



# **COLEGIO DE POSTGRADUADOS**

**INSTITUCIÓN DE ENSEÑANZA E INVESTIGACIÓN EN CIENCIAS AGRÍCOLAS**

**CAMPUS MONTECILLO**

**POSTGRADO DE RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD**

**GENÉTICA**

**SELECCIÓN DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES A LA SEQUÍA CON BASE EN  
RESPUESTAS DE LA PLANTA AL ESTRÉS HÍDRICO**

**MARIA NICOLASA RODRÍGUEZ GARCÍA**

**T E S I S**

**PRESENTADA COMO REQUISITO PARCIAL  
PARA OBTENER EL GRADO DE**

**DOCTORA EN CIENCIAS**

**MONTECILLO, TEXCOCO, EDO. DE MÉXICO**

**2008**

La presente tesis, titulada: **SELECCION DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES A LA SEQUÍA CON BASE EN RESPUESTAS DE LA PLANTA AL ESTRÉS HÍDRICO**; realizada por la alumna: **Maria Nicolasa Rodríguez García**; bajo la dirección del Consejo Particular indicado, ha sido aprobada por el mismo y aceptada como requisito parcial para obtener el grado de:

DOCTORA EN CIENCIAS  
RECURSOS GENÉTICOS Y PRODUCTIVIDAD

GENÉTICA

CONSEJO PARTICULAR

Consejero:

  
DR. PORFIRIO RAMÍREZ VALLEJO

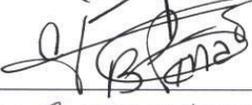
Asesor:

  
DR. FERNANDO CASTILLO GONZÁLEZ

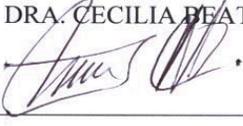
Asesor:

  
DR. JOAQUÍN ORTIZ CERECERES

Asesor:

  
DRA. CECILIA BEATRIZ PEÑA VALDIVIA

Asesor:

  
DR. MANUEL LIVERA MUÑOZ

Montecillo, Texcoco, Estado de México, Enero 2008.

## SELECCION DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES A LA SEQUÍA CON BASE EN RESPUESTAS DE LA PLANTA AL ESTRÉS HÍDRICO

María Nicolasa Rodríguez García, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2008

La complejidad de las respuestas de la planta de frijol al estrés hídrico ha dificultado el mejoramiento para tolerancia a sequía, entre otros factores, por la falta de indicadores o criterios fenotípicos confiables, prácticos y repetibles para la selección. La presente investigación se realizó en dos etapas. La primera comprendió la selección en diferentes niveles de estrés hídrico para obtener germoplasma con respuestas diferenciales a la sequía (Capítulo III y IV); y la segunda se proyectó para estudiar las causas de las diferencias en las respuestas a la sequía (Capítulo V). Con tal fin, se utilizó una población segregante de 95 líneas recombinantes F<sub>7</sub> derivadas de la generación F<sub>3</sub> del cruzamiento AC1028 x Pinto Sierra. Se evaluaron componentes de rendimiento; indicadores fenológicos, morfológicos y de eficiencia fisiológica; e índices relacionados con la tolerancia a la sequía. Para la selección de las líneas se aplicó un modelo que contempló tres aspectos: 1. El rendimiento potencial y adaptación, evaluado en ausencia de estrés hídrico; 2. La estabilidad del rendimiento, evaluada por el índice de susceptibilidad y el porcentaje de reducción, en riego y sequía; y 3. La habilidad de la planta para optimizar su funcionamiento bajo condiciones de estrés hídrico. La población de líneas se avanzó durante cada etapa de selección y sirvió como fuente para identificar al final del proceso 12 líneas avanzadas F<sub>10</sub>, seis tolerantes y seis susceptibles a la sequía (Capítulo III y IV). En las diferentes etapas de selección se observó variación en diferentes características morfológicas, fisiológicas y fenológicas, así como en los componentes de rendimiento y en tolerancia a la sequía. Con base en las evaluaciones del germoplasma en sequía no fue posible atribuir el comportamiento y la respuesta de las líneas a una característica única (Capítulo III, IV y V), por lo que la selección del germoplasma se hizo considerando el mayor número de atributos, la mayoría de ellos complejos, que fueron agrupados usando análisis multivariado. Las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas individuales de mayor importancia fueron aglutinadas en dos grupos, uno asociado directamente con los componentes de rendimiento, y otro relacionado con la tolerancia (Capítulo III) y eficiencia fisiológica bajo sequía (Capítulo, IV).

**Palabras claves:** Frijol, selección de líneas, respuesta de plantas, tolerancia a sequía.

## **SELECTION OF DROUGHT-TOLERANT DRY BEAN LINES BASED ON PLANT RESPONSES TO WATER STRESS**

María Nicolasa Rodríguez García, Dr.

Colegio de Postgraduados, 2008

The complexity of the responses of the dry bean plant to water stress, has made difficult the improvement for drought tolerance. Lack of reliable, practical, and repeatable criteria, such as physiological indexes or phenotypic traits has further complicated this issue. This research was carried out in two steps. The first stage involved the selection under different levels of water stress, for selection of germplasm with differential responses to drought (Chapter III and IV), while the second stage included the study of the causes of the differences in the responses to drought. A segregating population of 95 recombinant lines, derived from the F<sub>3</sub> generation of the cross AC1028 x Pinto Sierra was used as testing material. Yield components; phenological, morphological and physiological traits; and indexes associated to drought tolerance were evaluated. For the selection of lines, a model was used involving three aspects: 1. Yield potential and adaptation evaluated under no water stress; 2. Yield stability, assessed by the susceptibility index and percentage of reduction, in irrigation and drought; and 3. The ability of the plant to maximize its performance, under water stress conditions. The population of lines was advanced in each stage of selection and used as source to select 12 advanced F<sub>10</sub> lines, six drought tolerant and six susceptible lines (Chapter III y IV). In each stage of selection, variability in morphological, physiological and phenological traits, as well as in yield components and in drought tolerance was observed. Based on the evaluation of the germplasm under drought, it was not possible to assume that the performance as well as the response of the lines to drought were due to a single trait (Chapter III, IV and V), for this reason the selection of lines was carried out considering the largest number of traits, most of them complex, which were clustered by using multivariate analysis. The most important morphological, physiological and phenological traits were clustered into two groups, one associated directly with yield components and other one related with tolerance and physiological efficiency, under drought.

**Key words:** Dry bean, lines selection, plant responses, drought tolerance.

*A MIS QUERIDOS PADRES*

*MARIA ASUNCIÓN GARCÍA Y PEDRO RODRÍGUEZ POR EL  
CARIÑO Y APOYO INCONDICIONAL QUE ME BRINDAN A  
CADA MOMENTO*

*A MIS HERMANOS POR SU CARIÑO Y APOYO*

*PEPE, MAX, FLOR, ELI, Y GELOS*

*A MIS SOBRINOS*

*YARELY, EDITH, JAIRO, Y URIEL*

## *A MA. DE LOS ANGELES ARENAS POR LA AMISTAD Y SU*

### *APOYO QUE ME BRINDO*

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) por otorgarme una beca para realizar mis estudios de doctorado.

Al Colegio de Postgraduados, principalmente al programa de GÉNETICA por haberme dado la oportunidad de seguir con mi formación profesional.

Al Doctor Porfirio Ramírez Vallejo por sus consejos, apoyo y dirección recibida en mi estancia e investigación doctoral y, además, por su amistad.

Al Doctor Fernando Castillo González por sus valiosas sugerencias y correcciones para el enriquecimiento de mi tesis.

Al Doctor Joaquín Ortiz Cereceres por sus acertadas sugerencias para la culminación de mi tesis.

A la Doctora Cecilia Beatriz Peña Valdivia por sus excelentes correcciones y consejos recibidos, gracias.

Al Doctor Manuel Livera Muñoz por la revisión y sugerencias para el enriquecimiento de mi tesis.

Al Laboratorio de Marcadores Genéticos (Lamage) del CP, por darme un espacio y permitirme utilizar sus instalaciones para el proceso de muestras y la escritura de mi tesis.

A la señora Ma. de los Angeles Arenas Díaz por su apoyo en la limpieza de muestras de campo, toma de datos en el invernadero y de laboratorio.

A la señora Dalila Torres Venegas por el apoyo y su amistad.

A los trabajadores de campo Gustavo Espejel Miranda y Rogelio Gutiérrez Hernández por su apoyo en la siembra, cosecha y limpieza de experimentos.

Y a las personas que aprecio por su amistad Francisco Cervantes, Jaime, Jorge, Vero, Chuy, Azucena, Javier, Ernesto y Mario.

A ti Nico por el esfuerzo y dedicación para enfrentar los obstáculos que se presentaron durante la estancia y preparación doctoral. Y ten presente que *el éxito es un trayecto no un destino* y además recuerda que *la llave del éxito en la vida es el conocimiento del valor de las cosas*.

## INDICE GENERAL

<b>CAPÍTULO 1. INTRODUCCIÓN GENERAL</b>	1
Objetivos	3
Literatura citada	4
<b>CAPÍTULO 2. RESPUESTAS DEL FRIJOL A LA SEQUÍA Y SU MEJORA</b>	6
Importancia del agua en las plantas	6
Potencial hídrico y ajuste osmótico	6
Sequía	7
Tipos de estrés que alteran el crecimiento y el desarrollo	8
Importancia de la sequía en frijol	9
Mecanismos de resistencia a sequía	9
Respuestas de las plantas a la sequía	11
Respuestas morfológicas	12
Efecto de la sequía sobre la relación raíz-vástago y los órganos reproductivos.	13
Respuesta fisiológicas	14
Removilización de asimilados bajo estrés hídrico	14
Sequía e índice de cosecha	15
Mejoramiento genético para tolerancia a sequía	16
Literatura citada	17

<b>CAPÍTULO 3. SELECCIÓN DE LÍNEAS DE FRIJOL RESISTENTES A SEQUÍA CON MARCADORES AGRONÓMICOS Y FISIOLÓGICOS</b>	<b>21</b>
Resumen	21
Abstract	22
Introducción	23
Materiales y métodos	26
Resultados y discusión	29
Primera etapa de selección de germoplasma	29
Segunda etapa de selección de germoplasma	30
Conclusiones	41
Literatura citada	43
<b>CAPÍTULO 4. COMPORTAMIENTO EN SEQUÍA DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES Y SUSCEPTIBLES AL ESTRÉS HÍDRICO EN CAMPO</b>	<b>46</b>
Resumen	46
Abstract	47
Introducción	48
Materiales y métodos	51
Resultados y discusión	53
Características asociadas con la tolerancia a sequía	53
Comportamiento en sequía de líneas tolerantes y susceptibles	56
Respuestas de líneas individuales a la sequía	60

Componentes de rendimiento y biomasa	60
Fenología y eficiencia reproductiva	61
Indicadores de eficiencia fisiológica	64
Conclusiones	68
Literatura citada	69
<b>CAPÍTULO 5. FUNCIONAMIENTO DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES A LA SEQUIA EN ESTRÉS HIDRICO EN INVERNADERO</b>	72
Resumen	72
Abstract	73
Introducción	73
Materiales y métodos	76
Resultados y discusión	79
Respuestas fisiológicas al estrés hídrico	83
Distribución y partición de biomasa	88
Desarrollo	92
Eficiencia fisiológica de líneas de frijol en sequía	94
Conclusiones	96
Literatura citada	97
<b>CAPÍTULO 6. DISCUSIÓN GENERAL</b>	101
Literatura citada	106

## ÍNDICE DE CUADROS

### CAPÍTULO 2

Cuadro 1	Clasificación de mecanismos de tolerancia a la sequía, con los tipos de tolerancia y sus consecuencias para la productividad y habilidad competitiva de la planta, en ecosistemas naturales y agrícolas.	10
----------	--	----

### CAPÍTULO 3

Cuadro 1	Proporción de la varianza global, vectores y valores propios de los cuatro primeros componentes principales, con base en 21 características de 25 líneas con diferente tolerancia a la sequía y cinco testigos de frijol.	31
Cuadro 2	Peso de grano, reducción por sequía, media geométrica e índice de susceptibilidad a sequía en grupos varietales tolerantes y susceptibles.	34
Cuadro 3	Características fenológicas de grupos varietales tolerantes y susceptibles a la sequía, en riego y sequía.	37
Cuadro 4	Características de eficiencia productiva e incidencia de antracnosis, en grupos varietales tolerantes y susceptibles, en riego y sequía.	38
Cuadro 5	Índices de eficiencia fisiológica de grupos varietales tolerantes y susceptibles, en riego y sequía.	41

### CAPÍTULO 4

Cuadro 1	Proporción de la varianza explicada y acumulada, vectores y valores propios de los dos primeros componentes principales, con base en los promedios de dos ambientes de sequía y 22 características, para 12 líneas de frijol con diferente grado de resistencia a la sequía y tres testigos. Tecámac, Méx. 2004 y Xalostoc, Mor. 2005.	54
Cuadro 2	Comparación entre grupos de líneas tolerantes, susceptibles y testigos comerciales para 25 de sus características bajo condiciones de sequía y una bajo riego (peso de grano).	57

Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Cuadro 3	Componentes de rendimiento y biomasa en el vástago, de líneas tolerantes y susceptibles de frijol y tres testigos comerciales, en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.	61
Cuadro 4	Indicadores fenológicos y de eficiencia reproductiva de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Méx. 2004; Xalostoc, Mor, 2005.	63
Cuadro 5	Indicadores de eficiencia fisiológica en sequía de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales, en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.	65
Cuadro 6	Coefficiente de correlación y nivel de significancia estadística entre 13 características, en la evaluación de líneas de frijol con diferente grado de tolerancia a sequía bajo condiciones de sequía (n = 15). Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.	67

## **CAPÍTULO 5**

Cuadro 1	Características (21) evaluadas en líneas de frijol con tolerancia contrastante a la sequía, en dos condiciones de humedad en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.	77
Cuadro 2	Proporción de la varianza explicada y acumulada, vectores y valores propios de los dos primeros componentes principales, con base en 19 características de seis líneas de frijol con diferente tolerancia a la sequía.	80
Cuadro 3	Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática en líneas de frijol tolerante y susceptible, a en sequía, en invernadero, 77 dds.	84
Cuadro 4	Pesos específico de la hoja, tamaño de hoja y senescencia y	91

abscisión de hojas en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía en condiciones de estrés hídrico en invernadero a los 95 dds.

Cuadro 5      Días a floración, periodo de llenado de grano y madurez fisiológica en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de estrés hídrico en invernadero.      93

Cuadro 6      Indicadores de eficiencia fisiológica, peso de grano, estimaciones de peso de grano y de biomasa del vástago en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de estrés hídrico en invernadero.      95

## **CAPÍTULO 6**

Cuadro 1      Modelo de selección aplicado para la identificación de líneas recombinantes tolerantes y susceptibles a la sequía.      103

## ÍNDICE DE FIGURAS

### CAPÍTULO 2

- Figura 1 Diferentes tipos de estrés abióticos y bióticos que pueden afectar el crecimiento y desarrollo de la plantas (Slater *et al.*, 2003). 9

### CAPÍTULO 3

- Figura 1 Peso de grano en ausencia de sequía y susceptibilidad a la antracnosis de 44 líneas y cinco testigos comerciales en Tecamac, Edo, México, 2004; T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Flor de mayo, T<sub>3</sub> = Bayo Mex, T<sub>4</sub> = Pinto Texcoco, y T<sub>5</sub> = Bayo Madero. 30

- Figura 2 Distribución de 25 líneas de frijol con tolerancia a sequía contrastante y de cinco testigos comerciales, con base en los componentes de eficiencia productiva (CP<sub>1</sub>) y tolerancia a sequía (CP<sub>4</sub>); T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex, T<sub>4</sub> = Pinto Texcoco, y T<sub>5</sub> = Bayo Madero. 33

### CAPÍTULO 4

- Figura 1 Distribución de 12 líneas de frijol con respuesta contrastante a sequía y tres testigos comerciales, sobre el plano determinado por los componentes 1 (Eficiencia productiva) y 2 (Eficiencia fisiológica); T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex. Tecámac, Méx. 2004 y Xalostoc, Mor. 2005. 56

### CAPÍTULO 5

- Figura 1 Distribución de seis líneas de frijol con resistencia a sequía contrastante, con base en los componentes de eficiencia fisiológica CP<sub>1</sub> y el morfo-fisiológico CP<sub>2</sub>. ● = líneas tolerantes, ▲ = líneas susceptibles. 82

- Figura 2 Agrupamiento de líneas de frijol con base en 19 respuestas de la planta en condiciones de sequía. 83

- Figura 3 Déficit de presión de vapor en hoja-aire en dos líneas 85

contrastantes en tolerancia a la sequía (92 tolerante; 122 susceptible) en condición de estrés hídrico en invernadero.

Figura 4	Diferencia de temperatura de la hoja en los grupos de líneas tolerantes y susceptibles en condiciones de sequía bajo invernadero a los 77, 78 y 79 dds.	85
Figura 5	Relación entre transpiración y eficiencia en el uso del agua en tres líneas de frijol tolerantes a la sequía (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122) a los 77 dds. ● = líneas tolerantes, ◆ = líneas susceptibles.	86
Figura 6	Peso de grano en función con la eficiencia en el uso del agua en líneas contrastantes a la sequía, (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122) a los 77 dds. ● = líneas tolerantes, ▲ = líneas susceptibles.	87
Figura 7	Acumulación de biomasa de frijol en diferentes órganos de la planta y biomasa total en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía bajo condiciones de invernadero, promedio de tres líneas tolerantes y tres susceptibles. T = tolerante a la sequía, S = susceptibles a la sequía a = 34, b = 51, c = 67, d = 78, e = 84 y f = 95 días después de la siembra; BV = biomasa vegetativa, BOR = biomasa de órganos reproductivos y BT = biomasa total.	89
Figura 8	Área foliar en tres líneas tolerantes (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122) a la sequía en seis períodos de muestreo bajo condiciones de invernadero.	90

## ÍNDICE DE CUADROS DEL APENDICE

### CAPÍTULO 4

Cuadro 1A	Componentes de rendimiento y biomasa en el vástago, de líneas tolerantes y susceptibles de frijol y tres testigos comerciales, en condiciones de riego en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.	108
Cuadro 2A	Indicadores fenológicos y de eficiencia reproductiva de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales a la sequía en condiciones de riego en campo. Tecámac, Méx. 2004; Xalostoc, Mor, 2005.	109
Cuadro 3A	Indicadores de eficiencia fisiológica en sequía de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales, en condiciones de riego en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.	110

### CAPÍTULO 5

Cuadro 4A	Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática en líneas de frijol con tolerancia contrastante a la sequía, en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.	111
Cuadro 5A	Peso específico de la hoja, tamaño de hoja y senescencia y abscisión de hojas en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía en condiciones de riego bajo invernadero a los 95 días después de la siembra. Montecillo, Méx. 2005.	113
Cuadro 6A	Área foliar en líneas contrastantes a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.	113
Cuadro 7A	Biomasa total en tres líneas tolerantes y tres susceptibles contrastantes a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.	114
Cuadro 8A	Días a floración, periodo de llenado de grano y madurez fisiológica en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en	114

condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Cuadro 9A	Indicadores de eficiencia fisiológica, peso de grano y estimaciones de peso de grano y de biomasa del vástago en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.	115
-----------	--	-----

## ÍNDICE DE FIGURAS DEL APÉNDICE

### CAPÍTULO 5

Figura 1A	Transpiración, fotosíntesis en líneas contrastantes a la sequía.	112
-----------	--	-----

### INTRODUCCIÓN GENERAL

El estrés por sequía, causado por la insuficiente disponibilidad de agua en cantidad, distribución y tiempo, es una de las principales causas de la baja productividad del frijol en el mundo; y en México es el factor ambiental con mayor impacto en la producción del cultivo, ya que 90 % de 1.7 millones de hectáreas es sembrado en condiciones de temporal y más de 60 % de éste porcentaje se localiza en el altiplano semiárido del norte del país (SAGARPA, 2007), donde la incidencia de la sequía es frecuente, debido a regímenes de lluvia generalmente escasos y erráticos (Adams *et al.*, 1985), lo que aunado a suelos delgados y con capacidad de retención de humedad baja (Ramírez y Acosta, 1994) ocasionan déficit hídrico en diferentes etapas del desarrollo del cultivo y reducen el rendimiento; aunque, eventos de sequía se presentan también en zonas tropicales y regiones con siembras de humedad residual. En estas condiciones el rendimiento es afectado hasta el grado de ocasionar la pérdida total de la producción dependiendo de la intensidad, la duración y la etapa de desarrollo en que incide la sequía.

Para enfrentar las pérdidas y aumentar la estabilidad del rendimiento a través de años y localidades en diferentes sistemas de producción, una de las estrategias utilizadas consiste en el incremento de la resistencia o habilidad de la planta para reducir mínimamente su potencial de rendimiento por efecto del déficit hídrico mediante el desarrollo de variedades con características apropiadas para tolerar los eventos de sequía; sobre todo durante la etapa de formación de grano, que es la más críticamente afectada por éste fenómeno desde el punto de vista agronómico. La aplicación de ésta estrategia permite integrar la resistencia a poblaciones y variedades sobresalientes de alto valor agronómico y comercial. Además, la necesidad de germoplasma de frijol con éstas características se está volviendo cada vez más apremiante, ante el cambio climático que se estima causará un incremento en la aridez en muchas regiones del mundo (Huq

y Klein, 2003; GeneFlow, 2007; Padma, 2008), y la ocupación cada vez mayor de áreas marginales por el cultivo de frijol.

La obtención de germoplasma tolerante no ha sido una tarea fácil, debido entre otros factores a dificultades en la evaluación de genotipos en campo propiciada por la variación en la intensidad, oportunidad y duración de los eventos naturales de sequía y a la falta de criterios de selección, confiables, prácticos y fáciles de medir. Por éstas dificultades los mejoradores han optado por el rendimiento como principal criterio de selección, ya que integra y refleja el efecto acumulado del ambiente sobre el genotipo durante todo el ciclo biológico, aunque no explica la capacidad de la planta para tolerar el déficit hídrico en diferentes etapas de desarrollo. Ésta estrategia resulta poco eficiente, ya que bajo condiciones de estrés el componente genético del rendimiento se reduce notablemente, ocasionando la baja heredabilidad de la característica y una reducida respuesta a la selección (Rumbaugh *et al.*, 1984); además, de la asociación de la resistencia con bajo potencial de rendimiento, debido probablemente a la selección indirecta hacia precocidad, y la fuerte interacción genético ambiental.

En relación con los factores de la planta asociados con la tolerancia a la sequía, algunos autores han planteado que en su determinación intervienen, tanto factores asociados con la capacidad de rendimiento como factores que favorecen el funcionamiento de la planta bajo sequía, posiblemente asociados con mecanismos de supervivencia (Ramírez, 1992; Turner, 2001), aunque para probar adecuadamente éste argumento, la disección de la resistencia a la sequía en los elementos fisiológicos y morfológicos asociados sería de gran utilidad para entender y explicar sus causas de mejor manera, con el objetivo de definir los criterios de selección apropiados para manipularlos eficientemente con fines de mejora genética. En consecuencia una alternativa para la selección de germoplasma sería tomar, además del rendimiento, un número mayor de características morfológicas, fisiológicas, fenológicas y de componentes de rendimiento tanto en riego como en sequía, particularmente de las asociadas con las respuestas bajo sequía, durante el período de llenado de grano.

La mayoría de las descripciones de las respuestas del frijol a la sequía se han realizado con germoplasma de origen genético diverso, con fuertes diferencias en hábitos de crecimiento y

fenología, así como en potencial de rendimiento (Ramírez y Kelly, 1998; Kohashi *et al.*, 2002; Terán y Singh 2002; Rosales *et al.*, 2004; Acosta *et al.*, 2004; Muñoz-Perea *et al.*, 2006). Son raros los estudios que involucran genotipos emparentados contrastantes en sus respuestas a la sequía (tolerantes y susceptibles), en los que se analizan las respuestas de características asociadas con la tolerancia al estrés hídrico en condiciones de campo. Por ello, destaca la necesidad de realizar éste tipo de estudios con genotipos cuyo potencial de producción de biomasa y grano en ausencia de sequía sea lo más similar posible, de manera que las diferencias observadas sean atribuibles mayormente a diferencias genotípicas.

La investigación se llevó a cabo en dos fases; en la primera se seleccionó germoplasma en diferentes niveles de estrés hídrico, y la segunda se realizó para estudiar las posibles causas de la tolerancia en germoplasma emparentado con respuestas contrastantes a la sequía.

La selección de líneas partió de una población de líneas recombinantes F<sub>7</sub>, derivadas de la generación F<sub>3</sub> del cruzamiento de un progenitor susceptible (AC1028) y otro tolerante (Pinto Sierra), adaptada a los Valles Altos de México; con evaluaciones en campo e invernadero en sequía y riego. La caracterización de las respuestas a la sequía se realizó con líneas tolerantes y susceptibles, para reducir los efectos confundidos del origen genético, el hábito de crecimiento, precocidad y potencial productivo tanto en riego como en sequía.

**Los objetivos de la investigación fueron los siguientes:**

- I. Identificar líneas de frijol emparentadas, tolerantes y susceptibles a la sequía, de alto rendimiento potencial, con sanidad y diferentes grados de tolerancia a la sequía, con base en marcadores agronómicos y fisiológicos.
- II. Evaluar las respuestas morfológicas y los indicadores de eficiencia fisiológica y reproductiva en sequía de líneas de frijol seleccionadas por su grado de tolerancia a la sequía y alto rendimiento; así como, identificar las características morfológicas, de eficiencia fisiológica y reproductiva, que confieren a las líneas tolerantes la capacidad de producir adecuadamente, en condiciones de estrés hídrico en campo.

- III. Evaluar el funcionamiento de líneas tolerantes a la sequía en condiciones controladas de estrés hídrico con base en respuestas fisiológicas.

