by in vivo 1H magnetic resonance imaging. *Plant Biology* 10: 181.
- Schroeder, J. I., G. J. Allen, V. Hugouvieux, J. M. Kwak and D. Waner. 2001. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 52: 627-658.
- Shao, H. B., L. Chu, C. Jaleel, C. Zhao. 2008. Water-deficit stress-induced anatomical changes in higher plants. *Comptes Rendus Biologies* 331:215-25.

- Sharkey, T. D., C. J. Bernacchi, G. D. Farquhar, E. L. Singsaas. 2007. Fitting photosynthetic carbon dioxide response curves for C₃ leaves. *Plant, Cell and Environment* 30:1035-1040.
- Sharkey, T. D. 1985. Photosynthesis in intact leaves of C₃ plants: physics, physiology and rate limitations. *The Botanical Review* 51:54.
- Shiue, F., T. J. Blake, E. Blumwald. 1993. The relative contribution of elastic and osmotic adjustments to turgor maintenance of woody species. *Plant Biology* 90: 408-413.
- Shimazaki, K., M. Doi, S. M. Assmann and T. Kinoshita. 2007. Light regulation of stomatal movement. *Annual Review of Plant Biology* 58:219-247.
- Silva-Robledo, H., M. Ortiz-Lizana, E. Acevedo-Hinojosa. 2007. Relaciones hídricas y ajuste osmótico en trigo. *Agrociencia* 41:23-34.
- Singh, S. P. 2007. Drought resistance in the race Durango dry bean landraces and cultivars. *Agronomy Journal* 99 (5): 1219-1225.
- Smith, D. 1973. The non-structural carbohydrates. In: Butler, G.W. and Bailey R.W. pp. 1. *Chemistry and Biochemistry of herbage*. Vol 1. Ed-. Academic Press USA.
- Somersalo, S., H. Krause. 1990. Reversible photoinhibition of unhardened and cold-acclimated spinach leaves at chilling temperatures. *Planta* 180:181-187.
- Sperry, J. S., F. R. Adler, G. S. Campbell, J. P. Comstock. 1998. Limitation of plant water use by rhizosphere and xylem conductance: results from a model. *Plant, Cell and Environment* 21:347-359.
- Squeo, F. A., C. León. 2007. Fisiología Vegetal. In: Transpiración. Squeo F A & M F León (eds). Ediciones Universidad de La Serena, La Serena, Chile 3: 67-84.
- Stephen, R. G. 2002. Agroecológica: Procesos Ecológicos en Agricultura Sostenible. Centro agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. Ed CATIE. Pp. 43-46.
- Steppe K, S. Dzikiti, R. Lemeur and J. R. Milford. 2006. Stomatal oscillations in orange trees under natural climatic conditions. *Annals of Botany* 97:831-835.
- Subrahmanyam, D., N. Subash, A. Haris, and A. K. Sikka. 2006. Influence of water stress on leaf photosynthetic characteristics in wheat cultivars differing in their susceptibility to drought. *Photosynthetica* 44:125-129.
- Taiz L, E. Zeiger. 2006. *Plant Physiology* 4th ed. Sinauer Associates, Inc. publishers. Sunderland, Massachussets. USA. 764 p.
- Terzi, R., A. Saglam, N. Kutlu, H. Nar, A. Kadioglu. 2010. Impact of soil drought stress on photochemical efficiency of photosystem II and antioxidant enzyme activities of *Phaseolus vulgaris* cultivars. *Turkish Journal of Botany* 34:1-10.
- Vaz M., J. S. Pereira, L. C. Gazarini, T. S. David, J. S. David, A. Rodrigues. 2010. Drought-induced photosynthetic inhibition and autumn recovery in two Mediterranean oak species (*Quercus ilex* and *Quercus suber*). *Tree Physiology* 30:946-956.
- Vizgarra, O. N., C. Espeche M, C. Ghio A, D. Ploper L. 2006. Evaluation of lines of black beans and red kidney beans for tolerance to drought. *Avance Agroindustrial* 27:46-48.

- Wang YuTao., L. JiYue, L. Ping, C. Chong, H. ChunXia. 2010. Effects of soil water stress on light response characteristics of seedlings of landscape plants. *Journal of Northeast Forestry University* 38:42-45, 60.
- Webb, A. A., T. A. Mansfield. 1992. How do stomata work? *Journal of Biological Education* 26:19-26.
- Wentworth, M., E. H. Murchie, J. E. Gray, D. Villegas, C. Pastenes, M. Pinto, P. Horton. 2006. Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress: II. Acclimation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany* 57:699-709.
- Wong, S. C., I. R. Cowan, G. D. Farquhar. 1979. Stomatal conductance correlates with photosynthetic capacity. *Nature* 282:424-426.
- Wullschleger, S. 1993. Biochemical limitations to carbon assimilation in C₃ plants-A retrospective analysis of the A/C_i curves from 109 species. *Journal of Experimental Botany* 44:907-920.
- Wullschleger, S. D., T. J. Tschaplinski, R. J. Norby. 2002. Plant water relations at elevated CO₂ implications for water-limited environments. *Plant, Cell & Environment* 25:319-331.
- Yamori, W., K. Suzuki, K. Noguchi, M. Nakai, I. Terashima. 2006. Effects of rubisco kinetics and rubisco activation state on the temperature dependence of the photosynthetic rate in spinach leaves from contrasting growth temperatures. *Plant, cell & Environment* 29:1659-1670.
- Yordanov I., V. Velikova, T. Tsonev. 2000. Plant responses to drought, acclimation, and stress tolerance. *Photosynthetica* 38:171-186.
- Zeiger, E., J. Zhu. 1998. Role of zeaxanthin in blue light photoreception and the modulation of light-CO₂ interactions in guard cells. *Journal of Experimental Botany* 49:433-442.
- Zhou Y., H. Ming Lam, J. Zhang. 2007. Inhibition of photosynthesis and energy dissipation induced by water and high light stresses in rice. *Journal of Experimental Botany* 58:1207-1217.