La presentación de los resultados se organizó en las seis secciones siguientes: I. Introducción general; II. Respuestas del frijol a la sequía y su mejora (Revisión de literatura); III. Selección de líneas de frijol resistentes a sequía con marcadores agronómicos y fisiológicos; IV. Comportamiento en sequía de líneas de frijol tolerantes y susceptibles al estrés hídrico en campo; V. Funcionamiento de líneas de frijol tolerantes a la sequía en estrés hídrico en invernadero; VI. Discusión general.

### LITERATURA CITADA

- Acosta D. E., A. D. Amador R., y J. A. Acosta G. 2004. Abcisión de estructuras reproductivas en frijol común bajo condiciones de secano. *Agricultura Técnica* 29(2):155-168.
- Adams, M. W., D. P. Coyne, J. H. C. Davis, P. H. Graham, and C. A. Francis. 1985. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In: R. J. Summerfield, E. H. Roberts (eds). *Grain Legume Crops*. William Collins and Sons & Co. pp. 433-476.
- Geneflow. 2007. Introduction to the special section: Biodiversity and climate change. A publication about agricultural biodiversity. Geneflow. Bioversity International (ed) pp 19-31.
- Huq, S. and Klein, R. J. T. 2003. Adapting to climate change: Why and how. *SciDevNet*. pp 1-6. [www.scidev.net/dossiers/index.cfm](http://www.scidev.net/dossiers/index.cfm)
- Kohashi S. J., M. Galván T., A. García E., P. Yáñez J., E. Martínez V., y L. Ruíz P. 2002. Estrés hídrico y su efecto en el crecimiento de los fitómeros del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México* 28:65-75.
- Muñoz-Perea, C. G., H. Terán, R. Allen G., J. Wright L., D. Westermann T., and S. Singh P. 2006. Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. *Crop Science* 46:2111-2120.
- Padma, T. V. 2008. Can crops be climate-proofed?. *SciDevNet*. pp. 1-4. [www.scidev.net/features/index.cfm](http://www.scidev.net/features/index.cfm)
- Ramírez, P. V. 1992. Identification and estimation of heritabilities of drought related resistance traits in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis doctoral, Michigan State University. East Lansing, Michigan.
- Ramírez, V. P., and J. D. Kelly. 1998 Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Ramírez, V., P., y J. A. Acosta. G. 1994. Factores abióticos que afectan la productividad del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con énfasis en la sequía: In: M. J. Pérez. R. Ferrera C., y R. García E. (eds). *Diversidad genética y patología del frijol*. Colegio de Postgraduados México. pp: 52-68.

- Rosales S. R., J. Kohashi S., J. A. Acosta G., C. Trejo L., J. Ortiz C., y J. Kelly D. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research*. 85:203-211.
- Rumbaugh, M. D., K. Asya H. and O. Johnson A. 1984. Influence of drought stress on genetic variances of alfalfa and wheat grass seedlings. *Crop Science* 23:297-303.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo Rural Pesca y Alimentación). 2007. Servicio de Información Agroalimentaria y Pesca. [www.ssian.sagarpa.gob.mx](http://www.ssian.sagarpa.gob.mx).
- Terán, H., y S. Singh P. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Science* 42:64-70.
- Turner, C. N., G. C. Wright and H. Siddique M. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.

## **CAPÍTULO 2**

### **RESPUESTAS DEL FRIJOL A LA SEQUÍA Y SU MEJORA**

#### **IMPORTANCIA DEL AGUA EN LAS PLANTAS**

El agua es el componente predominante de los organismos y por tal razón interviene en la regulación de los procesos biológicos; en las plantas tiene un papel crucial en los procesos fisiológicos por la gran cantidad que requieren (Steudle, 2000; Andreev, 2001). El agua comprende de 80 a 90 % del peso de los tejidos vegetales, en los que está presente en diversas formas: como constituyente del protoplasma; como agua de hidratación asociada con iones; como solvente de sustancias orgánicas y macromoléculas; llenando espacios entre estructuras finas del protoplasma y la pared celular; almacenada en vacuolas; y finalmente, como medio de transporte en los espacios intercelulares y en los tejidos de conducción, xilema y floema (Lancher, 2003; Zyalalov, 2004).

Por su polaridad, el agua actúa como solvente universal de iones y metabolitos orgánicos polares, como azúcares, aminoácidos y proteínas, que son compuestos fundamentales para el metabolismo. En las plantas, el agua es el medio en el que se transportan carbohidratos, nutrientes y fitohormonas indispensables para su metabolismo. En concentraciones altas de solutos, las células ejercen presión de turgencia contra las paredes celulares, lo que favorece el crecimiento celular. Cuando las células pierden turgencia, el alargamiento y la expansión celular no se lleva a cabo, y si el fenómeno ocurre por períodos largos la planta se deshidrata y muere (Zyalalov, 2004). El uso eficiente del agua por las plantas terrestres favorece el balance energético de la hoja, ya que el agua evaporada desde las células del mesófilo enfría las superficies foliares (Lancher, 2003; Zyalalov, 2004).

## **POTENCIAL HÍDRICO Y AJUSTE OSMÓTICO**

El potencial hídrico de las plantas, es definido como la energía libre por unidad de volumen de agua, suponiendo que el potencial del agua pura es cero bajo condiciones estándar. El potencial hídrico de una planta está integrado por tres componentes: el potencial osmótico, el potencial de turgencia y el matricial (Beadle *et al.*, 1988).

El potencial osmótico mide la reducción de la energía libre del agua ocasionada por la presencia de solutos disueltos en ella (Morgan, 1984); el potencial de turgencia es el resultado de la presión que ejercen las paredes celulares sobre las células (Beadle *et al.*, 1988); y el potencial matricial estima la reducción de la energía libre del agua entre la fuerza del agua y los sólidos (Hall, 2001). El ajuste osmótico es considerado como uno de los mecanismos de adaptación a condiciones estresantes que afectan el contenido de agua en la planta (Turner, 1986). En *Phaseolus acutifolius* L. se encuentra mayor turgencia bajo estrés hídrico que en frijol común, debido al efecto combinado de la mayor acumulación de solutos y la elasticidad del tejido (Parsons y Howe, 1984).

## **SEQUÍA**

La deficiencia de agua en el suelo da lugar a la sequía, fenómeno que meteorológicamente se considera un período sin lluvia significativa (May y Milthorpe, 1962), o como un período sin lluvia durante el cual las plantas sufren una carencia de agua por la reducción de su contenido en el suelo (Munnén y Alegre, 2004). Desde un punto de vista agronómico, la sequía se considera como cualquier período en el ciclo de vida de las plantas cultivadas durante él que las deficiencias de agua del suelo afectan su crecimiento y desarrollo (Quizenberry, 1987); y constituyen una forma de estrés ambiental, ya que representa un cambio en el ambiente que reduce el crecimiento (Levitt, 1980).

Singh y White (1988) indican que la sequía a menudo se asocia con altas temperaturas, las que promueven la evapotranspiración y los hongos patogénicos reduciendo el rendimiento de los cultivos. La baja o nula disponibilidad de agua causa severas pérdidas en el rendimiento, sobre

todo si el fenómeno ocurre durante el período reproductivo (Acosta y Kohashi, 1989), en tanto que, períodos de sequía frecuentes pueden ocasionar la pérdida total de la producción. Sin embargo, las plantas después de ser expuestas al estrés causado por la deficiencia de agua, adquieren capacidad mayor para tolerar períodos subsecuentes de estrés hídrico, debido a un proceso de aclimatación o acondicionamiento (Morgan, 1984).

## **TIPOS DE ESTRÉS QUE ALTERAN EL CRECIMIENTO Y EL DESARROLLO**

Las plantas cultivadas están sujetas a un rango de factores externos adversos que afectan su desarrollo y crecimiento; en la naturaleza las plantas están sometidas a fluctuaciones en el ambiente físico, aunque no todas provocan estrés; debido a que la respuesta depende de la plasticidad del genotipo para tolerar el estrés biótico ó abiótico que se presente (Figura 1). Diferentes tipos de estrés causan daños similares en las plantas, como es el caso del déficit de agua que puede ser causado por diferentes condiciones ambientales, entre las que se incluyen sequía, salinidad, calor y frío. Un alto contenido de sales en el suelo puede resultar en un déficit de agua, porque el potencial hídrico en el suelo decrece, dificultando a las raíces extraerla; ambientes con alta temperatura incrementan la evaporación y transpiración, lo que crea un estrés que provoca un déficit de agua; temperaturas bajas causan un estrés osmótico por la formación de cristales de hielo en los espacios extracelulares, lo que reduce el potencial hídrico y resulta en un flujo extracelular de agua. En términos generales, varios tipos de estrés causan un déficit interno de agua, que resulta en un flujo de agua de la célula, que causa plasmolisis y eventualmente, su muerte (Slater *et al.*, 2003).

Así mismo, el estrés tanto biótico como abiótico ocasionan directamente o indirectamente la producción de sustancias oxidativas, que causan un daño químico en las células de las plantas; el déficit de agua es un problema para las células de las plantas porque inhibe la fotosíntesis, afecta la membrana del tilacoide e incrementa la concentración de iones tóxicos en la célula (Slater *et al.*, 2003).

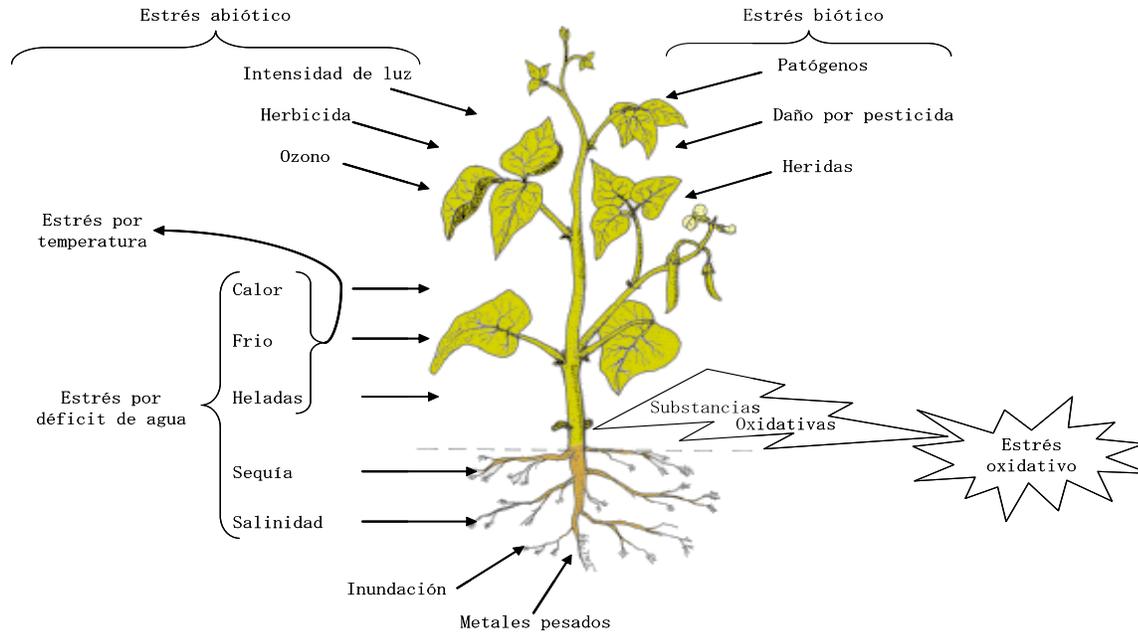


Figura 1. Diferentes tipos de estrés abióticos y bióticos que pueden afectar el crecimiento y desarrollo de las plantas (Slater *et al.*, 2003).

## IMPORTANCIA DE LA SEQUÍA EN FRIJOL

América Latina y África producen 45 y 25 %, respectivamente, de la producción mundial de frijol y son los principales productores y consumidores de ésta leguminosa. En particular, México en el 2005 destacó por su área sembrada de 1.7 millones de hectáreas, bajo condiciones de temporal, y por su superficie cosechada de 1.2 millones de hectáreas, con un rendimiento de 826.9 kg ha<sup>-1</sup> (SAGARPA, 2007). El bajo rendimiento de frijol en América Latina y África se debe a que 60 % de la superficie es cultivada en suelos con baja fertilidad sujetos a estrés hídrico (Schwartz y Pastor, 1992), con períodos de sequía intermitentes durante el ciclo del cultivo (Vieira *et al.*, 1992). Las pérdidas económicas ocasionadas por una sequía pueden ser cuantiosas, como consecuencia de la reducción de los rendimientos por la sequía (Quizenberry, 1987).

## MECANISMOS DE RESISTENCIA A SEQUÍA

La resistencia a la sequía ha sido definida como la habilidad de un cultivar para producir un rendimiento económico mayor en comparación con otro cuando ambos están sujetos a un déficit de agua en el suelo, pero también se compara con el mismo cultivar en condiciones de no estrés (Hall, 2001). Los mecanismos de resistencia a la sequía en las plantas han sido divididos en tres tipos: fenológicos, morfológicos y fisiológicos. Los fenológicos comprenden cambios en el desarrollo y la plasticidad fenotípica. Los morfológicos incluyen cambios en el área foliar, la orientación de la hoja, la intercepción de radiación, la resistencia cuticular, y la densidad, profundidad y funcionamiento de la raíz. Los fisiológicos involucran el mantenimiento de la turgencia, cambios en la resistencia estomática y la distribución de asimilados (Turner, 1979).

La resistencia a la sequía comprende tres categorías: escape; retraso de la deshidratación; y tolerancia a la deshidratación (Turner, 1986; 2001) (Cuadro 1).

Cuadro 1. Clasificación de mecanismos de tolerancia a la sequía, con los tipos de tolerancia y sus consecuencias para la productividad y habilidad competitiva de la planta, en ecosistemas naturales y agrícolas.

Mecanismos	Desventajas
1. Evasión de la planta al déficit de agua	
a. Escape a la sequía: ciclo corto de crecimiento (e.j. crecimiento, almacenamiento de agua), dormancia en la estación seca.	Ciclo corto de vida y, por lo tanto, limitación en la producción total.
b. Conservación de agua: hojas pequeñas, área foliar limitada, cierre estomatal, baja conductancia cuticular y baja absorción de luz.	En sistemas naturales muchos competidores favorables con un rápido uso del agua; en sistemas agrícolas restricciones productivas.
c. Maximización del agua: buen sistema radical.	Costo estructural por reducción en el área fotosintética y producción de semilla.
2. Tolerancia de la planta al déficit de agua	
a. Mantenimiento de la turgencia adaptación osmótica, bajos módulos elásticos.	Costo metabólico
b. Solutos protectivos, tolerancia a la desecación de enzimas.	Costo metabólico
3. Mecanismos de eficiencia	
a. Alta eficiencia del uso de agua.	Usualmente está asociada con baja productividad.
b. Uso eficiente del agua disponible.	Tasa máxima baja que favorece a competidores.
c. Maximización del índice de cosecha.	Desconocido

Fuente: Jones 2004.

Además, la respuesta rápida de la nutrición y el uso eficiente del agua son aspectos de suma importancia para tolerar el estrés hídrico (Hall, 2001). Las plantas con diferentes mecanismos de resistencia a sequía pueden adaptarse a algunos ambientes semiáridos (Hall, 2001). Los mecanismos, descritos en el Cuadro 1, contribuyen a mantener la sobrevivencia de la planta y su productividad bajo condiciones limitantes de agua y alta demanda de evaporación, y por lo tanto, pueden considerarse mecanismos de tolerancia a sequía (Bacon, 2004).

Una planta sometida a estrés hídrico presenta diversas respuestas fisiológicas como: disminución del área foliar, la fotosíntesis y la transpiración; el cierre estomatal; y la reducción de la concentración interna de CO<sub>2</sub>, y de los potenciales osmótico y de presión. Como consecuencia de las reducciones en diferentes niveles de expresión el rendimiento es afectado (Schussler y Westgate, 1988). El déficit hídrico conduce a modificaciones fisiológicas, que afectan procesos como: la fotosíntesis; la regulación transcripcional y post-transcripcional de varios genes; y la síntesis de proteínas y el ajuste osmótico (Sánchez, 2003).

La expresión de genes de resistencia a sequía sigue un modelo celular general, con una compleja respuesta en cascada, que puede dividirse, según Ingram y Bartels, (1996), en uno de los siguientes aspectos básicos: a) percepción del estímulo; b) amplificación e integración de señales; y c) una reacción de respuestas en la expresión de los genes. Un déficit de agua induce a las plantas a mostrar una variedad amplia de respuestas moleculares, celulares y bioquímicas. La síntesis de algunas proteínas es suprimida por un déficit de agua, en cambio otras pueden incrementarse considerablemente por efecto del estrés hídrico (Turner, 1997). Las plantas con hábitos de crecimiento indeterminado, pueden mostrar adaptación a la sequía superior a la de las plantas de hábito determinado, porque después de la sequía las plantas indeterminadas pueden continuar la producción de hojas, frutos y semillas (Hall, 2001).

## **RESPUESTAS DE LAS PLANTAS A LA SEQUÍA**

El estrés ambiental provoca en las plantas respuestas complejas y constituye un problema fundamental para la agricultura, ya que influye en la sobrevivencia, crecimiento, desarrollo y

productividad de los cultivos. Las respuestas de los vegetales que se dan a los niveles celular, tisular, órgano y metabólico pueden afectar procesos bioquímicos, fisiológicos, morfológicos y de desarrollo como: el crecimiento celular; la síntesis de la pared celular, de proteínas y ABA; la formación de clorofila; el cierre estomático; la asimilación de CO<sub>2</sub>; la respiración; la conductancia del xilema; y la acumulación de prolinas y niveles de azúcar (Lancher, 2003). Las respuestas en la planta a los diferentes tipos de estrés (sequía, temperatura, patógenos), les permiten responder a una variedad de condiciones adversas después de ser expuestas al estrés (Boudsocq y Lauriere, 2005).

## **RESPUESTAS MORFOLÓGICAS**

Es necesario considerar características fenológicas, como el ajuste de la floración y la madurez fisiológica con respecto a la disponibilidad de agua y temperatura, así como la eficiencia en la distribución de la biomasa y la producción de grano. El frijol tiene la capacidad de modificar su fenología, mediante la suspensión o retraso de la floración en respuesta a la disponibilidad de humedad, lo que le permite reducir el efecto negativo de la sequía (Rosales *et al.*, 2000).

La acumulación de biomasa bajo sequía se ha considerado en los programas de mejoramiento de frijol para resistencia a sequía, ya que es un buen indicador del efecto del estrés que ocurre durante períodos prolongados; aunque también una reducción breve, pero severa de agua, puede disminuir considerablemente la producción de grano y mantener la producción de biomasa en las partes vegetativas de la planta (Amthor y Mc Cree, 1990). En otras leguminosas como soya, el estrés hídrico produce una disminución en el crecimiento vegetativo, como consecuencia de la removilización de carbohidratos de las hojas hacia la raíz y los nódulos (Finn y Brun, 1980).

La acumulación de biomasa en el tallo de frijol es un indicador de adaptación bajo condiciones de estrés hídrico y está correlacionado con el rendimiento (Ramírez, 1992; Rosales *et al.*, 2000). Durante el estrés hídrico la expresión del rendimiento también depende de la removilización de asimilados, ya que después de la anthesis y durante el período de llenado de grano el tallo es una fuente importante de asimilados; en cuyo caso el diámetro del tallo puede ser útil para

seleccionar líneas de frijol resistentes a sequía, ya que su medición es no destructiva y es un carácter poco influenciado por el ambiente (Ramírez, 1992).

D'Souza y Coulson (1987) observaron que la distribución de biomasa en *Phaseolus vulgaris* L., es afectada por déficits de agua que ocurren antes y después de la floración, y que el peso de la raíz y el área foliar decrecen después de la floración por la sequía. Por su parte, Kohashi *et al.* (2002) determinaron que el estrés hídrico en frijol, inhibe en diferente grado la acumulación de biomasa en los fitómeros y el área foliar. El rendimiento de grano está determinado por la duración, la acumulación, la producción de asimilados, la partición y el tamaño de la demanda, y el número de semillas; todas éstas características pueden contribuir a la variación del rendimiento en presencia de estrés hídrico (Egli, 2004); sin embargo, Sexana *et al.* (1990) han indicado que una producción de biomasa alta es necesaria para obtener rendimientos altos, aún en ambientes poco favorables. En éste sentido, Samper (1985) sugiere que la distribución de biomasa en frijol en sequía es importante, ya que las variedades tolerantes son más eficientes para distribuir los fotoasimilados a la semilla.

## **EFFECTO DE LA SEQUÍA SOBRE LA RELACIÓN RAÍZ-VÁSTAGO Y LOS ÓRGANOS REPRODUCTIVOS.**

La reducción de la biomasa en frijol por efecto de la sequía es mayor en el vástago que en la parte radical durante el estrés hídrico sin importar raza, hábito de crecimiento y origen de los cultivares; la relación raíz-vástago alta puede significar mayor adaptación a las condiciones de estrés hídrico (Acosta *et al.*, 2004). La reducción de la biomasa de la raíz en comparación con la del vástago por efecto del estrés hídrico, puede ser debida, por una parte, a que la reducción natural del crecimiento del sistema radical a partir de la etapa reproductiva y, por otra, a la demanda de asimilados por las vainas y semillas (Ramírez y Kelly, 1998).

Además de los cambios en la duración de las diferentes etapas fenológicas por efecto de la sequía, también son afectados los procesos fisiológicos asociados con la fecundación durante la

fase reproductiva. En ésta fase, tres etapas deben ser consideradas: 1) la iniciación floral y el desarrollo de las flores; 2) cuando es determinado el número potencial de semillas; y 3) el desarrollo de la semilla (Slatyer, 1969). La etapa reproductiva de la planta es vulnerable al déficit de agua en el desarrollo de los órganos reproductivos, provocando la degeneración de yemas, la caída de flores y de vainas, la absorción de óvulos y la muerte del polen, así como retardo e inhibición de la floración (Blum, 1996; Hargurdeep y Westgate 2000; Saini y Westgate, 2000) y adelanto de la madurez fisiológica (Rosales *et al.*, 2000).

## **RESPUESTA FISIOLÓGICAS**

La eficiencia en el uso del agua, que se define como la relación entre la biomasa total producida por unidad de agua transpirada ( $\text{g kg}^{-1}$ ), es un parámetro importante en la productividad de los cultivos en regiones áridas y semiáridas (Yu *et al.*, 2004). El rendimiento de semilla está en función de la transpiración, la eficiencia en el uso del agua y en el índice de cosecha (Passioura, 2002). En la evaluación de la eficiencia en el uso del agua, generalmente se considera sólo a la biomasa de la parte aérea de la planta respecto al agua consumida (gramos de materia seca/gramos de agua transpirada); sin embargo, la biomasa de los órganos subterráneos también es importante (Stanhill, 1986) y, por lo tanto, debe ser considerada en su estimación.

## **REMOVILIZACIÓN DE ASIMILADOS BAJO ESTRÉS HÍDRICO**

La semilla depende de los asimilados de la planta madre para su formación, por lo que, alteraciones en su suministro puede afectar la duración del llenado de grano (Egli, 2004). La removilización de reservas es crítica para el rendimiento si la planta está sujeta a un estrés hídrico durante la etapa del llenado de grano (Palta *et al.*, 1994). La senescencia de las hojas puede ser mayor por la falta de agua y, probablemente, sea la causa primaria de un período breve de llenado de grano (Davies *et al.*, 1999). Aunque, una defoliación parcial no afecta consistentemente la duración del llenado de la semilla (Egli, 2004); la senescencia prematura en la etapa post-antesis causada por el déficit hídrico, puede reducir la fotosíntesis, causar un

período corto del llenado de grano y, finalmente, la reducción del peso de grano (Palta *et al.*, 1994; Zhang *et al.*, 1998). Generalmente, la contribución del tallo y la raíz al rendimiento de la semilla es baja, pero en condiciones de sequía durante el llenado de vaina los fotoasimilados almacenados en estos órganos son translocados a la semilla, lo que permite mantener el rendimiento bajo estrés hídrico (Egli, 2004). En diversos cultivos la duración del llenado de semilla está determinado por su ambiente y el potencial genético, características que están asociadas con el rendimiento; y la falta de agua durante el desarrollo de la semilla puede reducir el período de llenado y el rendimiento (Egli, 2004).

La relación del agua con la planta es importante en la demanda activa de asimilados durante el desarrollo de la semilla y fruto (Bradford, 1994). La mejor fuente de asimilados para el desarrollo de la semilla es, aparentemente, la retranslocación de las hojas, tallo y la pared de la vaina (D'Sousa y Coulson 1987). En éste sentido, el crecimiento de la semilla en leguminosas depende parcialmente de la removilización de los asimilados acumulados en tallo y hojas (Wright *et al.*, 1991), por lo que, la distribución de éstas sustancias es importante para el rendimiento; y, los cultivares resistentes a sequía son más eficientes en la producción y translocación de fotoasimilados a la semilla (Rosales *et al.*, 2000). En este sentido, Zinselmeier *et al.* (1995) indican que una fuente adecuada de asimilados durante la sequía puede evitar la aborción de más del 70 % de los granos.

## **SEQUÍA E ÍNDICE DE COSECHA**

El efecto del estrés hídrico sobre los componentes individuales del rendimiento se expresa en la reducción del peso de grano (Blum, 1996); cuando éste ocurre en la etapa reproductiva el rendimiento se reduce por la disminución del número de semillas por vaina y vainas por planta (Nielsen y Nelson, 1998). El tamaño de la semilla puede ser afectado por la sequía, debido a la relación entre la fuente fotosintética y la demanda reproductiva, aunque la reducción en el tamaño de la semilla en plantas con crecimiento determinado es mayor que en las de crecimiento indeterminado (Hall, 2001).

En frijol, los bajos rendimientos se deben a que se cultiva en condiciones ambientales erráticas, con una escasa precipitación durante la estación de crecimiento y suelos de baja fertilidad con baja capacidad de retención de humedad (Ramírez y Acosta, 1994). Cuando los períodos de sequía inciden mayormente durante la etapa reproductiva, es común observar la pérdida total de la producción. El rendimiento está determinado por la relación fuente y demanda, la que puede disminuir por efecto de la sequía, así como por la etapa fenológica en que ocurre éste fenómeno (Blum, 1996). En ese mismo sentido, Kobata *et al.* (1992) y Vieira *et al.* (1992) indican que la sequía puede inhibir la fotosíntesis y la removilización de asimilados del tallo y hojas hacia la semilla y de esta manera, reducir el rendimiento.

Schneider *et al.* (1997) señalaron que el índice de cosecha puede ser un indicador secundario en la selección del germoplasma para mejorar el rendimiento bajo sequía, y Boyer (1996) menciona que éste índice puede ser incrementado y maximizado mediante el mejoramiento genético. Rosales *et al.* (2000) encontraron en la población AC1028 un índice menor (0.55) en comparación con la población LEF-2RB (0.59); sin embargo, su mayor volumen de biomasa total le permitió alcanzar rendimientos mayores en condiciones poco favorables de humedad.

## **MEJORAMIENTO GENÉTICO PARA TOLERANCIA A SEQUÍA**

El mejoramiento para resistencia a sequía en *Phaseolus vulgaris* L., ha estado basado en métodos tradicionales como la selección de plantas individuales y familias, que requiere la evaluación de numerosos genotipos para incrementar las posibilidades de identificar y seleccionar el mejor germoplasma. A pesar de las limitaciones del método (tiempo y espacio), éste ha sido útil, ya que ha permitido identificar variedades cuyo comportamiento agronómico (tolerancia a sequía) es superior al de algunas variedades criollas (Rosales *et al.*, 2000). Sin embargo, es posible que en la diversidad de frijol en nuestro país se encuentre una amplia variación genética en la tolerancia a la sequía, lo que hace pertinente evaluar exhaustivamente ésta fuente de germoplasma nativo, sobre todo de poblaciones procedentes de regiones donde la sequía es un fenómeno recurrente.

Para avanzar en el mejoramiento genético de la adaptación a la sequía en frijol, es necesario seleccionar genotipos cuya diferencia entre el rendimiento en riego y sequía sea mínimo (Ramírez, 1992); debido a que los procesos asociados con la expresión de la productividad de la planta (morfológicos, fisiológicos y fenológicos) son menos afectados por la sequía. Adicionalmente en el mejoramiento para tolerancia a sequía, el rendimiento bajo no estrés es un criterio de selección que debe de ser considerado (Blum, 1996). Las variedades mejoradas genéticamente, que en presencia de sequía sean capaces de lograr rendimientos estables, pueden ser una alternativa para zonas de temporal con problemas de sequía (Subbaroa *et al.*, 1995).

Las respuestas de las plantas al estrés hídrico intermitente y terminal involucran: el ajuste de la fenología con la disponibilidad de agua; alto grado de ajuste osmótico en el vástago y raíz; el incremento en la profundidad y densidad de la raíz; el vigor inicial; y el incremento de la reflectancia de la hoja. Además, en el estrés intermitente la plasticidad del rendimiento y el mantenimiento del área foliar son mecanismos importantes; y en el estrés terminal se incluye una buena movilización de la biomasa acumulada en la pre-antesis. Éstas características se buscan obtener a través del mejoramiento genético al respecto, Turner (2001) sugiere considerar dos marcos de trabajo para mejorar la eficiencia en el mejoramiento de la adaptación a sequía. El primero identifica las características fisiológicas y bioquímicas que conducen al mejoramiento del rendimiento en ambientes secos a través del escape a la sequía, el retraso y tolerancia a la deshidratación; y el segundo a los componentes de rendimiento, que considera a la variación en rendimiento en función de las características que afectan el uso del agua, la eficiencia en el uso del agua y el índice de cosecha (Turner, 2001); particularmente en frijol, ésta estrategia fue propuesta por Ramírez (1992) para el mejoramiento de la resistencia.

## **LITERATURA CITADA**

- Acosta G. J. A., and J. Kohashi S. 1989. Effect of water stress on growth and yield of indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *Field Crops Research* 20:81-93.
- Acosta D. E., J. A. Acosta G. y J. S. Padilla R. 2004. Relación raíz-vástago en frijol bajo dos condiciones de humedad. *Agricultura Técnica en México* 30:63-73.
- Amthor, J. S., and K. Mc Cree J. 1990. Carbon balances of stressed plants a conceptual model for integrating research results. *In*: R.G. Alscher, and R. Cumming J. (ed). *Stress*

- responses in plants: Adaptation and acclimation mechanisms. Willey-Liss. New York, USA. Pp 1-15.
- Andreev, I. 2001. Functions of the vacuole in higher plants cells. *Russian Journal Plant Physiology* 48(5):777-787.
- Bacon A. M. 2004. *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing. Oxford. 327 p.
- Beadle, C. L., M. Ludlow M., and J. Honeysett L. 1988. Relaciones hídricas. En técnicas en fotosíntesis y bioproductividad. J. Coombs. Ed UNEP-CP. México. Pp. 42-51.
- Blum, A. 1996. Crop responses of drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regul* 20:135-148.
- Boudsocq, M. and C. Lauriere. 2005. Osmotic signaling in plants. Multiple pathways mediated by emerging kinase families. *Plant Physiology* 138:1185-1194.
- Boyer, S. J. 1996. Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy* 56:187-218.
- Bradford, K. J. 1994. Water stress and the water relations of seed development. *Crop Science* 34: 1-11.
- D'Souza, H. A., and C. Coulson L. 1987. Dry matter production and partitioning in two cultivars of *Phaseolus vulgaris* under different watering regimes. *Tropical Agricultural (Trinidad)* 65 (2) 179-181.
- Davies, S., N. Turner C., K. H. Siddique M., J. Plummer, and L. Leport. 1999. Seed growth of desi and kabuffi chickpea (*Cicar arietinum* L.) in a short-season Mediterranean-type environment. *Australian Journal Experimental Agricultural* 39:181-188.
- Egli, B. D. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Advances in Agronomy* 83:243-279.
- Finn, A. G., and A. Brun W. 1980. Water stress effects on CO<sub>2</sub> assimilation photosynthate partitioning stomata resistance and nodule activity in soybean. *Crop Science* 20:433-434.
- Hall, A. E. 2001. *Crop responses to environment* CRC Press, Boca Raton, FL. 232p.
- Hargurdeep, S. S., and E. Westgate M. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Ingram, J. and D. Bartels. 1996. The molecular basis of dehydration tolerance in plants. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 47:377-403.
- Jones, H. 2004. What is water use efficiency?. *In: Water use efficiency in plant biology*. Bacon, A. M. (eds). Blackwell Publishing. USA and Canada. pp:27-41.
- Kobata, T., A. Palta J., and N. Turner C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits and grain filling of spring wheat. *Crop Science* 23:1238-1242.
- Kohashi, S. J., M. Galván T., A. García E., P. Yáñez J., E. Martínez V., and L. Ruíz P. 2002. Estrés hídrico y su efecto en el crecimiento de los fitómeros del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México* 28:65-75.
- Lancher, W. 2003. *Physiological plant ecology* 4<sup>th</sup> ed. Springer, Germany. 231 p.
- Levitt, J. 1980. *Response of plants to environmental stresses water, radiation, salt and other stresses*. 2a. ed. Vol II. Academic. New York.
- May, L. H., and F. Milthorpe L. 1962. Drought resistance of crop plants. *Field Crop Research* 15:171-179.
- Morgan, M. J. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Annuals Plant Physiology* 35:299-319.
- Munnén, B. S. and L. Alegre. 2004. Die and let live: leaf senescence contributes to plants survival under drought stress. *Functional Plant Biology* 31:203-216.
- Nielsen, C. D. and N. Nelson O. 1998. Black bean sensitivity to water stress at various growth stages. *Crop Science* 38:422-427.

- Palta, J. A., T. Kobata, N. Turner C., and I. Fillery R. 1994. Remobilization of carbon and nitrogen in wheat as influenced by postanthesis water deficits. *Crop Science* 34:118-124.
- Parsons, L. R., and T. Howe K. 1984. Effects of water stress on the water relations of *Phaseolus vulgaris* and the drought resistant *Phaseolus acutifolius*. *Plant Physiology* 60:197-202.
- Passioura, J. B. 2002. Environmental plant biology and crop improvement. *Functional Plant Biology* 29:537-546.
- Quizenberry, J. E. 1987. Mejoramiento de la planta para la resistencia a la sequía y el aprovechamiento del agua. *In: Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables.* Christianse N M, and C.Lewi F. (eds) Limusa México. pp: 233- 256.
- Ramírez V. P., and J. A. Acosta G. 1994. Factores abióticos que afectan la productividad del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con énfasis en la sequía: *In: Diversidad genética y patología del frijol.* Pérez, M. J., R. Ferrera C., R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp: 52-68.
- Ramírez, V. P., and J. Kelly D. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Ramírez, P. V. 1992. Identification and estimation of heretabilities of drought related resistance traits in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis doctoral, Michigan State University. East Lansing, Michigan.
- Rosales S. R., P. Ramírez V., J. A. Acosta G., F. Castillo G., and J. Kelly D. 2000. Rendimiento de grano y tolerancia a la sequía del frijol común en condiciones de campo. *Agrociencia* 34:153-165.
- SAGARPA (Secretaría de Agricultura, Ganadería, Desarrollo rural, Pesa y Alimentación. 2007. Servicio de información Agroalimentaria y Pesca. [www.sian.sagarpa.gob.mx](http://www.sian.sagarpa.gob.mx).
- Saini, H. S., and M. Westgate E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Samper, C. M and W. Adams. 1985. Geometric mean of stress and control yield as a selection criterion for drought tolerance. *Annual Report of bean improvement cooperative* 28:53-54.
- Sánchez, C. 2003. Acuaporinas: proteínas mediadoras del transporte de agua. *Colombia Médica* 34(4):220-227.
- Schneider, A. K., R. Rosales S., P. Ibarra F., E. Cazares B., J. A. Acosta G., P. Ramírez V., N. Wassimi, and J. Kelly D. 1997. Improving common bean performance under drought stress. *Crop Science* 37:43-50.
- Schussler, J. R., and E. Westgate M. 1988. Relationship between water deficits, photosynthesis and kernel number in maize. *Plant Physiology Supplement* 86:75.
- Schwartz, H. F., and A. M. Pastor C. 1989. Bean production problems in the tropics. 2<sup>nd</sup> ed. CIAT, Cali Colombia. 726 p.
- Sexana, C. M., S. Silim N., and B. Singh K. 1990. Effect of supplementary irrigation during reproductive growth on winter and spring chickpea (*Cicer arietinum*) in a Mediterranean environment. *Journal Agricultural Science* 114:285-293.
- Singh, S. P., and J. White. 1988. Breeding common beans for adaptations to drought conditions. *In: G. Hoogenboom, F. Ibarra, P. Singh S., W. White J., and S. Zuluaga, (eds.) Research on Drought Tolerance in Common Beans.* Working document No. 41. Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT). Cali Colombia.
- Slater, A., N, and S. Fowler M. 2003. *Plant Biotechnology the Genetic Manipulation of Plants.* Oxford New York. 346 p.

- Slatyer, R. O. 1969. Physiological significance of internal water relations to crop yield. *In*: Eastin, J. D., A. Sullivan F., and H. M. Van Bavel C. (Eds.) *Physiological Aspects of Crop Yield*. American Society of Agronomy, Madison, Wisconsin. Pp. 53-83.
- Stanhill, G. 1986. Water use efficiency. *Advances in Agronomy* 39:53-83.
- Steudle, E. 2000. Water uptake by root: effects of water deficit. *Journal Experimental Botany* 51(350):1531-1542.
- Subbarao, G. V., C. Johanse, A. Slinkard E., R. Nageswara Rao C., N. Saxena P. and Y. Chauhan S. 1995. Strategies for improving drought tolerance in grain legumes. *Crit Rev Plant Sciece*14:469-523.
- Turner, C. N., G. Wright C. and H. Siddque M. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.
- Turner, N. C. 1997. Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy* 58:293-339.
- Turner, N. C. 1979. Drought resistance and adaptation to water deficits in crop plants- in stress physiology in crop plants. (Mussell H. and R. Staples C. Eds). Pp. 343-372.
- Turner, N. C. 1986. Crop water deficits: a decade of progress. *Advances in Agronomy* 39:1-15.
- Vieira, R. D., M. Tekrony D., and B. Egli D. 1992. Effect of drought and defoliation stress in the field on soybean seed germination and vigor. *Crop Science* 32:471-475.
- Wright, G. C., T. Hubick K., and D. Farguhar G. 1991. Physiological analysis of peanut cultivar response to timing and duration of drought stress. *Australian Journal Agricultural Research* 42:453-470.
- Yu, G. R., Q. Wang F. and J. Zhuang. 2004. Modeling the water use efficiency of soybean and maize plants under environmental stresses: application of a synthetic model of photosynthesis-transpiration based on stomatal behavior. *Journal of Plant Physiology* 161:303-318.
- Zhang, J., X. Sui, B. Li, B. Su, J.Li, and D. Zhou. 1998. An improved water-use efficiency for winter wheat grow under reduced irrigation. *Field Crop Research* 59:91-98.
- Zinselmeier, C., E. Westgate M., and J. Jones R. 1995. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. *Crop Science* 35:158-163.
- Zyalalov, A. 2004. Water flows in higher plants: physiology, evolution, and system analysis. *Russian Journal Plant Physiology* 51(4):547-555.

## **CAPÍTULO 3**

### **SELECCIÓN DE LÍNEAS DE FRIJOL RESISTENTES A SEQUÍA CON MARCADORES AGRONÓMICOS Y FISIOLÓGICOS**

#### **DRY BEAN LINES SELECTION DROUGHT RESISTANT WITH AGRONOMIC AND PHYSIOLOGICAL MARKERS**

##### **RESUMEN**

La sequía limita fuertemente el rendimiento de frijol en México, para enfrentar sus efectos los genotipos tolerantes a la sequía son una estrategia útil. Para identificar líneas de frijol con marcadores agronómicos y fisiológicos, con alto rendimiento en ausencia de sequía, sanidad y respuestas diferenciales a la sequía, se establecieron experimentos en Tecámac, estado de México, con 95 líneas derivadas de la cruza AC1028 x Pinto Sierra, con riego en el verano de 2003; y con 44 líneas seleccionadas en 2003, en experimentos conducidos en riego y sequía, en el verano de 2004. En los experimentos de 2003 se evaluaron rendimiento e incidencia de antracnosis, y en 2004 se midieron además, las características siguientes: componentes de rendimiento; días a floración y madurez fisiológica; índice de cosecha y biomasa del vástago y total; tasas de llenado de grano, biomasa y semilla en el ciclo; la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa; el porcentaje de amarre (de fertilidad de vaina y semilla), reproductivo, de susceptibilidad a la sequía; media geométrica y porcentaje de reducción del rendimiento. Se identificaron líneas con rendimiento alto en ausencia de sequía, sanidad alta y tolerancia a la sequía diferencial, mediante marcadores agronómicos y fisiológicos integrados en los componentes de eficiencia productiva (nueve características) y de resistencia a

sequía (dos características), ambos definidos por el análisis de componentes principales. Todos los grupos fueron afectados negativamente por la sequía en madurez fisiológica, peso de grano y de biomasa (vástago y total) y tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo. Se demostró la eficiencia de la selección de germoplasma para sequía con base en un grupo amplio de características, y que los métodos de análisis que combinan un gran número de características en índices simples son una estrategia útil en la selección de germoplasma para características complejas, como el rendimiento en sequía.

**Palabras claves:** *Phaseolus vulgaris*, resistencia a sequía, marcadores fisiológicos y agronómicos.

### ABSTRACT

Dry bean production is strongly affected by drought, to overcome its effects drought-resistant genotypes are an useful approach. To identify high yielding and healthy common bean lines with differential responses to drought, a set of experiments were carried out in Tecámac, state of México, with a set of 95 lines derived from the cross AC1028 X Pinto Sierra, with irrigation in the summer of 2003; and with a set of 44 selected lines selected in 2003, in replicated experiments under drought and irrigation during the summer of 2004. Yield and anthracnose incidence were measured in the experiments of 2003; in addition to both traits, in 2004 were evaluated the following traits: yield components; days to flowering and physiological maturity; harvest index, and shoot and total biomass; rates of seed filling, dry matter accumulation, and seed growth in the growing cycle; relative sink strength; indexes of fertility (pod and seed), reproductive, and drought susceptibility; geometric mean, and yield reduction percentage. High yielding and healthy lines under drought stress, as well as with differential drought resistance were identified, with agronomic and physiological markers integrated in a productivity efficiency component (combining nine traits), and a drought resistance component (combining two traits), both defined by principal component analysis. All groups were affected negatively by drought in the traits: days to physiological maturity; weight of seed and biomass (shoot and total); and biomass growth rate in the cycle. It was shown the efficiency of the selection of drought-resistance lines based on a set of traits, and that methods of analysis combining large number of

traits in single indexes are an useful approach to select germplasm for complex traits, such as yield under drought.

**Key words:** *Phaseolus vulgaris*, drought-resistance, agronomic and physiological markers.

## INTRODUCCIÓN

La productividad del frijol es afectada por diversos tipos de estrés abiótico. Cuando se cultiva sin riego, la falta de agua destaca por su importancia biológica y agronómica, ya que causa fluctuaciones estacionales en el rendimiento y baja productividad. La deficiencia de agua da lugar a la sequía, que meteorológicamente se define como un período sin lluvia significativa (May y Milthorpe, 1962) y agronómicamente como cualquier período en el ciclo de vida de las plantas cultivadas en el que ésta deficiencia de agua en la planta y en el suelo afectan su crecimiento y desarrollo (Quizenberry, 1987); cuando los períodos de sequía inciden durante la etapa reproductiva, puede ocurrir la pérdida total de la producción.

En México, la sequía es el factor ambiental que más limita la producción de frijol, ya que 90 % de 1.7 millones de hectáreas sembradas anualmente con ésta especie, es cultivado en condiciones de temporal; más de 60 % de esa superficie se encuentra en el altiplano semiárido del norte del país, región en donde la incidencia de la sequía es frecuente, debido a que las lluvias son generalmente escasas y erráticas (Adams *et al.*, 1985), lo que aunado a los suelos de baja fertilidad con baja capacidad de retención de humedad (Ramírez y Acosta, 1994) ocasionan déficit hídrico en diferentes etapas del desarrollo del cultivo (Adams *et al.*, 1985) y limitan su rendimiento (Rosales *et al.*, 2001). Dependiendo de la intensidad, la etapa de desarrollo en que incide y la duración de la sequía, se puede reducir el rendimiento en 78 % o más (Acosta y Kohashi, 1989), ya que la falta de agua afecta a cada uno de los componentes del crecimiento y desarrollo de la planta.

Un período prolongado de sequía puede reducir la duración de las etapas fenológicas como floración (Acosta *et al.*, 2003), llenado de grano y madurez (Egli, 2004; Saini y Westgate, 2000), el ciclo biológico de las plantas, el rendimiento por la disminución en el número de vainas por planta, de semillas por vaina, y del peso de grano (Blum, 1996). La etapa reproductiva es altamente vulnerable al déficit de agua (Saini y Westgate, 2000) por el impacto del estrés hídrico sobre el número, tamaño, densidad, calidad biológica y comercial de las semillas. La sequía afecta la acumulación de las sustancias de reserva que son necesarias para la germinación y el crecimiento, como proteínas y carbohidratos; así como, el desarrollo de yemas, el amarre de flores, la proporción de óvulos y granos de polen abortados, la viabilidad de las anteras y granos de polen, (Blum, 1996; Hargurdeep y Westgate, 2000; Rosales *et al.*, 2000). La relación directa entre la abscisión total de estructuras reproductivas con la adaptación a la sequía, la fenología y el rendimiento en frijol no se ha encontrado (Acosta *et al.*, 2003).

En variedades de hábito indeterminado de frijol la fenología puede ser modificada mediante la suspensión temporal de la floración para reducir el efecto negativo de la sequía (Rosales *et al.*, 2000). La mayor precocidad a la floración y a la madurez fisiológica como respuesta a la sequía puede ser importante en la adaptación de las variedades a diferentes niveles de estrés por humedad. Adicionalmente, una mayor disponibilidad de asimilados durante un estrés hídrico en la etapa de floración puede evitar el aborto de granos en más de 70 % (Zinselmeier *et al.*, 1995); por ésta razón, las variedades tolerantes a la sequía podrían ser más eficientes que las variedades susceptibles, en la producción de fotoasimilados y en su translocación hacia la semilla (Rosales *et al.*, 2000).

Dado que el rendimiento de semilla puede ser afectado por la inhibición tanto de la fotosíntesis como de la removilización de asimilados del tallo y hojas hacia la semilla por el efecto de la sequía (Westgate y Boyer, 1986; Ouattar *et al.*, 1987; Kobata *et al.*, 1992; Vieira *et al.*, 1992), el índice de cosecha puede ser útil en la selección para tolerancia a sequía (Schneider, *et al.*, 1997), así como la relación entre las tasa de llenado de grano y la de acumulación de biomasa  $\geq 1$ , que determina altas tasas de translocación y removilización de asimilados durante la etapa reproductiva (Scully y Wallace, 1990). Por el contrario, una fuente de asimilados escasa después

de la fecundación y el llenado de grano, puede limitar el desarrollo celular, reducir la tasa de crecimiento y afectar el tamaño de la semilla (Egli *et al.*, 1989).

El uso de variedades tolerantes al estrés hídrico es económico y práctico, por su capacidad para reducir los efectos negativos de éste sobre el rendimiento (Ramírez y Kelly, 1998). Hasta hoy, el mejoramiento genético para tolerancia a factores abióticos ha considerado al rendimiento como criterio fundamental de selección, ya que se considera que en él se integra y se refleja el efecto acumulado del ambiente sobre el genotipo durante el ciclo biológico (Ramírez y Acosta 1994). La selección de germoplasma de leguminosas para tolerancia a sequía se ha basado en criterios de selección empíricos (Turner *et al.*, 2001) e individuales, como el menor diferencial de rendimiento entre riego y sequía (Blum, 1973), el rendimiento potencial (Richards, 1982), el índice de susceptibilidad a la sequía (Fischer y Maurer, 1978) y la media geométrica (Samper y Adams, 1985).

En el proceso de selección de germoplasma pueden ser útiles los marcadores fisiológicos y fenológicos como la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa (Ramírez y Kelly, 1998), el ajuste de la floración (Rosales *et al.*, 2000) y la madurez fisiológica en relación a la disponibilidad de humedad y temperatura, así como la alta producción y en la distribución de biomasa (Azcon y Talon, 1996) en la obtención de variedades de frijol tolerantes a la sequía si son considerados durante el proceso de selección. Se han realizado evaluaciones de cultivares de frijol para tolerancia a sequía en Colombia (Singh, 1995), México (Acosta y Adams, 1991; Acosta y Kohashi, 1989) y EE.UU. (Ramírez y Kelly, 1998); estas pruebas han tenido como base germoplasma de origen y antecedentes genéticos diferentes (Schneider *et al.*, 1997; Ramírez y Kelly, 1998; Rosales *et al.*, 2004; y Kohashi *et al.*, 2002), variedades con hábito y fenología distintos (Acosta *et al.*, 2004) e inclusive variedades de diferentes orígenes raciales (Terán y Singh, 2002), mientras que estudios con progenies emparentadas de origen común, dirigidos a la selección de familias recombinantes o líneas puras tolerantes a la sequía son escasos.

Debido a que la sequía tiene un efecto directo sobre el rendimiento e interacciona fuertemente con otros factores ambientales abióticos (altas temperaturas y salinidad del suelo) y bióticos

(plagas y enfermedades), para determinar la producción de un cultivo, es agronómicamente relevante establecer el efecto del déficit hídrico en la morfología, fenología y fisiología del germoplasma de frijol en el proceso de selección, ya que la tolerancia a la sequía es determinada por un gran número de características que necesitan ser integradas y tomadas en cuenta durante el proceso de selección de germoplasma. Aunque hasta el momento la selección para tolerancia a sequía se ha realizado con base en un número reducido de características simples, generalmente sin asociación directa con el rendimiento, la selección de germoplasma tolerante debería considerar la mayor cantidad posible de características morfológicas, fisiológicas y fenológicas, sobre todo de aquellas que han mostrado estar asociadas con las respuestas bajo sequía.

En la integración de múltiples características en variables simples no correlacionadas, el análisis de componentes principales podría ser útil (Dallas, 2000) y de gran ayuda para la selección de germoplasma con diferentes grados de tolerancia, con base en numerosos atributos de importancia agronómica, así como un alto rendimiento.

El objetivo de ésta investigación fue seleccionar líneas de frijol emparentadas de alto rendimiento potencial, con sanidad y diferentes grados de tolerancia a la sequía, con base en marcadores agronómicos y fisiológicos.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

La selección de germoplasma se hizo durante los años 2003 y 2004, en la estación experimental del Colegio de Postgraduados de Tecámac, Edo. de México, localizada a 19° 43' latitud N y 98° 56' de longitud W, con altitud de 2300 m. El clima predominante es seco BSK'W(w)(i'), con veranos frescos y lluviosos; temperatura media anual de 12 a 19 °C y precipitación anual de 563 mm (García, 1988).

Las variedades comerciales (T<sub>1</sub>= Pinto Villa, T<sub>2</sub>= Bayo Madero, T<sub>3</sub>= Pinto Texcoco, T<sub>4</sub>= Pinto Americano, T<sub>5</sub>= Bayomex); junto con 95 líneas derivadas de familias F<sub>3</sub> e incrementadas siete generaciones (2003), provenientes de la cruce de los progenitores AC1028 x Pinto Sierra (Ramírez y Kelly, 1998), adaptadas a los Valles Altos y seleccionadas a partir de 1992 por el Programa de Frijol de la Especialidad de Genética, del Instituto de Recursos Genéticos y

Productividad, en el Colegio de Postgraduados. En la primera etapa de selección (primavera-verano 2003) se evaluaron el rendimiento y la incidencia de antracnosis (*Colletotrichum lindemuthianum* Sacc. & Magn.), bajo condiciones de temporal y riego suplementario (siembra etapa vegetativa y etapa reproductiva).

En la segunda etapa (primavera-verano 2004) se evaluaron 44 líneas S<sub>8</sub> seleccionadas en la primera etapa y cinco variedades comerciales (T<sub>1</sub>= Pinto Villa; T<sub>2</sub>= Flor de mayo; T<sub>3</sub>= Bayomex; T<sub>4</sub>= Pinto Texcoco y T<sub>5</sub>= Bayo Madero), se establecieron dos experimentos uno en condiciones de riego y otro con sequía durante la etapa reproductiva. En este año ocurrió una incidencia severa de antracnosis y de enfermedades de la raíz, por lo que en una selección preliminar se eliminaron 19 líneas del análisis para tolerancia a sequía, y la selección final con marcadores morfológicos y fisiológicos se hizo únicamente en 25 líneas, con el objeto de evitar el sesgo por enfermedades en la estimación del índice de susceptibilidad a la sequía. En 25 líneas S<sub>9</sub> seleccionadas en la etapa anterior y cinco variedades comerciales utilizadas como testigos, fueron evaluadas en 21 características, las que para su consideración en la selección de líneas se integraron y simplificaron en forma de variables no correlacionadas mediante el análisis de componentes principales (CP).

En ambas etapas la parcela experimental consistió de dos surcos de tres m de largo y 0.75 m de ancho, con una población aproximada de 133 000 plantas ha<sup>-1</sup>, se fertilizó con la fórmula 40-40-00; el control de maleza se hizo en forma manual y química con herbicida (IA: Fomesafen; marca comercial Flex; Syngenta), aplicando 0.75 L ha<sup>-1</sup>. Se evaluaron las características días a inicio de floración (DIF); días a madurez fisiológica (DMF); período de llenado de grano (PLLG); la selección para tolerancia a antracnosis en éste grupo de líneas fue necesaria debido a que ésta enfermedad es una de las de mayor distribución y más destructivas para el cultivo del frijol, éste grupo de material genético es muy susceptible a *Colletotrichum lindemuthianum* Sacc. & Magn. (ANT) se calificó con base en la escala de 0 = 10, 1 = 20, 2 = 30, 3 = 40, 4 = 50, 5 = 60, 6 = 70, 7 = 80, 8 = 90 y 9 = 100 %; las calificaciones se transformaron con la función arcoseno (y)<sup>1/2</sup> para su análisis.

En cinco plantas individuales con competencia completa se evaluaron los componentes de rendimiento peso de grano por planta (RG) en gramos (g); número potencial de vainas por planta (NPV), normales y vanas; número potencial de semillas (NPS), normales y abortadas; peso de 100 semillas (P100S), en una muestra de ocho repeticiones de 100 semillas tomadas al azar; biomasa de vástago por planta (BV) y biomasa total en gramos (g). Con base en los datos de fenología, biomasa y rendimiento, se calcularon el índice de cosecha (IC) = rendimiento económico/ rendimiento biológico, la tasa de crecimiento biomasa en el ciclo (TCBC = MS/DMF), la tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (TCSC = RG/DMF), la tasa de llenado de grano (TLLG = RG/PLLG), la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa (RLLGB = TLLG/TCBC); y se obtuvieron los porcentajes de amarre de semilla (PAS = NSN/NPS) y vaina (PAV = NVN/NPV) y la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano (POLLG = PLLG/DMF).

La susceptibilidad a la sequía se determinó con el índice de Fisher y Maurer (1978), que utiliza el promedio de rendimiento de todas las líneas evaluadas en ambas condiciones de humedad, en la ecuación siguiente:

$$IIS = [1 - (R_S/R_{RS})]$$

donde, IIS = índice de intensidad de sequía,  $R_S$  = promedio general de rendimiento en sequía o seco y  $R_{RS}$  = promedio general de rendimiento en riego o con riego suplementario. Con el IIS, el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) para cada línea se calculó de la siguiente manera:

$$ISS_i = [1 - (R_{Si}/R_{RSi})]/IIS$$

donde,  $ISS_i$  = índice de susceptibilidad a sequía de la  $i$ -ésima línea,  $R_{Si}$  = rendimiento promedio en sequía de la  $i$ -ésima línea,  $R_{RSi}$  = rendimiento promedio en riego para la  $i$ -ésima línea. Valores  $> 1$  indican susceptibilidad y  $< 1$  tolerancia.

La media geométrica (MG) de rendimiento (Samper y Adams, 1985) se calculó con base en el rendimiento de cada genotipo en ambas condiciones de humedad, mediante la ecuación:

$$MG_i = (R_{Si} \cdot R_{RSi})^{1/2}$$

donde,  $MG_i$  = media geométrica de la  $i$ -ésima línea; y  $R_{Si}$  y  $R_{RSi}$  definidas con anterioridad.

El porcentaje de reducción de rendimiento (PR) para cada línea fue calculado mediante la ecuación:

$$PR_i = [1 - (R_{Si} / R_{SRi})] * 100$$

donde,  $PR_i$  = porcentaje de reducción de la  $i$ -ésima línea; y  $R_{Si}$  y  $R_{RSi}$  descritas anteriormente.

En la primera fase, dos características se analizaron con un modelo de bloques al azar con 100 tratamientos y dos repeticiones por la pérdida de una de las repeticiones. En la segunda fase, para definir los grupos de líneas tolerantes y susceptibles a la sequía basados en 21 características, se hizo un análisis de componentes principales. Las diferencias entre grupos a través de ambientes se probaron con un análisis de variación combinado de experimentos repetidos en dos ambientes (riego y sequía), cada uno establecido con base en un diseño de bloques al azar con 30 tratamientos y tres repeticiones. La comparación entre medias se realizó con base en Duncan ( $\alpha \leq 0.05$ ). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS ver 8.1 (SAS, 2000).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **PRIMERA ETAPA DE SELECCIÓN DE GERMOPLASMA**

La incidencia de la antracnosis guardó una relación directa con las líneas; y la etapa reproductiva en la cual fueron más susceptibles, ya que en algunas líneas el rendimiento no fue afectado, en contraste con lo ocurrido con la calidad de la semilla, que fue severamente dañada en algunas de las líneas; estos resultados coinciden con los de (De la Torre, 1994); los daños por antracnosis pueden ir desde el manchado del grano hasta la destrucción completa de la planta y de las vainas, dependiendo de la etapa y severidad del ataque, sobre todo cuando las condiciones ambientales de humedad relativa ( $> 95\%$ ) y temperatura ( $13-26^\circ\text{C}$ ) favorecieron su incidencia, como ocurrió en el ciclo (primavera-verano 2003) y en éste grupo de germoplasma. Con base en la

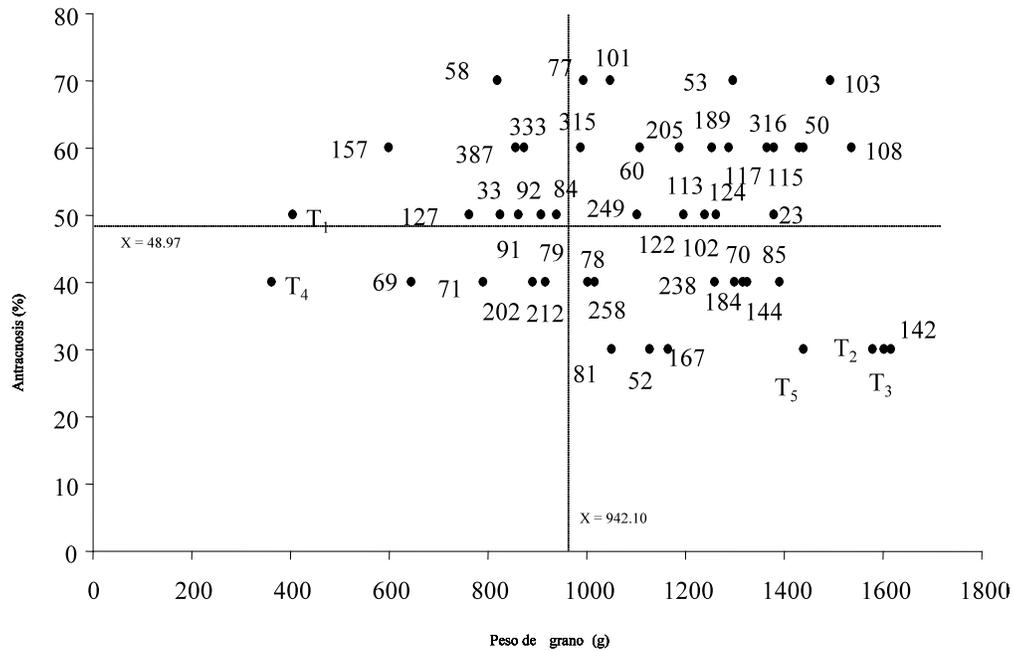
producción de grano y la susceptibilidad de antracnosis, se identificaron 44 líneas S<sub>8</sub> provenientes de seis grupos familiares distintos, con alta producción de grano y reacción a *C. lindemuthianum* entre 30 y 70 %, que se presentan en la Figura 1.

De éste grupo de líneas, en el cuadrante I se agruparon nueve con alto grado de incidencia de la enfermedad y rendimientos menores que el promedio (48.97); 20 líneas con una alta incidencia de antracnosis y con peso de grano mayor o igual que el de las variedades comerciales se ubicaron en el cuadrante II; 11 líneas con baja incidencia de *C. lindemuthianum* y alto rendimiento se localizaron en el cuadrante III; y en el cuadrante IV se ubicaron cuatro líneas con rendimientos menores al promedio y baja incidencia de *C. lindemuthianum*. Los testigos más afectados por el patógeno y con menor peso de grano fueron Pinto Villa (T<sub>1</sub>) y Pinto Americano (T<sub>4</sub>) y los tolerantes a la antracnosis con mayor peso de grano fueron Bayomex (T<sub>5</sub>), Bayo Madero (T<sub>2</sub>) y Pinto Texcoco (T<sub>3</sub>).

La presencia de antracnosis no afectó directamente el peso de grano, aunque ésta enfermedad se presentó durante la etapa reproductiva, sin embargo, el manchado del grano afectaron la calidad comercial (Agarwal y Sinclair, 1997; De la Torre, 1994), lo que redujo su valor (Basra, 1994; Navarrete y Moreno, 1994).

I

II



IV

III

Figura 1. Peso de grano en ausencia de sequía y susceptibilidad a la antracnosis de 44 líneas S<sub>8</sub> y cinco testigos comerciales en Tecámec, Edo, México, 2004; T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Bayo Madero, T<sub>3</sub> = Pinto Texcoco, T<sub>4</sub> = Pinto Americano, y T<sub>5</sub> = Bayomex.

## SEGUNDA ETAPA DE SELECCIÓN DE GERMOPLASMA

Con el objeto de seleccionar líneas con base en el mayor número de características de la planta, se realizó un análisis de componentes principales con 21 características, en el que los cuatro primeros componentes explicaron 81.7 % de la varianza total y sólo los dos primeros acumularon 59.1 % de la variación (Cuadro 1).

Cuadro 1. Proporción de la varianza global, vectores y valores propios de los cuatro primeros componentes principales, con base en 21 características de 25 líneas con diferente tolerancia a la sequía y cinco testigos de frijol.

Característica	‡CP <sub>1</sub>	CP <sub>2</sub>	CP <sub>3</sub>	CP <sub>4</sub>
Número total de semillas	<b>0.296991</b>	0.000228	-0.02593	-0.006444
Número total de vainas	<b>0.269554</b>	-0.125084	0.111763	0.050181
Peso de grano (g) †	<b>0.317254</b>	0.103028	0.110681	0.041663
Peso de 100 semillas (g)	-0.035670	0.109540	0.264874	0.169047
Biomasa de vástago (g)	<b>0.231105</b>	-0.328922	0.198549	0.013328
Biomasa total (g)	<b>0.310005</b>	-0.096770	0.165794	0.032380
Antracnosis (%) £	0.077227	-0.008725	<b>-0.393743</b>	0.041698
Días a inicio de floración (d) ℓ	0.212410	-0.265678	-0.272945	-0.020329
Días a madurez fisiológica (d)	0.147958	-0.154171	-0.000388	0.418416
Período de llenado de grano (d)	-0.110022	0.168973	0.334001	0.449711
Porcentaje de amarre de semilla	0.051590	<b>0.334253</b>	-0.227597	0.116859
Porcentaje de amarre de vaina	0.204748	0.326839	-0.109798	0.124222
Índice de cosecha	0.101157	<b>0.500721</b>	-0.098215	0.011551
La proporción del ciclo ocupado para llenado de grano	-0.175623	0.240040	<b>0.342742</b>	0.274664
Tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (g·d <sup>-1</sup> )¶	<b>0.314061</b>	0.128185	0.104805	-0.004304
Tasa de llenado de grano (g·d <sup>-1</sup> )	<b>0.323183</b>	0.062627	0.039200	-0.045906
Tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo (g·d <sup>-1</sup> )	<b>0.308517</b>	-0.083240	0.165533	-0.017907
La relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa	0.179911	<b>0.351293</b>	-0.261659	-0.139701
Media geométrica (g)	<b>0.290168</b>	0.042635	0.040334	0.151224
Porcentaje de reducción (%)	0.045778	0.115574	0.304599	<b>-0.476553</b>
Índice de susceptibilidad a la sequía	0.006251	0.168672	0.321445	<b>-0.458085</b>
Valores propios	9.14	3.27	2.48	2.26
Variación explicada (%)	43.53	15.58	11.82	10.80
Variación acumulada (%)	43.53	59.12	70.94	81.74

‡CP = componente principal CP<sub>1</sub> = eficiencia productiva, CP<sub>2</sub> = eficiencia fisiológica, CP<sub>3</sub> = eficiencia reproductiva, CP<sub>4</sub> = tolerancia a sequía. † = gramos, ℓ = días, £ = porcentaje, ¶ = gramos por día.

El CP<sub>1</sub> (denominado de eficiencia productiva) estuvo determinado principalmente por cuatro índices de eficiencia (tasas de llenado grano, tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo y la media geométrica), dos características morfológicas (biomasa total y biomasa del vástago), tres componentes del rendimiento (número total de semillas, peso de grano por planta y número total de vainas) y explicó 43.5 % de la variación total; el CP<sub>2</sub> (denominado de eficiencia fisiológica) se integró mayormente con el índice de cosecha, el porcentaje de amarre de semilla y la relación entre las tasas de llenado de grano y la acumulación de biomasa, y explicó 15.5 % de la variación total; el CP<sub>3</sub> (denominado de eficiencia reproductiva) se asoció con la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano y antracnosis y explicó 11.8 % de la variación total; y el CP<sub>4</sub> (denominado de tolerancia a sequía) estuvo determinado por el índice de susceptibilidad a la sequía y el porcentaje de reducción por sequía, y explicó 10.8 % de la variación total.

Para una eficiente selección de germoplasma se consideró necesario involucrar el mayor número de características asociadas con la tolerancia a sequía y rendimiento, las que se integraron en los componentes principales uno y cuatro. Con este fin se elaboró una gráfica de dispersión de las líneas con base en los componentes de eficiencia productiva (CP<sub>1</sub>) y tolerancia a sequía (CP<sub>4</sub>) que integran diferentes características individuales asociadas con ambos índices globales de interés agronómico (Figura 2), ambos componentes explicaron en conjunto 54.33 % de la variación total.

Con base en la distribución espacial de las líneas fue posible distinguir cuatro grupos de genotipos con diferentes características de tolerancia a sequía y eficiencia productiva. En dirección de izquierda a derecha, en el cuadrante I (grupo D) se localizaron cuatro líneas y dos variedades comerciales susceptibles a la sequía ( $\bar{x}_{ISS} = 1.3$ ) con menor potencial de rendimiento; en el Cuadrante II (grupo C) se ubicaron ocho líneas y una variedad comercial con mayor eficiencia productiva y susceptibilidad al estrés hídrico ( $\bar{x}_{ISS} = 1.2$ ), que se caracterizaron por su mayor peso de grano en condiciones de riego y severa reducción en su rendimiento bajo estrés;

en el cuadrante III (grupo A) se ubicaron seis líneas tolerantes a la sequía con alta eficiencia productiva, que presentaron una reducción de peso de grano mínima en condiciones limitantes de humedad y baja susceptibilidad a la sequía ( $\bar{x}_{ISS} = 0.60$ ); y en el cuadrante IV (grupo B) se encontraron siete genotipos y dos testigos comerciales tolerantes a la sequía con baja eficiencia productiva y baja susceptibilidad a la sequía ( $\bar{x}_{ISS} = 0.86$ ). Las variedades testigo Pinto Villa ( $T_1$ ), Bayomex ( $T_3$ ), Pinto Texcoco ( $T_4$ ) y Bayo Madero ( $T_5$ ) presentaron baja eficiencia productiva. La variedad Bayomex ( $T_3$ ), de hábito determinado fue la más precoz, característica que posiblemente le permitió evadir el efecto de la sequía; Bayo Madero ( $T_5$ ) y Pinto Texcoco ( $T_4$ ) son de hábito de crecimiento III y presentan otro tipo de respuesta a la falta de agua; las líneas evaluadas mostraron hábito de crecimiento tipo II.

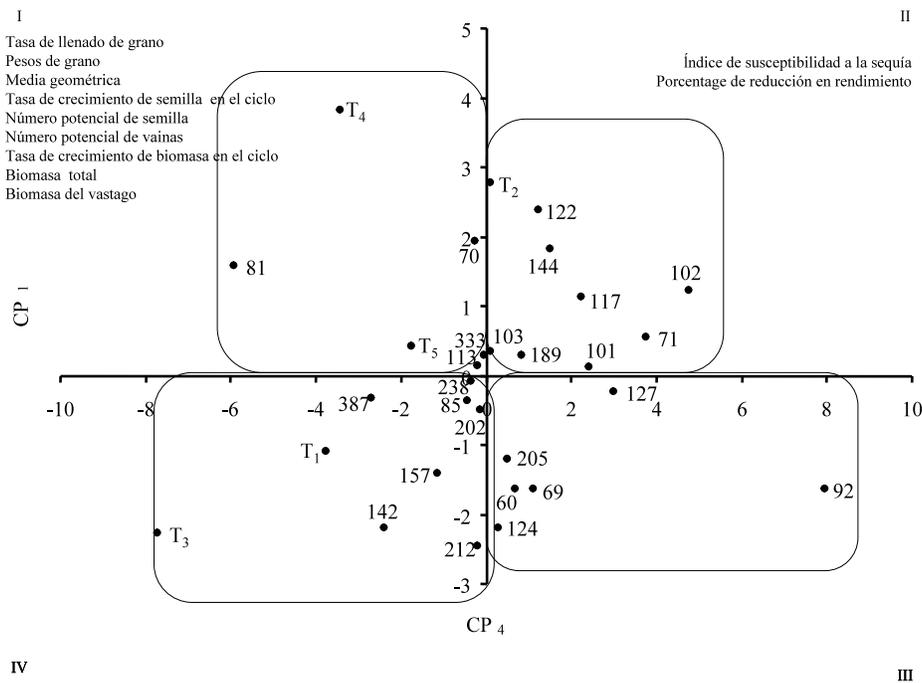


Figura 2. Distribución de 25 líneas de frijol con tolerancia a sequía contrastante y de cinco testigos comerciales, con base en los componentes de eficiencia productiva (CP<sub>1</sub>) y tolerancia a sequía (CP<sub>4</sub>); T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex, T<sub>4</sub> = Pinto Texcoco, y T<sub>5</sub> = Bayo Madero.

La amplia variación del germoplasma en ambos indicadores, permitió la identificación de líneas con capacidades tanto de tolerancia a sequía como de alta eficiencia productiva, así como líneas susceptibles a la sequía y alto potencial productivo, características útiles para condiciones de

humedad no restrictiva. Las líneas tolerantes a la sequía con base en los componentes de eficiencia productiva y resistencia a sequía fueron las denominadas 60, 69, 92, 124, 127 y 205, que correspondieron a tres grupos familiares diferentes, aunque éstas líneas no tuvieron la máxima eficiencia productiva, su potencial se equipara al de los mejores testigos ( $T_1$  = Pinto Villa,  $T_2$  = Flor de mayo,  $T_5$  = Bayo Madero); las líneas susceptibles fueron las denominadas 71, 101, 102, 103, 117, 122, 144 y 189; las líneas correspondieron a cuatro grupos familiares. Los resultados muestran que es posible integrar las características asociadas con alto rendimiento y con la tolerancia a la sequía en líneas individuales, aunque los rendimientos potenciales no son los máximos posibles dentro del grupo poblacional.

La hipótesis de que los grupos de líneas tolerantes y susceptibles difieren en sus características morfológicas, fenológicas y fisiológicas se evaluó con los análisis de variación combinados y simples por ambiente, que mostraron el efecto generalizado de reducción en el peso de grano en todas las líneas evaluadas debido a la sequía; sin embargo, los grupos de líneas susceptibles y tolerantes tanto de alta como de baja eficiencia productiva fueron afectados diferencialmente por la sequía. Las líneas del grupo A (tolerantes y alta eficiencia productiva) fueron menos afectadas (22.75 %) que las de los grupo C (susceptible y alta eficiencia productiva) (46.73 %); y el grupo D (susceptible y baja eficiencia productiva) mostró una reducción de 49.82 % y el grupo B (resistente y baja eficiencia productiva) tuvo una reducción de (32.46 %), (Cuadro 2); aunque la reducción es significativa sobre todo en los grupos susceptibles, el porcentaje de reducción por sí mismo no es un indicador útil de tolerancia a sequía (Ramírez y Kelly, 1998).

Cuadro 2. Peso de grano, reducción por sequía, media geométrica e índice de susceptibilidad a sequía en grupos varietales tolerantes y susceptibles.

Características	Grupos			
	A	B	C	D
Peso de grano (g)†	22.85 <sup>a</sup>	16.73 <sup>b</sup>	23.27 <sup>a</sup>	17.31 <sup>b</sup>
Reducción por sequía (%)‡	22.75 <sup>b</sup>	32.46 <sup>ab</sup>	46.73 <sup>a</sup>	49.82 <sup>b</sup>
Media geométrica (g)	123.15 <sup>a</sup>	80.06 <sup>c</sup>	108.15 <sup>b</sup>	82.70 <sup>c</sup>
Índice de susceptibilidad a sequía	0.60 <sup>b</sup>	0.86 <sup>ab</sup>	1.24 <sup>a</sup>	1.3 <sup>a</sup>

Grupo A = tolerante a sequía con alta eficiencia productiva, grupo B = tolerante a sequía con baja eficiencia productiva, grupo C = susceptible a sequía con alta eficiencia productiva, grupo D = susceptibles a sequía con baja eficiencia productiva. Medias con la misma letras dentro de hileras no presentan diferencias significativas Duncan ( $P \leq 0.05$ ). † = gramos, ‡ = porcentaje.

La menor reducción del peso de grano del grupo tolerante resultó de una respuesta a través de los diferentes niveles de estrés hídrico (riego y sequía) en comparación con el grupo susceptible que redujo drásticamente la producción de grano en condiciones de sequía, éstos resultados concuerdan con los de Acosta y Kohashi (1989); Ramírez y Kelly (1998) en el efecto negativo de la sequía sobre el rendimiento dependiendo de la variedad, así como de la etapa de incidencia e intensidad del estrés (Egli, 2004; Saini y Westgate, 2000), en éste estudio la intensidad de la sequía alcanzó (reducción promedio del rendimiento en sequía en relación al riego) 38 %, nivel que es comparable al obtenido por Rosales *et al.* (2000) de 43 %, pero no al de 78 % obtenido por Ramírez y Kelly (1998).

Con base en el grado de susceptibilidad a sequía (ISS) se identificaron dos grupos: uno tolerante a la sequía, con alta y baja eficiencia productiva, con líneas de ISS menores a 1 ( $\bar{x}_{ISS} = 0.73$ ) y otro susceptible a la sequía, con alta y baja eficiencia productiva, con líneas de ISS mayores a 1 ( $\bar{x}_{ISS} = 1.27$ ) (Cuadro 2). El grupo A (líneas tolerantes de alta eficiencia productiva) se caracterizó por una media geométrica mayor (123.15 g), como resultado de su mayor estabilidad en la producción de grano en los dos ambientes de prueba, lo que condujo a un mayor rendimiento bajo sequía; el grupo C (susceptible de alta eficiencia productiva) presentó una media geométrica de 108.15 g y mayor peso de grano por planta en ausencia de sequía. El grupo B (tolerante de baja eficiencia productiva) tuvo una media geométrica de 80.06 g, mientras que el Grupo D (susceptible de baja eficiencia productiva) obtuvo una media geométrica de 82.70 g, las diferencias entre ambos grupos no fueron estadísticamente significativas (Cuadro 2).

De esta manera, los grupos de líneas clasificadas como tolerantes o susceptibles por su respuesta a la sequía, con alta eficiencia productiva medida con base en el ISS y la MG, tienen rendimientos similares estadísticamente en ausencia de estrés. Los resultados confirman la utilidad de ambos índices en la selección de germoplasma resistente a sequía (Ramírez y Kelly, 1998), que pueden ser utilizados en combinación con otros marcadores agronómicos y

fisiológicos en el proceso de selección. En general, los valores altos de la media geométrica están relacionados con altos rendimientos en ambas condiciones de humedad; sin embargo, en éste estudio medias geométricas altas estuvieron asociadas principalmente con la producción de grano en riego. Éstos estimadores pueden ser integrados y utilizados como criterios de selección conjuntamente con otras características, en éste estudio la MG y el ISS fueron características principales en la integración de los componentes de eficiencia productiva (CP<sub>1</sub>) y tolerancia a sequía (CP<sub>4</sub>), respectivamente (Figura 2).

Las diferencias notorias en el caso de las características de madurez fisiológica, número total de semillas, peso de grano, biomasa del vástago, biomasa total y la tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo dentro de ambientes, observadas entre los grupos A y C (alta eficiencia productiva) al igual que en los grupos B y D (baja eficiencia productiva) indican que la integración de los grupos con base en múltiples características fue satisfactoria. Adicionalmente, los grupos respondieron diferencialmente al ambiente, posiblemente como consecuencia de las respuestas de las líneas a la sequía, sobre todo en los atributos de la planta asociados con el rendimiento y con algunos de los índices fisiológicos evaluados.

Los grupos tolerantes y susceptibles de alta eficiencia productiva (A y C) tuvieron días a floración similares tanto en riego como en sequía; sin embargo, los grupos B y D de baja eficiencia productiva fueron ligeramente más precoces en sequía, aunque las diferencias no fueron significativas (Cuadro 3). Los grupos A, B, C y D presentaron diferencias en madurez fisiológica entre ambientes coincide con lo mencionado por (Rosales, *et al.*, 2000, Egli; 2004; Saini y Westgate, 2000); el grupo A fue más tardío en sequía ya que requirió mayor número de días a la madurez fisiológica (113.44 d) que los otros grupos; el efecto de la sequía sobre ésta característica fue menor en el grupo A y C.

El período de llenado de grano e índice reproductivo fueron significativamente iguales en riego para los grupos A, B, C y D; en cambio, la sequía redujo en todos los grupos el índice reproductivo y el número de días de llenado de grano como lo indican (Egli, 2004; Rosales *et al.*, 2000, Saini y Westgate, 2000 ). Los resultados indican que el efecto genético de los grupos es de mayor importancia que el ambiental en la modificación del período de llenado de grano y, por lo

tanto, del índice reproductivo, al menos a la intensidad de sequía obtenida en el estudio (IIS = 38 %).

Cuadro 3. Características fenológicas de grupos varietales tolerantes y susceptibles a la sequía, en riego y sequía.

Característica	Sequía				Riego			
	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D
DIF (d) †	65.38a, <i>a</i>	62.22a, <i>bc</i>	63.88a, <i>ba</i>	60.83a, <i>c</i>	65.00a, <i>a</i>	60.14a, <i>c</i>	63.77a, <i>ab</i>	62.11a, <i>b</i>
DMF (d)	113.44b, <i>a</i>	109.00b, <i>b</i>	110.40b, <i>b</i>	109.00b, <i>b</i>	115.33a, <i>a</i>	114.37a, <i>a</i>	111.29a, <i>a</i>	115.50a, <i>a</i>
PLLG (d)	48.05b, <i>a</i>	46.77b, <i>a</i>	46.51b, <i>a</i>	48.16b, <i>a</i>	50.33a, <i>a</i>	54.22a, <i>a</i>	51.51a, <i>a</i>	53.38a, <i>a</i>
POLLG	0.42a, <i>a</i>	0.42b, <i>a</i>	0.42b, <i>a</i>	0.44b, <i>a</i>	0.43a, <i>c</i>	0.47a, <i>a</i>	0.44a, <i>bc</i>	0.46a, <i>ab</i>

DIF = días a inicio de floración, DMF = días a madurez fisiológica, PLLG = período de llenado de grano, POLLG = la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano. Grupo A = tolerante a sequía con alta eficiencia productiva, grupo B = tolerante a sequía con baja eficiencia productiva, grupo C = susceptible a sequía con alta eficiencia productiva, grupo D = susceptible a sequía con baja eficiencia productiva. Medias con letras iguales entre ambientes no son estadísticamente diferentes; medias con la misma letra (itálica) dentro de cada ambiente no presentan diferencia significativa (Duncan,  $P \leq 0.05$ ). † = días.

Dado que un período de llenado de grano mayor en relación a la duración del ciclo biológico de la planta (índice reproductivo) favorece la acumulación de biomasa en el grano o en los órganos de importancia económica y el incremento del rendimiento, como ocurrió en éste estudio en los grupos tolerantes y susceptibles tanto de alta como de baja eficiencia productiva en riego, posiblemente como consecuencia del alargamiento del ciclo de cultivo, ésta característica sería relevante para la selección de germoplasma en condiciones no restrictivas de humedad.

En los componentes del rendimiento, la sequía afectó sobre todo al grupo C de líneas susceptibles de alta eficiencia productiva, posiblemente a que éste conjunto de líneas presentó mayor número de semillas abortadas, vainas vanas, y menor longitud de vaina. Los componentes de rendimiento fueron diferentes entre los grupos tolerantes (A y B) y los susceptibles (C y D) (Cuadro 4). El rendimiento de semilla en sequía fue mayor en el grupo A (19.70 g/p) que en el grupo C (15.69 g/p); por el contrario, en riego el grupo C y grupo A presentaron mayor peso de grano por planta y sin diferencias estadísticas entre ambos grupos, en tanto que los grupos B y D presentaron menor peso de grano en éste ambiente. La sequía afectó a los cuatro grupos

varietales, aunque el estrés fue menor en el grupo de líneas tolerantes (A). El peso de 100 semillas en todos los grupos fue mayor en riego que en sequía; aunque en sequía no se presentaron diferencias estadísticas posiblemente debido a efectos compensatorios de otros componentes de rendimiento, como número de vainas y número de semillas por vaina, y a las respuestas diferenciales de los grupos al estrés hídrico, ya que las diferencias observadas en riego fueron eliminadas en sequía. En riego, el peso de 100 semillas fue mayor en el grupo D, posiblemente debido a que en éste grupo se encuentran los testigos Bayo Madero y Pinto Texcoco que son de semilla grande (Cuadro 4).

La reducción en el peso de grano por efecto de la sequía fue consecuencia de la reducción en el número de vainas por planta y de semillas por vaina y, en menor proporción, del peso de 100 semillas. Efectos similares han sido encontrados por Blum (1996) para los componentes individuales de rendimiento, por Nielsen y Nelson (1998) para el número de semillas por vaina por y Hall (2001) para el peso de semilla. En general el estrés hídrico redujo la acumulación de biomasa del vástago y total en todos los grupos; sin embargo, el grupo A y C de líneas tolerantes y susceptibles ambos de alta eficiencia productiva mostraron mayor cantidad de biomasa que los grupos B y D de baja eficiencia productiva. En riego, el grupo C presentó mayor acumulación de biomasa total, posiblemente por la mayor adaptación de éste grupo a condiciones no limitantes de humedad (Cuadro 4).

Cuadro 4. Características de eficiencia productiva e incidencia de antracnosis, en grupos varietales tolerantes y susceptibles, en riego y sequía.

Característica	Sequía				Riego			
	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D	Grupo A	Grupo B	Grupo C	Grupo D
NTS	80.17b,a	54.08b,b	65.25b,ab	59.88b,ab	113.08a,a	82.74a,b	116.09a,a	82.14a,b
NTV	24.50b,a	19.71b,a	21.23b,a	20.10b,a	33.40a,ab	28.91a,b	35.91a,a	28.83a,b
PG (g/p) †	19.70b,a	13.20b,b	15.69b,ab	13.62b,ab	26.00a,ab	20.27a,b	30.85a,a	21.01a,b
P100S (g/p)	26.94a,a	28.48a,a	26.86b,a	26.99a,a	25.77a,c	27.50 <sup>a</sup> ,bc	29.41a,ab	30.10a,a
BV(g/p)	14.31b,a	10.29b,b	11.92b,ab	11.07b,b	20.14a,a	16.37 <sup>a</sup> ,a	20.67a,a	15.01a,a
BT (g/p)	34.01b,a	23.49b,b	27.62b,ab	24.70b,b	46.14a,a	36.65a,a	51.53a,a	36.02a,a
PAS	0.91a,a	0.88a,ab	0.90a,a	0.86b,b	0.90a,a	0.91a,b	0.87a,a	0.90a,b
PAV	0.85b,a	0.79b,b	0.85b,a	0.84a,ab	0.89a,ab	0.86a,bc	0.92a,c	0.83a,c
Antracnosis <sup>¶</sup>	39.05b,a	36.52b,ab	32.76b,ab	30.75b,b	48.79a,a	42.49a,a	43.62a,a	42.32a,a

NTS = número total de semillas efectivas, NTV = número total de vainas efectivas, PG = peso de grano, P100S = peso de 100 semillas, BV = biomasa de vástago, BT= biomasa total, PAS = porcentaje de amarre de semilla y PAV = porcentaje de amarre de fertilidad de vaina. Grupo A = tolerantes a sequía con alta eficiencia productiva, grupo B = tolerantes a sequía con baja eficiencia productiva, grupo C = susceptible a sequía con alta eficiencia productiva, grupo D = susceptible a sequía con baja eficiencia productiva. Medias con letras iguales entre ambientes no son estadísticamente diferentes; medias con la misma letra (itálica) dentro de cada ambiente no presentan diferencia significativa (Duncan,  $P \leq 0.05$ ) † = gramos por planta ¶ = porcentaje.

Los resultados obtenidos en éste estudio muestran la importancia de la acumulación de biomasa durante la etapa vegetativa para obtener rendimientos elevados y tolerar el estrés causado por falta de agua durante la etapa reproductiva, ya que el rendimiento de grano está determinado por la acumulación de biomasa en la semilla (Egli *et al.*, 2004), inclusive en ambientes poco favorables (Sexana *et al.*, 1990). La distribución de la biomasa en frijol bajo condiciones de sequía es importante, ya que las líneas tolerantes son más eficientes para distribuir los fotoasimilados a la semilla durante el llenado de vaina (Samper, 1985). En contraste, la sequía parece tener poco efecto directo sobre la fertilidad, ya que los grupos tolerantes y susceptibles con alta eficiencia productiva no presentaron diferencias estadísticas en el porcentaje de amarre de vaina y la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano; por otra parte, el hecho de que en estos grupos (A y C) ambos índices fueran altos tanto en riego como en sequía, indica la capacidad de los genotipos para resistir el efecto del estrés durante la formación de los órganos reproductivos (vainas y semillas) en el período de llenado de grano (Cuadro 4).

La incidencia de antracnosis en sequía fue más severa en el grupo A, tolerante con alta eficiencia productiva, (39.05 %), que en el grupo susceptible con alta eficiencia productiva C (32.76 %) y el grupo D mostró la menor incidencia de la enfermedad (30.75 %); no obstante, todos los grupos mostraron algún grado de infección por éste patógeno; en riego, los grupos presentaron más de 42 % de infección por antracnosis, sin que las diferencias entre los grupos fueran significativas (Cuadro 4). La mayor incidencia de la enfermedad en sequía podría estar relacionada con el ambiente de crecimiento, ya que las plantas sometidas a estrés son propensas a las enfermedades (Agarwal y Sinclair, 1997), y al igual que en la primera etapa de selección, en ésta fase el patógeno no afectó directamente el peso de grano, pero sí manchó a la semilla afectando la calidad comercial, como se ha observado en otros estudios (De la Torre, 1994; Basra, 1994; Navarrete y Moreno, 1994; Agarwal y Sinclair, 1997). En el ambiente de riego la incidencia de antracnosis fue más severa, posiblemente debido a la presencia de un microclima con humedad y temperatura adecuadas para el desarrollo de la enfermedad; en cambio, en sequía las condiciones no fueron óptimas para el desarrollo de antracnosis por la falta de agua en la etapa reproductiva, por lo que se presentó la enfermedad en menor proporción que en riego. Las líneas tolerantes con alta y baja eficiencia productiva fueron más susceptibles a la antracnosis tanto en riego como en sequía (Cuadro 4).

Los índices fisiológicos pueden ser útiles como marcadores en la selección de germoplasma resistente a sequía (CIAT, 1991), ya que ellos reflejan el comportamiento metabólico de la planta. En éste estudio el índice de cosecha no presentó diferencias significativas entre grupos en ambos ambientes; en sequía y riego, el índice de cosecha fue mayor a 0.5, lo que indica una alta eficiencia de los genotipos para acumular biomasa en el grano; dado que éste índice puede ser incrementado y maximizado a través del mejoramiento genético (Boyer, 1996), puede ser un indicador secundario auxiliar en la mejora del rendimiento bajo sequía (Cuadro 5). En la tasa de crecimiento de semilla en el ciclo los grupos no mostraron diferencias significativas en condiciones de sequía; sin embargo, estas diferencias fueron estadísticamente significativas en riego y la mayor tasa la presentó el grupo C (susceptible con alta eficiencia productiva).

En la tasa de llenado de grano no se observaron diferencias significativas entre grupos en sequía; en riego las mayores tasas de crecimiento las obtuvieron los grupos A y C, por lo que la tasa de acumulación de biomasa en la semilla fue inferior en los grupos de baja eficiencia productiva en ambos ambientes; en éste estudio, la tasa de llenado de grano fue afectada por la falta de agua durante la etapa reproductiva, posiblemente como consecuencia de la reducción en la disponibilidad de asimilados durante el crecimiento de la semilla. La tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo fue estadísticamente significativa tanto en riego como en sequía; los grupos A y C (ambos de alta eficiencia productiva) presentaron la mayor acumulación de biomasa durante el ciclo de vida; ésta tasa mostró un comportamiento similar al de la acumulación en la semilla, lo que indica la importancia de la acumulación de biomasa durante la etapa vegetativa para el desarrollo de la semilla.

La relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa mostró diferencias significativas en ambos ambientes de evaluación, a pesar de que los valores mayores en éste índice los alcanzaron los grupos de alta eficiencia productiva A (tolerante) y C (susceptible); los cuatro grupos varietales presentaron la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa mayores a 1 (Cuadro 5), lo que indica una alta capacidad de translocación y removilización de asimilados durante la fase reproductiva (Scully y Wallace, 1990) de las líneas y variedades evaluadas; aunque las diferencias entre ambientes para cada grupo no fueron significativas, se observó la tendencia a un incremento mayor en la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa mayor en los grupos tolerantes en condiciones de sequía, en comparación con los demás grupos, por lo que en éste estudio se observó una relación directa con el comportamiento del material genético bajo sequía, a diferencia de lo observado por Ramírez y Kelly (1998); por esta razón, la selección hacia la mayor relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa en ambas condiciones ambientales sería útil para mejorar la tolerancia a sequía en frijol. La eficiencia de la selección de germoplasma para sequía con base en características múltiples se demostró por las diferencias entre los grupos tolerantes y susceptibles en ambas condiciones ambientales; así mismo, fue evidente la mejor respuesta de los grupos tolerantes a las condiciones de sequía en diversas características fenológicas (madurez fisiológica), productivas (número total de semillas, peso de grano, biomasa de vástago y biomasa total) y fisiológicas (tasa de crecimiento biomasa

en el ciclo), como consecuencia de su mejor adaptación a condiciones ambientales de humedad restrictiva.

Cuadro 5. Índices de eficiencia fisiológica de grupos varietales tolerantes y susceptibles, en riego y sequía.

Característica	Sequía				Riego			
	Grupo	Grupo	Grupo C	Grupo D	Grupo	Grupo	Grupo	Grupo
	A	B			A	B	C	D
IC	0.57a, <i>a</i>	0.54a, <i>a</i>	0.57b, <i>a</i>	0.54a, <i>a</i>	0.56a, <i>a</i>	0.54a, <i>a</i>	0.61a, <i>a</i>	0.51a, <i>a</i>
TCSC (g d <sup>-1</sup> ) <sup>¶</sup>	0.17b, <i>a</i>	0.12b, <i>a</i>	0.14b, <i>a</i>	0.12b, <i>a</i>	0.22a, <i>ab</i>	0.17a, <i>b</i>	0.26a, <i>a</i>	0.18a, <i>b</i>
TLLG (g d <sup>-1</sup> )	0.41b, <i>a</i>	0.28b, <i>a</i>	0.33a, <i>a</i>	0.28b, <i>a</i>	0.51a, <i>a</i>	0.38a, <i>b</i>	0.60a, <i>a</i>	0.39a, <i>b</i>
TCBC (g d <sup>-1</sup> )	0.29b, <i>a</i>	0.21b, <i>b</i>	0.24b, <i>ab</i>	0.22b, <i>ab</i>	0.40a, <i>a</i>	0.32 <sup>a</sup> , <i>b</i>	0.44a, <i>a</i>	0.31a, <i>b</i>
RLLGB	1.36a, <i>a</i>	1.28 <sup>a</sup> , <i>a</i>	1.36a, <i>a</i>	1.23a, <i>a</i>	1.29a, <i>a</i>	1.18 <sup>a</sup> , <i>a</i>	1.36a, <i>a</i>	1.24a, <i>a</i>

IC = índice de cosecha, TCSC = tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (g d<sup>-1</sup>), TLLG = tasa de llenado de grano (g d<sup>-1</sup>), TCBC = tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo (g d<sup>-1</sup>) y RLLGB = la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa. Grupo A = tolerantes a sequía con alta eficiencia productiva, grupo B = tolerantes a sequía con baja eficiencia productiva, grupo C = susceptible a sequía con alta eficiencia productiva, grupo D = susceptible a sequía con baja eficiencia productiva. Medias con letras iguales entre ambientes no son estadísticamente diferentes; medias con la misma letra (itálica) dentro de cada ambiente no presentan diferencia significativa (Duncan, P≤0.05) ¶ = gramos por día.

## CONCLUSIONES

Se identificaron líneas de frijol de alto rendimiento potencial, con buena sanidad y diferentes grados de tolerancia a la sequía, mediante marcadores agronómicos y fisiológicos, con base en un componente de eficiencia productiva, que integró nueve características simples, y un componente de tolerancia a sequía, que comprendió dos características simples, que se agruparon en germoplasma tolerantes y susceptibles a la sequía, y ambos grupos con líneas de alta y baja eficiencia productiva.

La expresión fenotípica, la madurez fisiológica, el peso de grano, de biomasa vástago y total, y la tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo fueron afectadas negativamente por la sequía en todos

los grupos varietales. El grupo A (tolerante con alta eficiencia productiva), involucró seis líneas y tuvo la mejor expresión fenotípica bajo sequía, principalmente en características morfológicas asociadas con la productividad de la planta, como los días a madurez fisiológica, porcentaje de reducción del grano por sequía, índice de susceptibilidad a la sequía, media geométrica, biomasa del vástago, biomasa total y peso de grano; debido a su mayor eficiencia fisiológica evidenciada por tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo, y la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa mayores. En riego, el grupo C (susceptible con alta eficiencia productiva), involucró ocho líneas y presentó la mejor expresión fenotípica en éste ambiente, posiblemente debido a su mejor adaptación a condiciones sin estrés hídrico.

La eficiencia de la selección de germoplasma para sequía con base en características diversas se demostró por las diferencias entre los grupos tolerantes y susceptibles en ambas condiciones ambientales; así mismo, fue evidente la mejor respuesta de los grupos tolerantes a las condiciones de sequía en características fenológicas (madurez fisiológica), productivas (número total de semillas, peso de grano, biomasa de vástago y biomasa total) y fisiológicas (tasa de crecimiento de biomasa en el ciclo), como consecuencia de la mejor adaptación a condiciones ambientales de humedad restrictiva.

Los métodos de análisis que permiten la integración de un gran número de características en índices simples representan una estrategia útil para la selección de características complejas, como el rendimiento en sequía.

## LITERATURA CITADA

- Acosta D., E., A. D. Amador R., y J. A. Acosta G. 2004. Abscisión de estructuras reproductivas en frijol común bajo condiciones de secano. *Agricultura Técnica* 29:(2)155-168.
- Acosta G., J. A., y W. Adams M. 1991. Plant traits and yield stability of dry bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars under drought stress. *Journal of Agricultural Science* 117:213-219.
- Acosta G. J. A., y J. Kohashi S. 1989. Effect of water stress on growth and yield of indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *Field Crops Research* 20:81-93.
- Adams, M. W., D. Coyne P., J. C. Davis H., P. Graham H., y C. Francis A. 1985. Common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *In*: Summerfield, R. J., y E Roberts H. (eds). *Grain Legume Crops*. William Collins and Sons & Co. pp. 433-476.
- Agarwal, V. K., y J. Sinclair B. 1997. Principles of seed pathology. 2a. Edición . Lewis publishers (CRC). United States of America. 539 p.

- Azcon, B. J., y M. Talon. 1994. Fisiología y Bioquímica Vegetal. MC Graw-Hill. España. 581 p.
- Basra, S A (1994) Seed quality basic mechanisms and agricultural implications. The Food Products Press. New York. 388 p.
- Beebe, E. S., y M. Pastor C. 1991. Breeding for disease resistance. *In: Common beans research for crop improvement.* Schoonhoven A., y O. Voysest (eds). Centro Internacional de Agricultura Tropical. Cali, Colombia. pp 561-648.
- Blum, A. 1973. Components analysis of yield responses to drought of sorghum hybrids. *Experimental Agricultural* 9:159-167.
- Blum, A. 1996. Crop responses of drought and the interpretation of adaptation. *Plant Growth Regul* 20:135-148.
- Boyer, S. J. 1996. Advances in drought tolerance in plants. *Advances in Agronomy* 56:187-218.
- Centro Internacional de Agricultura tropical CIAT. 1991. Common beans research for crop improvement. Schoonhoven A, O Voysest (eds). CAB Internacional. Cali, Colombia. 980p.
- Dallas, E. J. 2000. Métodos multivariados aplicados al análisis de datos. Castellanos P H. Internacional Thomson Editores. México. 566p.
- De la Torre A., R. 1994. La investigación fitopatológica de cultivo de frijol en el Estado de Puebla *In: Diversidad genética y patología del frijol.* Pérez M. J., R. Ferrera C., y R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp:110-121.
- Egli, D. B., E. Ramseur L., Yu Zhen-Wen, y C. Sullivan H. 1989. Source-sink alterations affect the number of cells in soybean cotyledons. *Crop Science* 29:732-735.
- Egli, B. D. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Advances in Agronomy* 83:243-279.
- Fischer, R. A., y R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars I grain yield responses. *Australian Journal Agricultural Research* 29:897-912.
- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Koopen. Instituto de Geografía de la UNAM. México, D. F. 217 p.
- Hall, A. E. 2001. Crop responses to environment CRC Press, Boca Raton, FL.
- Hargurdeep, S. S., y E. Westgate M. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Kobata, T., A. Palta J., y N. Turner C. 1992. Rate of development of postanthesis water deficits an grain filling of spring wheat. *Crop Science* 23:1238-1242.
- Kohashi S. J., M. Galván T., A. García E., P. Yáñez J., E. Martínez V., y L. Ruíz P. 2002. Estrés hídrico y su efecto en el crecimiento de los fitómeros del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México* 28:65-75.
- Navarrete M. R., y E. Moreno M. 1994. Problemática fitosanitaria de postcosecha en frijol: *In: Diversidad genética y patología del frijol.* Pérez M. J., R. Ferrera C., y R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp: 99-109.
- Nielsen, C. D., y N. Nelson O. 1998. Black bean sensitivity to water stress at various growth stages. *Crop Science* 38:422-427.
- May, L. H., y F. Milthorpe L. 1962. Drought resistance of crop plants. *Field Crop Research* 15:171-179.
- Ouattar, S. R. J., J. Jones K., y M. Crookston. 1987. Effect of drought on water relations of developing corn kernels. *Crop Science* 27:730-735.
- Quizenberry, J. E. 1987. Mejoramiento de la planta para la resistencia a la sequía y el aprovechamiento del agua. *In: Mejoramiento de plantas en ambientes poco favorables.* Christianse N M, Lewi F C. (Comps) Limusa México. pp: 233- 256.

- Ramírez V. P., y J. A. Acosta G. 1994. Factores abióticos que afectan la productividad del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con énfasis en la sequía: *In: Diversidad genética y patología del frijol*. Pérez M. J., R. Ferrera C., R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp: 52-68.
- Ramírez V. P., y J. Kelly D. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Richards, R. A. 1982. Breeding and selecting for drought resistance in wheat. *In: Drought resistance in crops with emphasis on rice*. IRRI Los baños, Phillipines. pp71-82.
- Rosales S. R., M. Ochoa R., y J. A. Acosta G. 2001. Fenología y rendimiento del frijol en el altiplano de México y su respuesta al fotoperiodo. *Agrociencia* 35(5):513-523.
- Rosales S. R., P. Ramírez V., J. A. Acosta G., F. Castillo G., y J. Kelly D. 2000. Rendimiento de grano y tolerancia a la sequía del frijol común en condiciones de campo. *Agrociencia* 34:153-165.
- Rosales S. R., J. Kohashi S., J. A. Acosta G., C. Trejo L., J. Ortiz C., y J. Kelly D. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research* 85:203-211.
- SAS Institute, Inc. 2000. SAS User's Guide. Release 8.1. ed SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- Saini H S, y M E Westgate. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Samper, C. M., y W. Adams. 1985. Geometric mean of stress and control yield as a selection criterion for drought tolerance. *Annual Report of bean improvement cooperative* 28:53-54.
- Sexana, C. M., S. Silim N., y B. Singh K. 1990. Effect of supplementary irrigation during reproductive growth on winter and spring chickpea (*Cicer arietinum*) in a Mediterranean environment. *Journal Agricultural Science* 114:285-293.
- Schneider, A. K., S. Rosales R., P. Ibarra F., E. Cazares B., J. A. Acosta G., P. Ramírez V., N. Wassimi, y J. Kelly D. 1997. Improving common bean performance under drought stress. *Crop Science* 37:43-50.
- Singh, S. P. 1995. Selection for water-stress tolerance in interracial populations of common bean. *Crop Science* 35:118-124.
- Scully, B. T, y H. Wallace D. 1990. Variation in and relationship of biomass, growth rate, harvest index, and phenology to yield of common bean. *Journal American Soc HortScience* 115:218-225.
- Turner, C. N., G. Wright C., y H. Siddque M. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.
- Terán, H., y S. Singh P. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Science* 42:64-70.
- Vieira, R. D., M. Tekrony D., y B. Egli D. 1992. Effect of drought and defoliation stress in the field on soybean seed germination and vigor. *Crop Science* 32:471-475.
- Westgate, M. E., y S. Boyer J. 1986. Reproduction at low silk and pollen water potentials in corn. *Crop Science* 26:951-956.
- Zinselmeier, C., E. Westgate M., y J. Jones R. 1995. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. *Crop Science* 35:158-163.

### **COMPORTAMIENTO EN SEQUÍA DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES Y SUSCEPTIBLES AL ESTRÉS HÍDRICO EN CAMPO**

### **PERFORMANCE UNDER DROUGHT OF DRY BEAN LINES TOLERANT AND SUSCEPTIBLE TO WATER STRESS, UNDER FIELD CONDITIONS**

#### **RESUMEN**

Para evaluar la respuesta a la sequía de líneas de frijol derivadas de la cruzada AC1028 x Pinto Sierra, seleccionadas por su grado de tolerancia a la sequía y alto rendimiento en ausencia de estrés, se establecieron dos experimentos en un sistema de riego y sequía, en las localidades de Tecámac, estado de México, en el verano de 2004 con 44 líneas S<sub>8</sub>, y en Xalostoc, Mor., en el ciclo invierno-primavera de 2005 con 25 líneas S<sub>9</sub>. Se utilizó un diseño de bloques completos al azar, con dos repeticiones en cada uno de los experimentos. Las líneas se caracterizaron con base en caracteres morfológicos, componentes de rendimiento e indicadores de eficiencia fisiológica. Se identificaron 12 líneas S<sub>10</sub> con respuesta contrastante al estrés hídrico. En sequía las líneas tolerantes mantuvieron su capacidad productiva, debido principalmente a su habilidad fisiológica para acumular y removilizar sus reservas a los órganos de demanda como la semilla. El efecto de la sequía fue particularmente notable en líneas y variedades susceptibles, debido a que la falta de agua en la etapa reproductiva afectó el número, tamaño y calidad biológica de la semilla, así como la eficiencia fisiológica de la planta. Las características que explicaron la variación de las líneas en sequía en proporción mayor estuvieron asociadas con el número de semillas normales y potenciales, de vainas normales y potenciales, peso de grano, tasas de llenado de grano, de semilla en el ciclo y de acumulación de biomasa, la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, el índice de cosecha y la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano. El método multivariado empleado para la selección de características fue útil para agrupar atributos individuales complejos, como el rendimiento, en componentes de

productividad y de eficiencia fisiológica, e identificar características morfológicas y fisiológicas relacionadas con la tolerancia a la sequía, más fáciles y prácticas de medir individualmente.

*Palabras claves:* respuestas, líneas de frijol, eficiencia, tolerancia a sequía.

## **ABSTRACT**

To assess the response to drought of dry bean lines derived from the cross AC1028 x Pinto Sierra, selected for drought tolerance and outstanding yield under no stress, two experiments were carried out under irrigation and drought during grain filling. During the Summer of 2004, 44 S<sub>8</sub> lines were tested at Tecamac, State of Mexico, and then during the Winter-Spring period in 2005 25 S<sub>9</sub> lines were evaluated a Xalostoc, Morelos. For each experiment a randomized complete block design with two replications was used. The lines were characterized based on morphological traits, yield components, and physiological efficiency indexes. Twelve outstanding S<sub>10</sub> lines with contrasting responses to drought were identified. Under drought tolerant lines maintained their production capacity, due mainly to their physiological capability to store reserves and to translocate them to sink organs, such as seeds. The effect of drought was particularly notable in susceptible lines and varieties, because the lack of water at the reproductive stage affected the number, size and quality of seed, as well as the physiological efficiency of the plant. The components that explained the variation of lines under drought in highest proportion were associated with the number of normal and potential seeds, normal and potential pods, seed weight, rate of grain filling, rate of seed filling in the growing season, rate of biomass accumulation, the relationship between the rate of grain filling and biomass accumulation, harvest index, and the proportion of the growing season used for grain filling. The multivariate method used for the selection of traits was useful to cluster complex individual traits, such as yield, in components of productivity or physiological efficiency, and to identify morphological and physiological traits related to drought tolerance, that are easier and more practical to measure.

**Key words:** responses, bean lines, efficiency, drought tolerance

## INTRODUCCIÓN

Un problema predominante para la producción de los cultivos es la deficiencia de agua en algunas etapas de su desarrollo. Las deficiencias de humedad afectan el tamaño de la planta, así como el de algunos de sus órganos y en ocasiones pueden reducir a casi cero la producción de grano (Boyer, 1992). La producción mundial de frijol es afectada por la sequía, ya que en el 93 % del área cultivada los requerimientos de agua por la planta no son satisfechos (Wortmann *et al.*, 1998). En el 70 % del área cultivada en el mundo con ésta especie, se presentan deficiencias de agua de moderadas a severas durante el llenado de grano, y más del 60 % de la producción es obtenida bajo condiciones limitantes de humedad (White y Singh, 1991); así, la sequía es uno de los factores de mayor importancia en la reducción del rendimiento (Singh, 1995). En México, de 1.7 millones de hectáreas cultivadas con frijol anualmente, 90 % se siembra en condiciones de temporal, principalmente en las regiones semiáridas del centro y norte del país, y no reciben suficiente agua para su desarrollo (Schneider *et al.*, 1997), ya que las lluvias son escasas y erráticas en diferentes etapas del cultivo, lo que ocasiona bajos rendimientos (Vieira *et al.*, 1992).

Como respuesta a las deficiencias de agua, las plantas expresan mecanismos de naturaleza morfológica, fisiológica y fenológica cuyo tipo y magnitud dependen de la severidad y duración de la sequía. Los genotipos tolerantes a la sequía pueden poseer una variedad de mecanismos que contribuyen a su adaptación a éstas condiciones (Turner *et al.*, 2001); de esta manera, las plantas dependen de los efectos aditivos de las características individuales que les confieren tolerancia a la sequía. Las plantas son particularmente vulnerables al déficit de agua durante el período reproductivo, ya que puede retardar o inhibir la floración por completo, debido a los efectos durante la inducción como en el desarrollo floral (Acosta y Kohashi, 1989; Saini y Westgate, 2000; Egli, 2004). Con frecuencia el efecto de la sequía es acentuado por temperaturas y evapotranspiración elevadas y por la presencia de hongos patogénicos (White y Singh, 1991). Una floración temprana, además del aceleramiento de la madurez, son características importantes en la adaptación de las plantas a los ambientes con deficiencias de agua; y diferentes niveles de déficit hídrico antes y después de la floración, afectan también la distribución de biomasa en frijol (Rosales *et al.*, 2004), ya que para el llenado de la semilla, los fotoasimilados provienen

principalmente de las hojas y vainas, así como de la removilización de aquellos almacenados en el tallo y la raíz (Rosales *et al.*, 2000).

Deficiencias hídricas pueden reducir la biomasa del vástago (53 %) y de la parte radical (38 %) (Acosta *et al.*, 2004); también pueden reducir el índice de cosecha (20 %); la tasa de crecimiento económico (65 %) (Ramírez y Kelly, 1998); el número de semillas (hasta 70 %) y los días a la madurez (3 %) (Zinselmeier *et al.*, 1995); el tamaño de la semilla (13 %) (Terán y Singh, 2002); y el peso de semilla (22 a 92 %) (Ramírez y Kelly, 1998; Terán y Singh, 2002; Rodríguez *et al.*, 2007). Por otro lado, un estrés hídrico moderado puede reducir el rendimiento sin alterar la removilización de nitrógeno, pero un estrés severo, afecta a ambos, al igual que al índice de cosecha (Foster *et al.*, 1995). El número de vainas y de semillas normales que se establecen, son los componentes que determinan el rendimiento por planta; cuando en la etapa de floración y crecimiento de vainas y semillas se presenta estrés hídrico se incrementa el porcentaje de abscisión de los botones florales, flores y vainas jóvenes, así como de la aborción de semillas, provocando la disminución del rendimiento (Yañes y Kohashi, 1987). La aplicación de prácticas culturales como el riego puede ser útil para enfrentar el déficit hídrico; sin embargo, una alternativa eficiente y práctica es la utilización de genotipos con la capacidad para producir bajo condiciones de sequía (Hall, 2001).

La tolerancia a la sequía en frijol es un objetivo importante en los programas de mejoramiento genético (Tuinstra *et al.*, 1998); sin embargo, la selección simultánea para tolerancia al estrés hídrico y alto rendimiento ha sido difícil (Zavala *et al.*, 1992) debido principalmente a la complejidad de las respuestas de las plantas a condiciones de humedad limitante; no obstante, ha sido posible mejorar características fisiológicas y bioquímicas individuales para optimizar la tolerancia al estrés hídrico en esta especie (Ludlow y Muchow, 1990). La naturaleza de algunas respuestas de las plantas a condiciones extremas de factores abióticos, físicos o químicos, es tan compleja como la del rendimiento, dado que están determinadas conjuntamente por características morfológicas, fisiológicas, bioquímicas y fenológicas, o sea que son de índole multigénico y herencia cuantitativa (Ramírez y Acosta, 1995). La aplicación de cualquier proceso para mejorar la tolerancia a sequía en plantas implica el estudio de sus respuestas al

fenómeno y la identificación de las características que definen en conjunto ésta habilidad, particularmente en individuos tan emparentados como sea posible para tener la capacidad de discriminar de otros aspectos del fondo genético.

Aunque la complejidad de la resistencia a la sequía es reconocida, pocos son los estudios en que se han comparado las respuestas de las plantas a diferentes niveles de estrés, en condiciones de campo y con individuos o poblaciones emparentadas con respuestas contrastantes a la sequía, dirigidos a desagrupar en sus componentes o elementos estas respuestas. Ésta estrategia permitiría la identificación de características de menor complejidad, más prácticas y económicas de evaluar y seleccionar durante el proceso de mejora (Ramírez y Acosta, 1995). En un estudio previo realizado por Rodríguez *et al.* (2007), se evaluó un grupo de 95 líneas S<sub>7</sub> derivadas de la cruce AC1028 x Pinto Sierra, en el verano de 2003, y se seleccionaron 44 líneas S<sub>8</sub> con resistencia contrastante a la sequía; en el verano de 2004 a partir de éste conjunto de líneas se identificaron 12 líneas S<sub>10</sub> con resistencia diferencial a la sequía; y se determinaron las características con mayor contribución a la variación, como componentes de eficiencia productiva (tasas de llenado de grano, de semilla en el ciclo, de acumulación de biomasa en el ciclo, la media geométrica, acumulación de biomasa en el vástago, número total de semillas, peso de grano por planta y número total de vainas) y de resistencia a sequía (porcentaje de reducción del rendimiento e índice de susceptibilidad de sequía).

Con base en éstos resultados y bajo la hipótesis de que líneas seleccionadas por su tolerancia al estrés hídrico responden diferencialmente a la sequía desde los puntos de vista fisiológico y morfológico, se condujo la presente investigación, para evaluar las respuestas morfológicas y los indicadores de eficiencia fisiológica y reproductiva en sequía, de 12 líneas de frijol seleccionadas por su grado de tolerancia a la sequía y alto rendimiento en ausencia de estrés hídrico en campo, así como, identificar las características morfológicas, de eficiencia fisiológica y reproductiva, que confieren a las líneas tolerantes la capacidad de producir adecuadamente, en condiciones de estrés hídrico en campo.

## MATERIALES Y MÉTODOS

La investigación se condujo en dos localidades, en los años 2004 y 2005. La primera localidad, en el ciclo primavera-verano de 2004, fue la estación experimental del Colegio de Postgraduados de Tecámac, Edo. de México, localizada a 19° 43' latitud N y 98° 56' de longitud W, con altitud de 2300 m; su clima predominante es seco BS,K'W(w)(i'), con veranos frescos y lluviosos; temperatura media anual de 12 a 19 °C y precipitación anual de 563 mm (García, 1988). La segunda localidad, en el ciclo invierno-primavera de 2005, fue el Campo Experimental del Instituto Profesional de la Región Oriente (IPRO), de la Universidad Autónoma del Estado de Morelos, Xalostoc, ubicado a 18° 43' 01'' de latitud N y 98° 54' 00'' de longitud W, y altitud de 1250 m, con clima cálido subhúmedo (Aw°''(w)(i)), temperatura media anual mayor a 22 °C y precipitación anual promedio entre 870 y 920 mm (García, 1988), siendo más abundante durante los meses de mayo a octubre.

Se evaluaron 12 líneas derivadas de familias F<sub>3</sub> e incrementadas por 10 generaciones, con tolerancia diferencial a la sequía, seis tolerantes y seis susceptibles (Rodríguez *et al.*, 2007) y rendimiento similar en ausencia de deficiencia hídrica, obtenidas del cruzamiento de los progenitores AC1028 x Pinto Sierra (Ramírez y Kelly, 1998), adaptadas a los Valles Altos Centrales de México y seleccionadas en el Programa de Frijol de la Especialidad de Genética, en el Colegio de Postgraduados; y tres variedades comerciales, dos clasificadas como tolerantes a la sequía (T<sub>1</sub>= Pinto Villa, T<sub>3</sub>= Bayomex) y una como susceptible (T<sub>2</sub> = Flor de Mayo). En cada localidad; se establecieron dos experimentos, uno en riego y otro en sequía, con las 12 líneas y tres testigos en un diseño de bloques al azar con dos repeticiones. La parcela experimental en Tecámac consistió de tres surcos de 3.0 m de longitud y 0.75 m de ancho; en Xalostoc la anchura entre surcos fue de 1 m, y la siembra se realizó en doble hilera con distancias entre hileras y entre plantas de 30 cm.

En la localidad de Tecámac se aplicaron dos riegos de auxilio en la etapa vegetativa en ambos experimentos y al inicio de la floración se suspendió el riego en uno de los experimentos; en la

localidad de Xalostoc se utilizó un sistema de riego por goteo con cintilla, con 30 cm de distancia entre goteros; los riegos fueron aplicados cada tercer día a partir de la siembra y hasta la emergencia por períodos de tres horas, después de ésta etapa se aplicaron diariamente; al inicio de la floración se suspendió el riego en uno de los experimentos retirando las cintillas para determinar la condición de sequía. En ambas localidades se fertilizó con la fórmula 40-40-00 y el control de maleza se hizo de manera manual y química con herbicida (IA: Fomesafen; marca comercial Flex; Syngenta) aplicando  $0.75 \text{ L ha}^{-1}$ . En Xalostoc la mosquita blanca fue controlada con insecticida (IA: Imidacloprid, marca comercial Confidor 350 SC; Bayer) a dosis de 0.75 a  $1.0 \text{ L ha}^{-1}$ .

Los días al inicio de floración (DIF) y a madurez fisiológica (DMF), y el período de llenado de grano (PLLG) se evaluaron con base en la parcela total. Además, en cinco plantas individuales con competencia completa, se evaluaron los componentes de rendimiento peso de grano por planta (PG) en gramos, número potencial de vainas (NPV), número de vainas normales (NVN) y vanas (NVV) por planta, número potencial de semillas (NPS), número de semillas normales (NSN) y abortadas (NSA) y peso individual de semilla (PIS) en gramos; biomasa del vástago por planta (BV) en gramos sin incluir el grano; e incidencia de antracnosis (IAT). Con base en los datos de fenología, biomasa y rendimiento, se calcularon los índices de eficiencia siguientes: el índice de cosecha ( $\text{IC} = \text{Rendimiento económico} / \text{biomasa total}$ ), la tasa de acumulación de biomasa en el ciclo ( $\text{TABC} = \text{BV} / \text{DMF}$ ), la tasa de crecimiento de semilla en el ciclo ( $\text{TCSC} = \text{PG} / \text{DMF}$ ), la tasa de llenado de grano ( $\text{TLLG} = \text{PG} / \text{PLLG}$ ), la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa ( $\text{RLLGB} = \text{TLLG} / \text{TABC}$ ), porcentaje de amarre de semilla ( $\text{PAS} = \text{NSN} / \text{NPS}$ ) y de vaina ( $\text{PAV} = \text{NVN} / \text{NPV}$ ), la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano ( $\text{POLLG} = \text{PLLG} / \text{DMF}$ ), el índice de susceptibilidad a la sequía (ISS) con base en Fisher y Maurer (1978), la media geométrica en la forma descrita por Samper y Adams (1985) y la reducción del rendimiento.

Con el objeto de identificar las variables de mayor relevancia para el comportamiento de las líneas en sequía, se realizó un análisis de componentes principales. Las diferencias entre líneas se evaluaron con base en un modelo combinado de experimentos para los dos ambientes de sequía,

con dos repeticiones en cada una de las localidades. Las correlaciones entre las 13 características relevantes identificadas a través del análisis de componentes principales en los ambientes de sequía fueron calculadas. La comparación de medias entre grupos de líneas y testigos comerciales se realizó con Tukey ( $\alpha \leq 0.05$ ). Los análisis se realizaron con el paquete estadístico SAS ver 8.1 (SAS, 2000).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

### **CARACTERÍSTICAS ASOCIADAS CON LA TOLERANCIA A SEQUÍA**

Los cuatro primeros componentes explicaron 83.58 % de la variación total y los dos primeros sólo el 60.64 %. El CP<sub>1</sub> explicó el 42.86 % de la variación total y en su determinación contribuyeron características de eficiencia productiva, como las tasas de crecimiento de semilla en el ciclo, de llenado de grano y la de acumulación de biomasa en el ciclo; una característica morfológica (biomasa); cinco componentes del rendimiento (número potencial de semillas, de semillas normales, de vainas normales y de vainas potenciales, y peso de grano) y el porcentaje de amarre de vainas. El CP<sub>2</sub> explicó el 17.78 % de la variación total y estuvo determinado principalmente por características relacionadas con la eficiencia fisiológica, como el índice de cosecha y la relación entre la tasa de llenado de grano y acumulación de biomasa, además de la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano y el período de llenado de grano (Cuadro 1). El CP<sub>3</sub> explicó el 13.36 % de la variación total y se asoció con la incidencia de antracnosis, la madurez fisiológica y el número de vainas vanas. El CP<sub>4</sub> explicó el 8.37 % de la variación total y estuvo determinado por la longitud de vaina y el porcentaje de amarre de semilla. Dado que los dos primeros componentes explican conjuntamente el 60 % de la variación total observada (Cuadro 1), se puede asumir que el comportamiento de las líneas en sequía está asociado en mayor grado con las características determinantes de ambos componentes; es decir, de la capacidad de las líneas para mantener su productividad y de su eficiencia fisiológica para expresar su potencial de rendimiento. La dispersión de las líneas sobre el plano determinado por los dos primeros componentes se muestra en la Figura 1.

Cuadro 1. Proporción de la varianza explicada y acumulada, vectores y valores propios de los dos primeros componentes principales, con base en los promedios de dos ambientes de sequía y 22 características, para 12 líneas de frijol con diferente grado de resistencia a la sequía y tres testigos. Tecámac, Méx. 2004 y Xalostoc, Mor. 2005.

Característica	Vectores propios	
	‡CP <sub>1</sub>	CP <sub>2</sub>
Número de semillas normales	<b>0.289</b>	-0.006
Número de semillas abortadas	0.177	-0.049
Número potencial de semillas	<b>0.288</b>	-0.011
Número de vainas normales	<b>0.296</b>	-0.115
Número de vainas vanas	-0.064	0.021
Número potencial de vainas	<b>0.266</b>	-0.104
Longitud de vaina (cm)	0.116	-0.223
Peso de grano (g)	<b>0.312</b>	0.075
Peso individual de semilla (g)	0.029	0.233
Biomasa de vástago (g)	<b>0.263</b>	-0.247
Incidencia de antracnosis (%)	-0.204	0.029
Días al inicio de floración (días)	0.186	0.231
Días al inicio de madurez fisiológica (días)	0.181	0.004
Período de llenado de grano (días)	0.021	<b>-0.318</b>
Porcentaje de amarre de semilla	0.116	0.044
Porcentaje de amarre de vaina	0.225	-0.036
Índice de cosecha	0.038	<b>0.445</b>
Proporción del ciclo ocupado para llenado de grano	-0.112	<b>-0.366</b>
Tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (g d <sup>-1</sup> ) <sup>¶</sup>	<b>0.307</b>	0.104
Tasa llenado de grano (g d <sup>-1</sup> )	<b>0.298</b>	0.174
Tasa de acumulación de biomasa en el ciclo (g d <sup>-1</sup> )	<b>0.286</b>	-0.205
Relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa	0.055	<b>0.474</b>
Valores propios	9.42	3.91
Variación explicada (%)	42.86	17.78
Variación acumulada (%)	42.86	60.64

‡CP = Componente principal CP<sub>1</sub> = Eficiencia productiva, CP<sub>2</sub> = Eficiencia fisiológica., † = gramos, ¶ = gramos por día.

Las líneas tolerantes fueron menos vulnerables a los efectos de la sequía, y los componentes del rendimiento y tasas de crecimiento fueron mayores en relación a las líneas susceptibles, en tanto que los índices de susceptibilidad a la sequía fueron en promedio de 0.52, por lo tanto, menores al promedio de las susceptibles (Cuadro 2). Las líneas tolerantes se ubicaron en los cuadrantes I y II, aunque la mayoría de ellas (60, 69, 127, 205 y 238) se situó en el primer cuadrante, debido a que éstas líneas mostraron índices de cosecha y relaciones entre la tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa en el ciclo mayores que el resto de las líneas, así como pesos de grano intermedios.

La línea tolerante 92 se ubicó con las líneas susceptibles 117 y 71 en el cuadrante II, debido a que éstas tres líneas comparten la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano y períodos de llenado de grano intermedios; sin embargo, la línea 92 presentó mayor rendimiento y, en general, sus atributos del CP<sub>1</sub> fue mayor en sus índices de eficiencia que las líneas susceptibles, por lo que se ubicó en el extremo derecho de éste eje. En el cuadrante III se ubicaron las líneas clasificadas como susceptibles 102 y 70, así como los testigos T<sub>3</sub> y T<sub>2</sub>, éste grupo de poblaciones se ubicó en éste cuadrante debido a sus bajos rendimientos en sequía e índices de eficiencia; no obstante, la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano y períodos de llenado de grano fueron mayores.

En el cuadrante IV se ubicaron las líneas clasificadas como susceptibles (122 y 144) y T<sub>1</sub>, estas líneas mostraron pesos de grano bajos y sus relaciones entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa fueron de intermedias a altas.

La menor eficiencia fisiológica de algunas de las líneas susceptibles no se reflejó en la producción de grano y biomasa bajo sequía, ya que por ejemplo, las líneas 70 y 102 presentaron una mayor proporción del ciclo ocupado para llenado de grano y un período de llenado de grano más largo; muestran relaciones entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa e índices de cosecha menores en sequía (Figura 1). Este comportamiento indica que las

líneas susceptibles requieren condiciones adecuadas de humedad durante sus períodos de llenado de grano para aprovechar con eficiencia su mayor ciclo biológico y mantener su biomasa por un tiempo mayor.

Bajo la intensidad de sequía en éste experimento (40.5 %) el agrupamiento de líneas tolerantes y susceptibles concordó con la clasificación de las líneas realizadas por Rodríguez *et al.* (2007).

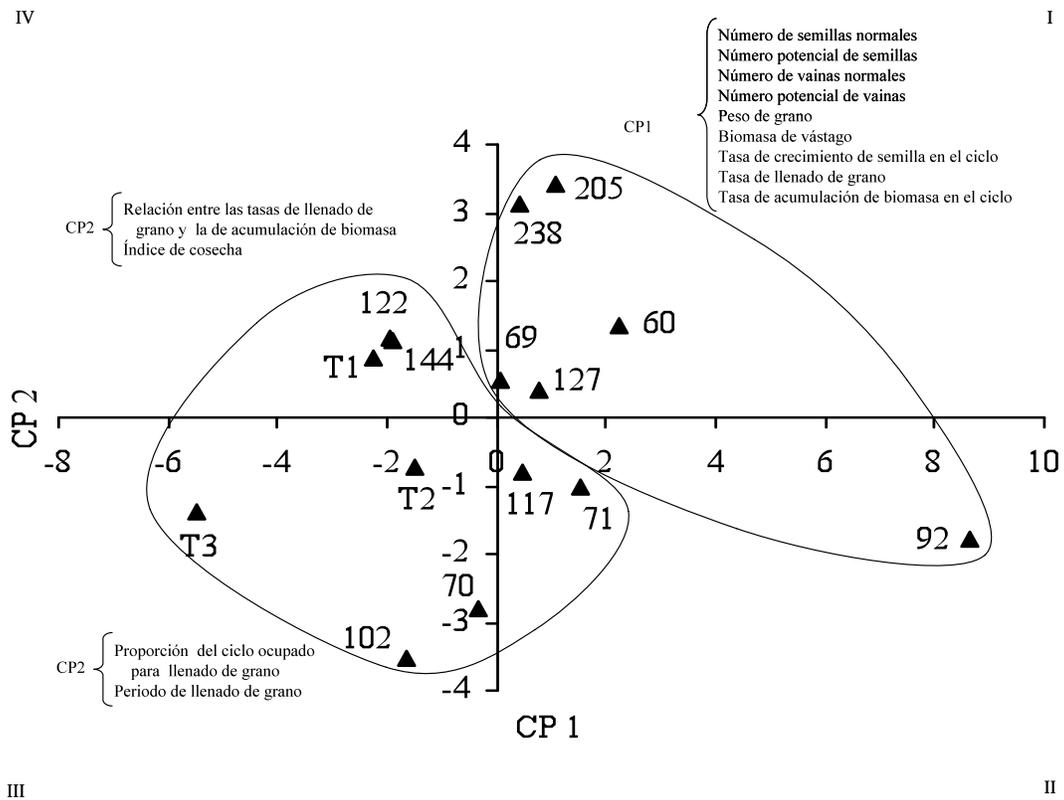


Figura 1. Distribución de 12 líneas de frijol con respuesta contrastante a sequía y tres testigos comerciales, sobre el plano determinado por los componentes 1 (Eficiencia productiva) y 2 (Eficiencia fisiológica); T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex. Tecámac, Méx. 2004 y Xalostoc, Mor. 2005.

### COMPORTAMIENTO EN SEQUÍA DE LÍNEAS TOLERANTES Y SUSCEPTIBLES

Con el objeto de establecer las diferencias entre líneas emparentadas por su respuesta a la sequía, se consideró como criterio que ambos grupos no mostraran diferencias significativas en la

producción de grano en condiciones adecuadas de humedad (riego) durante la etapa reproductiva, condición satisfecha en ésta investigación (Cuadro 2) por lo que sólo se mostraran los datos observados en los dos ambientes de sequía (Tecámac, Méx. 2004 y Xalostoc, Mor. 2005); de tal manera que las líneas difirieron con mayor intensidad en condiciones de sequía durante la etapa reproductiva en los componentes de rendimiento, características fenológicas e indicadores de eficiencia productiva y fisiológica en condiciones de sequía (Cuadro 2).

Bajo condiciones de sequía el grupo de líneas tolerantes superó a las susceptibles en el número de semillas normales, peso de grano, peso individual de semilla, días a madurez fisiológica, índice de cosecha, tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, tasa de llenado de grano, relación entre la tasa de llenado de grano, en tanto que, las susceptibles presentaron mayor longitud de vaina, índice de susceptibilidad a la sequía y porcentaje de reducción por sequía. Estas respuestas muestran, en promedio la mayor eficiencia biológica de las líneas tolerantes para superar el estrés, el que puede ocasionar reducciones en el número de semillas normales en condiciones de estrés (Zinselmeier *et al.*, 1995) y peso de grano (Ramírez y Kelly, 1998; Terán y Singh, 2002).

Los grupos de líneas tolerantes y susceptibles no mostraron diferencias significativas en biomasa vegetativa, lo que indica que ambos grupos producen cantidades de biomasa similares bajo condiciones de estrés hídrico, pero la eficiencia para formar grano es mejor en las tolerantes.

El grupo de líneas susceptibles mostró mayor longitud de vaina; característica que es deseable porque representa un número potencial de semillas por vaina mayor, que en condiciones de estrés no es posible lograr. El efecto de la sequía sobre el número potencial y efectivo de semillas estaría relacionada con eventos durante la fecundación, ya que después de ésta etapa ambos grupos fueron igualmente afectados por el estrés hídrico al no mostrar diferencias en el número de semillas abortadas; de esta manera, la fertilidad del grupo de susceptibles resulta más sensible al estrés hídrico, lo que impacta negativamente sobre el número de semillas potenciales y efectivas, como lo señalan Ying y Webster (1986).

Cuadro 2. Comparación entre grupos de líneas tolerantes, susceptibles y testigos comerciales para 25 de sus características bajo condiciones de sequía y una bajo riego (peso de grano). Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Características	Líneas			Diferencia (T-S %)
	Tolerantes	Susceptibles	Testigos	
Número de semillas normales	55.93 <sup>a</sup>	41.63 <sup>b</sup>	39.29 <sup>b</sup>	34.35*
Número de semillas abortadas	8.34 <sup>a</sup>	7.80 <sup>a</sup>	6.94 <sup>a</sup>	6.92
Número potencial de semillas	64.26 <sup>a</sup>	49.44 <sup>ab</sup>	46.24 <sup>b</sup>	29.98
Número de vainas normales	17.57 <sup>a</sup>	14.42 <sup>ab</sup>	12.88 <sup>b</sup>	21.84
Número de vainas vanas	3.46 <sup>a</sup>	4.18 <sup>a</sup>	5.00 <sup>a</sup>	-17.22
Número potencial de vainas	21.04 <sup>a</sup>	18.60 <sup>a</sup>	17.89 <sup>a</sup>	13.12
Longitud de vaina (cm)	8.49 <sup>b</sup>	8.97 <sup>a</sup>	7.99 <sup>c</sup>	-5.35*
Peso de grano sequía (g)	15.43 <sup>a</sup>	9.88 <sup>b</sup>	8.30 <sup>b</sup>	56.17*
Peso de grano riego (g)	19.57 <sup>a</sup>	23.22 <sup>a</sup>	12.63 <sup>b</sup>	15.73
Peso individual de semilla (g)	0.35 <sup>a</sup>	0.24 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	45.83*
Biomasa de vástago (g)	16.65 <sup>a</sup>	15.62 <sup>a</sup>	10.64 <sup>b</sup>	6.59
Incidencia de antracnosis (%)	33.04 <sup>b</sup>	34.53 <sup>b</sup>	46.71 <sup>a</sup>	-4.32
Días a inicio de floración (días)	58.91 <sup>a</sup>	56.33 <sup>a</sup>	51.50 <sup>b</sup>	4.58
Días a madurez fisiológica (días)	95.29 <sup>a</sup>	92.66 <sup>b</sup>	87.16 <sup>c</sup>	2.84*
Período de llenado de grano (días)	36.37 <sup>a</sup>	36.33 <sup>a</sup>	35.66 <sup>a</sup>	0.11
Porcentaje de amarre de semilla (%)	84.00 <sup>a</sup>	83.00 <sup>a</sup>	83.00 <sup>a</sup>	1.20
Porcentaje de amarre de vaina (%)	82.00 <sup>a</sup>	77.00 <sup>ab</sup>	74.00 <sup>b</sup>	6.49
Índice de cosecha	0.47 <sup>a</sup>	0.42 <sup>b</sup>	0.39 <sup>b</sup>	11.90*
Proporción del ciclo ocupado para llenado de grano	0.36 <sup>b</sup>	0.38 <sup>ab</sup>	0.40 <sup>a</sup>	-5.26
Tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (g·d <sup>-1</sup> )	0.15 <sup>a</sup>	0.10 <sup>b</sup>	0.09 <sup>b</sup>	50.00*
Tasa de llenado de grano (g·d <sup>-1</sup> )	0.42 <sup>a</sup>	0.26 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	61.54*
Tasa de acumulación de biomasa en el ciclo (g·d <sup>-1</sup> )	0.27 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	0.19 <sup>b</sup>	12.50
Relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa	1.67 <sup>a</sup>	1.16 <sup>b</sup>	1.22 <sup>b</sup>	43.97*
Índice de susceptibilidad a la sequía	0.52 <sup>b</sup>	1.30 <sup>a</sup>	0.60 <sup>b</sup>	-60.00*
Media geométrica	17.31 <sup>a</sup>	14.97 <sup>a</sup>	10.19 <sup>b</sup>	15.63
Porcentaje de reducción	24.17 <sup>b</sup>	55.46 <sup>a</sup>	25.44 <sup>b</sup>	-56.42*

Letras diferentes entre los tres grupos de líneas, indican diferencias estadísticas significativas ( $\alpha = 0.05$ ), \* = diferencias significativas; T-S % = (promedio tolerante-promedio susceptible) en % respecto a susceptibles.

Aunque el efecto del estrés hídrico después de floración se reflejó en el mayor peso individual de las semillas de las tolerantes, como consecuencia de su mayor eficiencia en la movilización de asimilados al grano por las mayores tasas de crecimiento de semilla en el ciclo y de llenado de grano, y de la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa (Cuadro 2).

La duración del ciclo de cultivo es afectada por el estrés hídrico (Zinselmeier *et al.*, 1995; Rosales *et al.*, 2000), y por otros factores no ambientales, así la comparación de los grupos en condición de estrés mostró en las líneas tolerantes un mayor número de días a la madurez fisiológica y que el grupo de testigos fue más precoz que ambos grupos, aunque éstas diferencias no afectaron la duración del período de llenado de grano. La respuesta observada indica que en la definición del peso de grano de las líneas el tiempo no fue factor determinante.

En la misma dirección, las líneas tolerantes mostraron mayor tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, de llenado de grano y de la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, lo que indica que hay mayor acumulación de biomasa en el grano por día en las líneas tolerantes bajo condiciones de estrés, por lo que éste grupo fue más eficiente para acumular y distribuir sus asimilados a los órganos de interés antropocéntrico, como señalaron también Rosales *et al.* (2000); la respuesta diferencial en las tasas de eficiencia observada entre grupos de líneas tolerantes y susceptibles es similar a lo reportado por Ramírez y Kelly (1998) en la tasas de acumulación de biomasa en el ciclo, de crecimiento de semilla en el ciclo y de llenado de grano, así como en el índice de cosecha y la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, por el efecto de la sequía en líneas de frijol no seleccionadas por su tolerancia a la sequía.

Las diferencias en las características individuales descritas resultaron en conjunto en la mayor eficiencia de las líneas para funcionar en condiciones de sequía, como lo muestra la significancia de las diferencias en el índice de susceptibilidad a la sequía y en los porcentajes de reducción entre las líneas tolerantes y las susceptibles. La media geométrica no mostró diferencias entre ambos grupos de líneas. Los testigos mostraron la menor media geométrica y valores intermedios

del índice de susceptibilidad y del porcentaje de reducción, aunque su potencial productivo en sequía es bajo y menor al de ambos grupos de líneas.

Los testigos presentaron mayor incidencia de antracnosis (*Colletotrichum lindemuthianum*) (Cuadro 2) que ambos grupos de líneas y entre grupos de líneas no hubo diferencias significativas, por lo que, la incidencia de enfermedades no pudo ser un factor importante en las diferencias observadas en la acumulación de biomasa y producción de grano entre las líneas tolerantes y susceptibles, y en menor grado en los testigos.

## **RESPUESTAS DE LÍNEAS INDIVIDUALES A LA SEQUÍA**

### **COMPONENTES DE RENDIMIENTO Y BIOMASA**

Las diferencias entre líneas dentro de cada grupo (Cuadro 3) fueron significativas en algunos componentes del rendimiento; en el grupo tolerante en el número de semillas normales y potenciales, número de vainas normales y potenciales, peso de grano, peso individual de semilla y biomasa en el vástago, en tanto que en las susceptibles sólo en biomasa de vástago. Éstas diferencias muestran la mayor variación de respuestas de las líneas tolerantes a nivel de rendimiento y sus componentes, posiblemente debido a diferentes mecanismos involucrados para enfrentar el estrés hídrico, como lo señalan Turner *et al.* (2001), en tanto que, las líneas dentro del grupo de susceptibles responden en grado similar al estrés hídrico.

En el grupo de líneas tolerantes destaca la 92 por sus componentes de rendimiento (mayor número de semillas y vainas potenciales, y peso de grano) mayor acumulación de biomasa en el vástago, y con menor número de semillas abortadas, vainas vanas y peso individual de semilla. El significado agronómico de éstos resultados radica en la capacidad de las líneas tolerantes para acumular biomasa en semillas pequeñas y mayor eficiencia reproductiva bajo sequía.

Cuadro 3. Componentes de rendimiento y biomasa en el vástago, de líneas tolerantes y susceptibles de frijol y tres testigos comerciales, en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Línea	Características									
	NSN	NSA	NPS	NVN	NVV	NPV	LV	PG <sup>†</sup>	PIS	BV <sup>†</sup>
Tolerantes										
60	50.75 <sup>b</sup>	9.70 <sup>a</sup>	60.45 <sup>b</sup>	18.95 <sup>b</sup>	2.00 <sup>a</sup>	20.95 <sup>b</sup>	8.14 <sup>a</sup>	15.56 <sup>b</sup>	0.30 <sup>b</sup>	15.34 <sup>b</sup>
69	43.91 <sup>b</sup>	5.50 <sup>a</sup>	49.41 <sup>b</sup>	13.83 <sup>b</sup>	3.32 <sup>a</sup>	17.16 <sup>b</sup>	8.96 <sup>a</sup>	11.39 <sup>b</sup>	0.26 <sup>a</sup>	13.14 <sup>b</sup>
92	103.80 <sup>a</sup>	11.35 <sup>a</sup>	115.15 <sup>a</sup>	30.65 <sup>a</sup>	5.30 <sup>a</sup>	35.95 <sup>a</sup>	9.21 <sup>a</sup>	23.10 <sup>a</sup>	0.22 <sup>b</sup>	28.21 <sup>a</sup>
205	49.40 <sup>b</sup>	5.66 <sup>a</sup>	55.07 <sup>b</sup>	13.20 <sup>b</sup>	3.70 <sup>a</sup>	16.90 <sup>b</sup>	8.52 <sup>a</sup>	14.76 <sup>b</sup>	0.29 <sup>a</sup>	12.57 <sup>b</sup>
238	47.75 <sup>b</sup>	10.90 <sup>a</sup>	58.65 <sup>b</sup>	15.15 <sup>b</sup>	4.20 <sup>a</sup>	19.35 <sup>b</sup>	7.93 <sup>a</sup>	14.31 <sup>b</sup>	0.29 <sup>a</sup>	11.36 <sup>b</sup>
127	39.94 <sup>b</sup>	6.90 <sup>a</sup>	46.87 <sup>b</sup>	13.65 <sup>b</sup>	2.29 <sup>a</sup>	15.94 <sup>b</sup>	8.21 <sup>a</sup>	13.44 <sup>b</sup>	0.33 <sup>a</sup>	19.30 <sup>b</sup>
DSH	33.34	8.62	38.79	8.63	6.16	12.17	1.63	6.08	0.08	9.39
Susceptibles										
70	47.33 <sup>a</sup>	10.15 <sup>a</sup>	57.48 <sup>a</sup>	17.12 <sup>a</sup>	3.90 <sup>a</sup>	21.02 <sup>a</sup>	8.91 <sup>a</sup>	9.67 <sup>a</sup>	0.20 <sup>b</sup>	15.66 <sup>a</sup>
71	43.13 <sup>a</sup>	6.46 <sup>a</sup>	49.59 <sup>a</sup>	15.55 <sup>a</sup>	2.91 <sup>a</sup>	18.46 <sup>a</sup>	8.94 <sup>a</sup>	13.29 <sup>a</sup>	0.30 <sup>a</sup>	21.95 <sup>a</sup>
102	29.15 <sup>a</sup>	7.70 <sup>a</sup>	36.85 <sup>a</sup>	13.20 <sup>a</sup>	4.00 <sup>a</sup>	17.20 <sup>a</sup>	9.05 <sup>a</sup>	9.31 <sup>a</sup>	0.31 <sup>a</sup>	18.73 <sup>a</sup>
117	47.30 <sup>a</sup>	7.70 <sup>a</sup>	55.00 <sup>a</sup>	15.75 <sup>a</sup>	3.30 <sup>a</sup>	19.05 <sup>a</sup>	8.97 <sup>a</sup>	10.80 <sup>a</sup>	0.22 <sup>b</sup>	16.86 <sup>a</sup>
122	44.35 <sup>a</sup>	9.15 <sup>a</sup>	53.50 <sup>a</sup>	11.80 <sup>a</sup>	5.85 <sup>a</sup>	17.65 <sup>a</sup>	9.02 <sup>a</sup>	8.25 <sup>a</sup>	0.19 <sup>b</sup>	10.14 <sup>b</sup>
144	38.55 <sup>a</sup>	5.67 <sup>a</sup>	44.23 <sup>a</sup>	13.10 <sup>a</sup>	5.12 <sup>a</sup>	18.22 <sup>a</sup>	8.93 <sup>a</sup>	7.99 <sup>a</sup>	0.21 <sup>b</sup>	10.36 <sup>b</sup>
DSH	33.34	8.62	38.79	8.63	6.16	12.17	1.63	6.08	0.12	9.39
Testigos tolerantes										
T <sub>1</sub>	44.44 <sup>a</sup>	7.17 <sup>a</sup>	51.61 <sup>a</sup>	13.67 <sup>a</sup>	7.47 <sup>a</sup>	21.15 <sup>a</sup>	7.70 <sup>a</sup>	9.28 <sup>a</sup>	0.21 <sup>a</sup>	9.91 <sup>a</sup>
T <sub>3</sub>	18.80 <sup>b</sup>	4.70 <sup>a</sup>	23.50 <sup>b</sup>	9.72 <sup>a</sup>	4.70 <sup>a</sup>	14.42 <sup>a</sup>	8.05 <sup>a</sup>	5.81 <sup>a</sup>	0.29 <sup>a</sup>	9.29 <sup>a</sup>
Testigo susceptible										
T <sub>2</sub>	54.65 <sup>a</sup>	8.95 <sup>a</sup>	63.60 <sup>a</sup>	15.25 <sup>a</sup>	2.85 <sup>a</sup>	18.10 <sup>a</sup>	8.22 <sup>a</sup>	8.07 <sup>a</sup>	0.16 <sup>b</sup>	12.74 <sup>a</sup>
DSH	26.98	6.97	31.39	6.82	4.99	9.85	0.94	4.92	0.08	7.59

NSN = número de semillas normales, NSA = número de semillas abortadas, NPS = número de semillas potenciales, NVN = número de vainas normales, NVV = número de vainas vanas, NPV = número potencial de vainas, LV = longitud de vaina (cm), PG = peso de grano (g por planta), PIS = peso individual de semilla (g por semilla), BV = biomasa de vástago (g por planta) T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex. DSH = diferencia significativa honesta, medias con la misma letra no presentan diferencia significativa ( $P \leq 0.05$ ) † = gramos por planta.

La sequía afectó mayormente a las líneas susceptibles, ya que el estrés hídrico en condiciones de campo afectó con más intensidad a los componentes de rendimiento de éstas líneas en relación

con las tolerantes. En éste grupo la única diferencia significativa ocurrió en la biomasa de vástago de las líneas 122 y 144, que presentaron la menor cantidad acumulada.

En el grupo de testigos se encontraron diferencias sólo en número de semillas normales, semillas potenciales y peso individual de semilla. El efecto de la sequía fue particularmente drástico sobre las líneas y testigos susceptibles, ya que la falta de agua en la etapa reproductiva afectó fuertemente su capacidad de acumular biomasa, así como su número y tamaño de semilla, como lo señalan Hargurdeep y Westgate. (2000).

## **FENOLOGÍA Y EFICIENCIA REPRODUCTIVA**

En respuestas fenológicas y de eficiencia reproductiva la mayor frecuencia de diferencias significativas se observaron entre las líneas susceptibles: en días a floración y madurez fisiológica, período de llenado de grano y proporción del ciclo ocupado para llenado de grano. En tanto que, entre las líneas tolerantes sólo mostraron diferencias significativas en el porcentaje de amarre de semillas; y de ellas la 238 presentó el menor porcentaje, en cambio, la línea 92 tuvo mayor porcentaje de amarre de semillas y fue la de mayor sanidad al presentar la menor incidencia de antracnosis (Cuadro 4). En las líneas tolerantes la diferencia de floración entre la más precoz (238) y la más tardía (205) fue de 4.75 d; en el grupo de susceptibles la variación en éste carácter fue mayor (12.75 d), éste último grupo tuvo mayor efecto en éste carácter por la falta de agua concordando con lo mencionado por Rosales *et al.* (2000), puesto que el frijol tiene la capacidad de modificar su fenología mediante la suspensión o retraso de la floración en respuesta a la disponibilidad de humedad.

Los días de llenado de grano, mayores y menores, se encontraron en el grupo de susceptibles, y sus relaciones con el peso de grano ( $r = 0.08$ ) y la acumulación de biomasa en el vástago, ( $r = 0.42$ ) no fueron significativas en el ambiente de sequía (Cuadro 4 y 6); por lo que, la acumulación de biomasa en el grano y en el vástago en sequía no depende del tiempo que disponga la planta para el llenado de grano, sino de las condiciones que imperen y que afecten el

funcionamiento de la misma; en condiciones de estrés un período de llenado de grano largo sería en detrimento porque la planta estaría sujeta al estrés por un tiempo mayor.

La mayoría de las líneas susceptibles mostraron ciclos de cultivo con menor número de días a la madurez que las tolerantes; ésta respuesta a la limitación de humedad es una adaptación importante del frijol, como lo han señalado Rosales *et al.* (2004), aunque no necesariamente significa una máxima producción en condiciones de estrés hídrico; en contraste, las líneas tolerantes mostraron períodos intermedios de llenado de grano, lo que les permitió un mayor ajuste a las condiciones de estrés durante éste período, para optimizar la producción de grano.

En el mismo sentido, la proporción del ciclo ocupado para el llenado de grano (POLLG) (Cuadro 4) mostró diferencias significativas sólo en el grupo susceptible, en el que las líneas 102, 70 y 71 presentaron mayores índices; sin embargo, éste indicador mostró relación negativa y no significativa tanto con la acumulación de biomasa en el grano como en el vástago (Cuadro 6), éstas respuestas muestran que períodos de llenado de grano largos no son necesariamente favorables para una mayor acumulación de biomasa en el grano en condición de estrés hídrico.

Cuadro 4. Indicadores fenológicos y de eficiencia reproductiva de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Méx. 2004; Xalostoc, Mor, 2005.

Líneas	Indicadores fenológicos y características de eficiencia reproductiva						
	IAT <sup>¶</sup>	DIF <sup>†</sup>	DMF <sup>†</sup>	PLLG <sup>†</sup>	POLLG	PAS	PAV
Tolerantes							
60	34.49 <sup>a</sup>	58.00 <sup>a</sup>	94.00 <sup>a</sup>	36.00 <sup>a</sup>	0.36 <sup>a</sup>	80.00 <sup>a</sup>	88.00 <sup>a</sup>
69	33.05 <sup>a</sup>	58.75 <sup>a</sup>	96.75 <sup>a</sup>	38.00 <sup>a</sup>	0.38 <sup>a</sup>	89.00 <sup>a</sup>	81.00 <sup>a</sup>
92	29.88 <sup>a</sup>	59.25 <sup>a</sup>	96.25 <sup>a</sup>	37.00 <sup>a</sup>	0.37 <sup>a</sup>	90.00 <sup>a</sup>	85.00 <sup>a</sup>
205	33.05 <sup>a</sup>	61.50 <sup>a</sup>	97.50 <sup>a</sup>	36.00 <sup>a</sup>	0.35 <sup>a</sup>	87.00 <sup>a</sup>	81.00 <sup>a</sup>
238	34.71 <sup>a</sup>	56.75 <sup>a</sup>	90.00 <sup>a</sup>	33.25 <sup>a</sup>	0.35 <sup>a</sup>	73.00 <sup>b</sup>	74.00 <sup>a</sup>
127	33.05 <sup>a</sup>	59.25 <sup>a</sup>	97.25 <sup>a</sup>	38.00 <sup>a</sup>	0.37 <sup>a</sup>	82.00 <sup>a</sup>	83.00 <sup>a</sup>
DSH	12.19	7.25	4.46	8.33	0.07	15.00	19.00
Susceptibles							
70	31.54 <sup>a</sup>	48.00 <sup>b</sup>	87.25 <sup>b</sup>	39.25 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	82.00 <sup>a</sup>	83.00 <sup>a</sup>
71	29.88 <sup>a</sup>	60.75 <sup>a</sup>	96.75 <sup>a</sup>	36.00 <sup>a</sup>	0.36 <sup>a</sup>	86.00 <sup>a</sup>	83.00 <sup>a</sup>
102	36.06 <sup>a</sup>	55.00 <sup>a</sup>	98.50 <sup>a</sup>	43.50 <sup>a</sup>	0.43 <sup>a</sup>	75.00 <sup>a</sup>	74.00 <sup>a</sup>
117	29.91 <sup>a</sup>	59.75 <sup>a</sup>	95.25 <sup>a</sup>	35.50 <sup>a</sup>	0.35 <sup>b</sup>	82.00 <sup>a</sup>	80.00 <sup>a</sup>
122	40.61 <sup>a</sup>	56.50 <sup>a</sup>	88.00 <sup>b</sup>	31.50 <sup>b</sup>	0.34 <sup>b</sup>	83.00 <sup>a</sup>	69.00 <sup>a</sup>
144	39.16 <sup>a</sup>	58.00 <sup>a</sup>	90.25 <sup>b</sup>	32.25 <sup>b</sup>	0.35 <sup>b</sup>	87.00 <sup>a</sup>	74.00 <sup>a</sup>
DSH	12.19	7.25	4.46	8.33	0.07	15.00	19.00
Testigos tolerantes							
T <sub>1</sub>	45.00 <sup>a</sup>	53.75 <sup>a</sup>	90.25 <sup>a</sup>	36.50 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>	87.00 <sup>a</sup>	70.00 <sup>a</sup>
T <sub>3</sub>	43.49 <sup>a</sup>	48.00 <sup>a</sup>	85.00 <sup>b</sup>	37.00 <sup>a</sup>	0.42 <sup>a</sup>	78.00 <sup>a</sup>	67.00 <sup>b</sup>
Testigo susceptible							
T <sub>2</sub>	51.64 <sup>a</sup>	52.75 <sup>a</sup>	86.25 <sup>a</sup>	33.50 <sup>a</sup>	0.38 <sup>a</sup>	84.00 <sup>a</sup>	84.00 <sup>a</sup>
DSH	9.87	5.87	3.61	6.74	0.06	12.00	15.00

IAT = incidencia de antracnosis, DIF = días a floración, DMF = días a madurez fisiológica, PLLG = período de llenado de grano, PAS = porcentaje de amarre de semilla, PAV = porcentaje de amarre de vaina, POLLG = período del ciclo ocupado para el llenado de grano, T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = BayoMex. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey, P≤0.05). † = días ¶ = porcentaje

## INDICADORES DE EFICIENCIA FISIOLÓGICA

Entre las líneas del grupo tolerante hubo diferencias significativas para las tasas de crecimiento de semilla en el ciclo, de llenado de grano y de acumulación de biomasa en el ciclo, la relación entre la tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa y la media geométrica; en tanto que, entre las líneas susceptibles sólo la tasa de acumulación de biomasa en el ciclo mostró diferencias significativas. Éste conjunto de respuestas indican la mayor flexibilidad de las líneas tolerantes para responder al estrés impuesto por el déficit hídrico, sobre todo en los procesos relacionados con la acumulación de biomasa en el grano y de removilización de sustancias de reserva a la semilla.

La mayor eficiencia de las líneas tolerantes es confirmada por las diferencias en el índice de cosecha. La mayoría de las líneas del grupo tolerante (66 %) tuvieron índices de cosecha altos, que fluctuó de 0.41 a 0.53; en las líneas susceptibles el índice estuvo entre 0.34 y 0.45 (Cuadro 5). Las líneas tolerantes 205 y 238, provenientes del cruzamiento AC1028 x Pinto Sierra, tuvieron un índice de cosecha de 0.52, valor que es cercano al encontrado por Rosales *et al.* (2000) para la población AC1028 (0.55). Los índices de cosecha mayores observados en las líneas tolerantes indican la mayor eficiencia para acumular biomasa en el grano en condiciones de sequía, como una respuesta de la capacidad de las líneas para minimizar el efecto del estrés hídrico sobre su capacidad productiva.

En las tasas de crecimiento las líneas susceptibles y los testigos presentaron las menores ganancias por día; en el grupo de líneas susceptibles las de menor crecimiento fueron 122 y 144.

Los mayores índices de susceptibilidad a la sequía se obtuvieron en las líneas susceptibles y en T<sub>2</sub> (Cuadro 5), en tanto que el grupo tolerante varió de 0.38 (línea 238) a 0.75 (línea 69); la línea 92 presentó una combinación de media geométrica alta y de valores intermedios en éste índice y el porcentaje de reducción del rendimiento.

Cuadro 5. Indicadores de eficiencia fisiológica en sequía de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales, en condiciones de sequía en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Línea	Indicadores de eficiencia fisiológica						MG	ISS
	IC	TCSC (g d <sup>-1</sup> ) <sup>†</sup>	TLLG (g d <sup>-1</sup> )	TABC (g d <sup>-1</sup> )	RTLLGB	PR (%) <sup>¶</sup>		
Tolerantes								
60	0.48 <sup>a</sup>	0.16 <sup>a</sup>	0.44 <sup>a</sup>	0.27 <sup>b</sup>	1.66 <sup>a</sup>	24.07 <sup>a</sup>	17.48 <sup>a</sup>	0.60 <sup>a</sup>
69	0.46 <sup>a</sup>	0.12 <sup>b</sup>	0.31 <sup>b</sup>	0.20 <sup>b</sup>	1.59 <sup>a</sup>	30.46 <sup>a</sup>	13.84 <sup>b</sup>	0.75 <sup>a</sup>
92	0.41 <sup>b</sup>	0.22 <sup>a</sup>	0.57 <sup>a</sup>	0.46 <sup>a</sup>	1.22 <sup>b</sup>	23.43 <sup>a</sup>	23.67 <sup>a</sup>	0.58 <sup>a</sup>
127	0.42 <sup>b</sup>	0.14 <sup>b</sup>	0.37 <sup>b</sup>	0.28 <sup>b</sup>	1.35 <sup>b</sup>	31.52 <sup>a</sup>	17.01 <sup>b</sup>	0.78 <sup>a</sup>
205	0.52 <sup>a</sup>	0.15 <sup>b</sup>	0.42 <sup>b</sup>	0.21 <sup>b</sup>	2.17 <sup>a</sup>	17.30 <sup>a</sup>	16.02 <sup>b</sup>	0.43 <sup>a</sup>
238	0.53 <sup>a</sup>	0.15 <sup>b</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	2.02 <sup>a</sup>	15.35 <sup>a</sup>	15.30 <sup>b</sup>	0.38 <sup>a</sup>
DSH	0.10	0.05	0.14	0.14	0.69	21.58	6.56	0.63
Susceptibles								
70	0.41 <sup>a</sup>	0.11 <sup>a</sup>	0.25 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	1.01 <sup>a</sup>	56.87 <sup>a</sup>	14.77 <sup>a</sup>	1.41 <sup>a</sup>
71	0.37 <sup>a</sup>	0.13 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.34 <sup>a</sup>	1.02 <sup>a</sup>	45.39 <sup>a</sup>	17.49 <sup>a</sup>	1.13 <sup>a</sup>
102	0.34 <sup>b</sup>	0.09 <sup>a</sup>	0.20 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	0.80 <sup>b</sup>	59.68 <sup>a</sup>	16.16 <sup>a</sup>	1.48 <sup>a</sup>
117	0.37 <sup>a</sup>	0.10 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	1.11 <sup>a</sup>	47.79 <sup>a</sup>	14.65 <sup>a</sup>	1.19 <sup>a</sup>
122	0.45 <sup>a</sup>	0.09 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	0.18 <sup>b</sup>	1.44 <sup>a</sup>	63.52 <sup>a</sup>	13.73 <sup>a</sup>	1.58 <sup>a</sup>
144	0.43 <sup>a</sup>	0.09 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	0.16 <sup>b</sup>	1.56 <sup>a</sup>	59.49 <sup>a</sup>	13.05 <sup>a</sup>	1.48 <sup>a</sup>
DSH	0.10	0.05	0.14	0.14	0.69	21.58	6.56	0.63
Testigos tolerantes								
T <sub>1</sub>	0.48 <sup>a</sup>	0.10 <sup>a</sup>	0.25 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	1.52 <sup>a</sup>	28.05 <sup>b</sup>	11.18 <sup>a</sup>	0.69 <sup>b</sup>
T <sub>3</sub>	0.37 <sup>b</sup>	0.06 <sup>a</sup>	0.15 <sup>a</sup>	0.16 <sup>a</sup>	0.95 <sup>b</sup>	25.28 <sup>b</sup>	7.29 <sup>a</sup>	0.62 <sup>b</sup>
Testigos susceptibles								
T <sub>2</sub>	0.43 <sup>a</sup>	0.09 <sup>a</sup>	0.22 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	0.97 <sup>a</sup>	52.82 <sup>a</sup>	11.14 <sup>a</sup>	1.32 <sup>a</sup>
DSH	0.08	0.04	0.11	0.11	0.56	17.47	5.31	0.51

IC = índice de cosecha, TCSC = tasa de crecimiento semilla en el ciclo, TLLG = tasa de llenado de grano, TCBC = tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, RTLLGB = relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, PR = porcentaje de reducción, MG = media geométrica, ISS = índice de susceptibilidad a la sequía, T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = BayoMex. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey, P≤0.05) † = gramos por día ¶ = porcentaje.

La relación entre las tasas de llenado de grano (demanda) y de acumulación de biomasa en el ciclo (fuente), que nos indica la proporción en que la producción de biomasa por día en la planta satisface los requerimientos de fotosintatos de los órganos reproductores, mostró diferencias significativas dentro de los grupos, en la mayoría de ellas (80 %) los valores de la relación fueron mayores a 1, con excepción de la línea susceptible 102 y de T<sub>2</sub> y T<sub>3</sub> (Cuadro 5); por lo que éstos genotipos son menos eficientes para acumular biomasa en el grano durante la época de llenado de grano, de acuerdo con Scully y Wallace (1990) quienes señalan que valores mayores a uno resultan de una mayor acumulación de biomasa en el grano durante la fase reproductiva. Las líneas más eficientes por su acumulación de asimilados en la semilla fue el grupo tolerante, por lo que, a pesar del estrés causado por el déficit hídrico, continúan produciendo asimilados al mantener activo su aparato fotosintético así como un sistema conductor viable para el transporte y distribución de éstos productos y de otros en reserva hacia la semilla. La distribución de asimilados en frijol en sequía es importante, ya que las variedades tolerantes son más eficientes para distribuirlos a la semilla (Samper y Adams, 1985), en leguminosas la mejor fuente de asimilados para el desarrollo de la semilla es el resultante de la retranslocación de las hojas, el tallo y la pared de la vaina (D'sousa y Coulson, 1987; Wright *et al.*, 1991).

En la media geométrica, sólo las líneas tolerantes mostraron significancia, posiblemente por las respuestas diferenciales a la sequía mostrada por cada una de las líneas evaluadas. No se visualizó una tendencia típica entre ésta característica y la naturaleza de las líneas (Cuadro 5), susceptible o tolerante; sin embargo, la mejor línea tolerante (92) presentó también la mayor media geométrica; en tanto que, los testigos presentaron la menor, posiblemente debido a que sus rendimientos son bajos tanto en riego como en condiciones de estrés. La media geométrica mostró correlación altamente significativa con el peso de grano (0.89), la acumulación de biomasa en el vástago (0.84), la tasa de crecimiento de semilla en el ciclo (0.86), tasa de llenado de grano (0.84) y la tasa de acumulación de biomasa en el ciclo (0.86), en condición de sequía, posiblemente porque la media geométrica está más asociada con el potencial de rendimiento que con la capacidad para tolerar el estrés. Aunque un alto potencial de rendimiento puede ser importante en condiciones de sequía, es necesario que para que se manifieste en estas

condiciones se complemente con otras características, para reducir al mínimo el efecto de la sequía.

Cuadro 6. Coeficiente de correlación y nivel de significancia estadística entre 13 características, en la evaluación de líneas de frijol con diferente grado de tolerancia a sequía bajo condiciones de sequía (n = 15). Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

£	NSN	NPS	NVN	NPV	PG	BV	TCSC	TLLG	TABC	PLLG	IC	POLLG	RTLLGB
NSN	1.00	0.99**	0.93**	0.92**	0.81**	0.62*	0.82**	0.78**	0.74**	-0.13	0.18	-0.30	0.12
NPS		1.00	0.93**	0.92**	0.80**	0.61*	0.83**	0.77**	0.74**	-0.13	0.19	-0.28	0.11
NVN			1.00	0.95**	0.83**	0.76**	0.83**	0.76**	0.85**	0.08	-0.01	-0.11	-0.05
NPV				1.00	0.75**	0.64*	0.75*	0.67*	0.74**	0.02	0.01	-0.08	-0.03
PG					1.00	0.72**	0.99**	0.97**	0.80**	0.08	0.25	-0.34	0.32
BV						1.00	0.66*	0.58*	0.97**	0.42	-0.43	-0.03	-0.35
TCSC							1.00	0.98**	0.76**	0.03	0.03	-0.35	0.38
TLLG								1.00	0.68**	-0.08	-0.08	-0.48	0.49
TABC									1.00	0.29	0.29	-0.03	-0.27
PLLG										1.00	-0.42	0.76**	-0.42
IC											1.00	-0.48*	0.92**
POLLG												1.00	-0.61*
RTLLGB													1.00

£ característica, NSN = número de semillas normales, NPS = número de semillas potenciales, NVN = número de vainas normales, NPV = número potencial de vainas, PG = peso de grano, BV = biomasa de vástago, POLLG = proporción del ciclo ocupado para el llenado de grano, IC = índice de cosecha, TCSC = tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, TLLG = tasa de llenado de grano, TABC = tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, RTLLGB = relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, \* = significativo, \*\* = altamente significativo ( $\alpha=0.05$ ).

El porcentaje de reducción del grano no mostró diferencias significativas dentro de los grupos, el grupo de líneas tolerantes mostró porcentajes de reducción en el orden de 15.3 a 23.7 %, estos porcentajes son menores a los obtenidos por Schneider *et al.* (1997), 29 % de reducción en el rendimiento bajo sequía en la población AC1028, en tanto que, el grupo de las susceptibles mostró reducciones de 45.4 a 63.5 % que son superiores a los encontrados por éstos autores, en

ésta característica las líneas susceptibles fueron más sensibles al tener mayor reducción en su rendimiento.

La reducción por rendimiento mostró relaciones inversas significativas con el índice de cosecha (-0.60), y las tasas de llenado de grano (-0.59) y de semilla en el ciclo (-0.57), así como con la relación entre la tasa de llenado de grano y acumulación de biomasa (-0.57). Las características agrupadas en los componentes principales 1 y 2, muestran la ausencia de correlaciones entre las características individuales de los grupos de eficiencia y productividad (Cuadro 6), y que el comportamiento de las líneas tolerantes y susceptibles en sequía depende de ambos grupos de características; éste tipo de relación permitiría la selección independiente hacia características de ambos tipos de atributos.

En el índice de susceptibilidad a la sequía, las líneas susceptibles tuvieron índices mayores a uno (1.13 y 1.58) y en el grupo tolerante menores a 1 (0.43 a 0.78), con la separación significativa entre grupos de líneas (Cuadro 5). El índice de susceptibilidad a la sequía mostró correlaciones negativas y significativas con el índice de cosecha (-0.53), las tasas de crecimiento de semilla en el ciclo (-0.51) y de llenado de grano (-0.52), y la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa (-0.49), así como con el peso de grano (-0.47), y positiva con la reducción por sequía (0.99). Éstos resultados indican que la mayor susceptibilidad a la sequía está determinada por una menor eficiencia en la acumulación de biomasa en el grano y por lo tanto, menor rendimiento; situación a la que se agrega la reducción en la formación de vainas y de granos al inicio del período reproductivo.

## **CONCLUSIONES**

Las líneas tolerantes fueron más estables que las líneas susceptibles, debido a que los componentes de rendimiento fueron menos afectados por la sequía, lo que les permitió obtener rendimientos mayores bajo estrés. Las características que explicaron en proporción mayor la variación de las líneas en sequía estuvieron asociadas con la capacidad de producción como el número de semillas normales y potenciales, de vainas normales y potenciales y peso de grano,

así como atributos de eficiencia fisiológica como las tasas de llenado de grano, de semilla en el ciclo y de acumulación de biomasa, la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, el índice de cosecha y la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano.

En sequía las líneas tolerantes mantuvieron su capacidad productiva principalmente debido a su habilidad fisiológica para acumular y removilizar sus reservas a los sitios de demanda. El efecto de la sequía fue particularmente notable en líneas y variedades susceptibles, debido a que la falta de agua en la etapa reproductiva afecta el número, tamaño, calidad biológica de la semilla y la eficiencia fisiológica de la planta.

Las líneas tolerantes 92, 205, 238, 60 y 69 mostraron una eficiencia mayor, tanto para translocar y removilizar sus reservas a los sitios de demanda, como para mantener activo su aparato fotosintético y su sistema conductor bajo sequía.

El método empleado para la selección de características permitió agrupar atributos individuales complejos como el rendimiento, en componentes de productividad y de eficiencia fisiológica no correlacionados entre ellos, e identificar características morfológicas y fisiológicas relacionadas con la tolerancia a la sequía, que son más fáciles y prácticas de medir individualmente, y cuyo manejo permite mejorar la eficiencia fisiológica y la productividad en sequía para obtener una mayor tolerancia al estrés hídrico.

## **LITERATURA CITADA**

- Acosta D. E., A. D. Amador R., y J. A. Acosta G. 2004. Abcisión de estructuras reproductivas en frijol común bajo condiciones de secano. *Agricultura Técnica* 29(2):155-168.
- Acosta G., J. A., and J. Kohashi S. 1989. Effect of water stress on growth and yield of indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *Field Crops Research* 20:81-93.
- Bacon, A. M. 2004. *Water use efficiency in plant biology*. Blackwell Publishing. Oxford. 327 p.

- Boyer, J. S. 1992. Mechanisms for obtaining water use efficiency and drought resistance. In H. T. Stalker and J.P. Murphy (Eds) Plant breeding in the 1990's. CABI. pp:181-200.
- D'Souza, H. A., and C. Coulson L. 1987. Dry matter production and partitioning in two cultivars of *Phaseolus vulgaris* under different watering regimes. Trop Agric. (Trinidad) 65 (2):179-181.
- Egli, B. D. 2004. Seed- fill duration and yield of grain crops. Advances in Agronomy 83:243-279.
- Fischer, R. A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I grain yield responses. Australian Journal Agricultural Research 29:897-912.
- Foster, E. F., A. Pajarito, and J. Acosta G. 1995. Moisture stress impact on N partitioning, N remobilization and N-use efficiency in beans (*Phaseolus vulgaris*). Journal Agricultural Science 124:27-37.
- García E. 1988. Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. Instituto de Geografía UNAM. México, D. F. 217 p.
- Hall, A. E. 2001. Crop responses to environment. CRC Press, Boca Raton, FL 232 p.
- Hargurdeep, S. S., and E. Westgate M. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. Advances in Agronomy 68:59-96.
- Ludlow, M. M., and R. Muchow C. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop in water-limited environments. Advances in Agronomy 43:107-153.
- Ramírez V., P., and J. A. Acosta G. 1995. Factores abióticos que afectan la productividad del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con énfasis en la sequía: In: Diversidad genética y patología del frijol. J. Pérez M., R. Ferrera C., R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp: 52-68.
- Ramírez V., P., and J. Kelly D. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. Euphytica 99:127-136.
- Rodríguez G., M. N., P. Ramírez V., F. Castillo G., J. Ortiz C., C. B. Peña V., y M. Livera M. 2007. Selección de líneas de frijol resistentes a sequía con marcadores agronómicos y fisiológicos. Proceso de edición en la Revista Fitotecnia Mexicana. (en proceso Fitotecnia)
- Rosales S., R., P. Ramírez V., A. Acosta G., F. Castillo G., and J. Kelly D. 2000. Rendimiento de grano y tolerancia a la sequía del frijol común en condiciones de campo. Agrociencia 34:153-165.
- Rosales S., R., J. Kohashi S., J. A. Acosta G., C. Trejo L., J. Ortiz C., and J. Kelly D. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. Field Crops Research 85:203-211.
- Saini, H. S., and M. Westgate E. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. Advances in Agronomy 68:59-96.
- Samper, C. M., and W. Adams. 1985. Geometric mean of stress and control yield as a selection criterion for drought tolerance. Annual Report of Bean Improvement Cooperative 28:53-54.

- SAS Institute, Inc .2000. SAS User's Guide. Release 8.1. ed SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- Schneider, A. K., R. Rosales S., F. Ibarra P., B. Cazares E., J. A. Acosta G., P. Ramírez V., N. Wassimi, and J. Kelly D. 1997. Improving common bean performance under drought stress. *Crop Science* 37:43-50.
- Scully, B. T., and H. Wallace D. 1990. Variation in and relationship of biomass, growth rate, harvest index, and phenology to yield of common bean. *Journal American Soc HortScience* 115:218-225.
- Singh, S. P. 1995. Selection for water-stress tolerance in interracial population of common bean. *Crop Science* 35:118-124.
- Terán, H., and P. Singh S. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Science* 42:64-70.
- Tuinstra, M. R., G. Ejeta and P. Goldsbrough. 1998. Evaluation of near-isogenic sorghum lines contrasting for QTL markers associated with drought tolerance. *Crop Science* 38:835-842.
- Turner, C. N., C. Wright G., and M. Siddque H. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.
- Vieira, R. D., D. Tekrony M., and D. Egli B. 1992. Effect of drought and defoliation stress in the field on soybean seed germination and vigor. *Crop Science* 32:471-475.
- White, J. W., and S. Singh P. 1991. Breeding for adaptation to drought. In: a van Schoonhoven and O. Voysest. *Common Beans Research for Crop Improvement* pp 501-550.
- Wright, G. C., T. Hubick K., and D. Farguhar G. 1991. Physiological analysis of peanut cultivar response to timing and duration of drought stress. *Australian Journal Agricultural Research* 42:453-470.
- Wortmann, C. S., R. Kirby A., C. Elude A., and D. Allan J. 1998. Atlas of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) production in Africa. CIAT, Cali, Colombia.
- Ying, S. X., and B. Webster D. 1986. Effects of water stress on pollen of *Phaseolus vulgaris* L. *Journal American Soc HortScience* 111(5):807-810.
- Yañes J., P., y J. Kohashi S. 1987. Effect of water stress on the ovules of *Phaseolus vulgaris* L. *Annual Report of Bean Improvement Cooperative* 30:16-17.
- Zavala, F., P. Bramel J., J. Eastin D., M. Witt D. and D. Andrews J. 1992. Increasing the efficiency of crop selection for unpredictable environments. *Crop Science* 32:51-57.
- Zinselmeier, C., E. Westgate M., and J. Jones R. 1995. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. *Crop Science* 35:158-163.

## **CAPÍTULO 5**

### **FUNCIONAMIENTO DE LÍNEAS DE FRIJOL TOLERANTES A LA SEQUÍA EN ESTRÉS HÍDRICO EN INVERNADERO**

#### **FUNCTIONING OF DROUGHT-TOLERANT DRY BEAN LINES UNDER WATER STRESS IN GREENHOUSE**

##### **RESUMEN**

Para evaluar el funcionamiento de líneas tolerantes a la sequía en condiciones controladas de estrés hídrico, con base en respuestas fisiológicas específicas, se condujo un experimento en el ciclo otoño-invierno de 2005, en un invernadero localizado en el Campus Montecillo del Colegio de Postgraduados. Seis líneas S<sub>10</sub> emparentadas derivadas de la cruce AC1028 x Pinto Sierra, tres líneas tolerantes a la sequía (60, 69 y 92) y tres líneas susceptibles (70, 102 y 122) fueron evaluadas en riego y sequía durante el llenado de grano, en un diseño de bloques al azar con tres repeticiones. Las características evaluadas fueron transpiración, fotosíntesis, conductancia estomática, temperatura de la hoja, eficiencia en el uso del agua, estimación de biomasa en el vástago y del rendimiento, la diferencia de presión de vapor hoja-aire, el peso específico, tamaño y retención de la hoja, peso de biomasa, características fenológicas e indicadores de eficiencia fisiológica. Los análisis de componentes principales y de conglomerados de 19 características fenotípicas, muestran que las líneas tolerantes y susceptibles a la sequía presentan respuestas fenotípicas similares dentro de cada grupo, con notables diferencias entre grupos. Las líneas tolerantes fueron superiores a las líneas susceptibles en las tasas de crecimiento de semilla en el ciclo, de llenado de grano, peso de grano, índice de cosecha, estimación de peso de grano, relación entre las tasas de llenado de grano y de acumulación de biomasa, y peso específico y tamaño de hoja; en contraste, las líneas susceptibles mostraron mayor senescencia y abscisión de las hojas. Las líneas tolerantes a la sequía 92, 69 y 60, son una importante fuente de germoplasma para el desarrollo de nuevas variedades comerciales tolerantes, y para continuar estudiando las bases genéticas, fisiológicas y moleculares de la tolerancia a la sequía.

*Palabras claves:* respuesta, funcionamiento fisiológico, tolerancia a la sequía.

## **ABSTRACT**

To evaluate the performance of drought-tolerant dry bean lines under controlled conditions of water stress based on specific physiological responses, an experiment was carried out in the Fall-Winter period in 2005, in a greenhouse located at the Campus Montecillo of the Colegio de Postgraduados. Six related lines S<sub>10</sub> derived from the cross AC1028 x Pinto Sierra, three drought tolerant lines (60, 69 y 92) and three drought susceptible lines (70, 102 y 122), were evaluated under irrigation and drought during grain filling, in a randomized complete block design with three replications. The traits evaluated were transpiration, photosynthesis, stomatal conductance, leaf temperature, water use efficiency, estimation of stem biomass and yield, leaf-to-air vapor pressure difference, specific leaf weight, leaf size and leaf retention, biomass weight, phenological traits, and physiological efficiency indexes. Principal component and cluster analysis of 19 phenotypic traits showed that tolerant and susceptible lines presented similar phenotypic responses within each group, with striking differences between groups. Drought tolerant lines were superior to susceptible lines in the rate of seed filling in the growing season, seed filling, seed weight, harvest index, estimation of grain weight, the ratio between the rate of grain filling and biomass accumulation, and specific leaf weight and size of leaf; in contrast, susceptible lines showed larger senescence and abscission of leaves. The drought tolerant lines 92, 69 and 60, are an important source of germplasm for the development of new tolerant commercial varieties, and as a source for studying the genetic, physiological and molecular bases of drought tolerance.

**Key words:** responses, physiological functioning, drought tolerance.

## **INTRODUCCIÓN**

El agua disponible para las actividades agrícolas disminuye progresivamente; por lo que el diseño de estrategias para aumentar la productividad de los cultivos en éstas condiciones debe considerar la mejora de los aspectos siguientes: 1) la eficiencia del riego; 2) la eficiencia del uso

del agua; y 3) la tolerancia de las plantas a la sequía (Boyer, 1991). De éstos tres aspectos, el más difícil de implementar es el relacionado con la generación de variedades a la tolerancia a la sequía, ya que ésta es una característica compleja de las plantas que interacciona con otros factores, como las temperaturas altas y la incidencia de patógenos (Ramírez y Acosta, 1994), así como la humedad relativa y la radiación solar alta; factores que aumentan la evaporación y transpiración, incrementando el déficit de humedad en el suelo que limita el desarrollo de los cultivos (Quirino y Papakryiakou, 2003; Wu *et al.*, 2004; Narasimhan y Srinivasan, 2005). Los diferentes tipos de estrés ambiental provocan respuestas complejas en las plantas, y representan un problema fundamental en la agricultura, ya que afectan la supervivencia y la productividad de los cultivos (Rodríguez, 2006); en respuesta, las plantas desarrollan una variedad de mecanismos y estrategias para sobrevivir y reproducirse bajo estrés hídrico (Ramírez, 1992; Turner *et al.*, 2001). Por ejemplo, las características que explican la adaptación de las plantas al estrés hídrico, asociadas a la morfología y la fenología, tales como el tamaño, la distribución y la profundidad de la raíz, las propiedades del xilema o el almacenamiento de reservas, son mayormente constitutivas más que inducidas por el estrés (Passioura, 2002); para reducir la pérdida de agua las plantas presentan respuestas morfológicas, como la orientación y el enrollamiento de las hojas, cuya caída y muerte reduce la transpiración y la superficie fotosintética (Kramer, 1983).

La inadecuada disponibilidad de agua en el suelo, en cantidad y distribución, conduce al déficit hídrico en la planta y afecta diversos procesos fisiológicos. Éstas respuestas tienen diferentes escalas de tiempo; así, los cambios en el potencial hídrico de la hoja, la presión de turgencia y la resistencia estomática ocurren en segundos o minutos; el crecimiento celular, la acumulación de prolina o betaina y la degradación de polisacáridos son afectados en horas; el efecto de la sequía sobre la expansión foliar, el crecimiento del tallo y de la raíz puede requerir varios días; y los procesos reproductivos y el rendimiento de grano días o meses (Shinha, 1986).

Los efectos morfológicos más notables provocados por la sequía son la reducción del tamaño de la planta, del área foliar y del rendimiento (Chávez *et al.*, 2003), de la acumulación de biomasa, de la longitud del tallo y del número de ramas (Acosta y Kohashi, 1989). En la etapa reproductiva la sequía provoca la reducción de las tasas de crecimiento de la semilla, de acumulación de biomasa y de llenado de grano, así como del índice de cosecha, en cuyo caso el

nivel de reducción es proporcional a la intensidad del estrés hídrico (Ramírez y Acosta, 1994). La acumulación de biomasa es afectada por la sequía, pero no todos los genotipos, responden de la misma forma a la misma condición de estrés; por ejemplo, hay una relación inversa significativa entre el grado de acumulación de biomasa en las hojas y el rendimiento bajo sequía, (Ramírez, 1992). El efecto de la sequía sobre la elongación reduce el tamaño de las hojas y la eficiencia fotosintética (Azcon y Talon, 1996), así como el área foliar, el cierre estomático y la eficiencia en la fijación de carbono (Kramer, 1983), como lo mostraron Kohashi *et al.* (2002) en genotipos no emparentados, en los que encontraron una menor reducción en el área foliar del genotipo tolerante a la sequía respecto al susceptible, lo que se acentuó en etapas avanzadas de desarrollo de las plantas.

La capacidad fotosintética de una planta está determinada principalmente por el área foliar y las tasas de asimilación de CO<sub>2</sub> de las hojas; y el estrés severo inhibe la fotosíntesis y causa un desbalance en los procesos metabólicos, que altera el contenido de metabolitos y las funciones celulares (Lawlor y Cornic, 2002). Con frecuencia, la transpiración decrece paralelamente con la fotosíntesis, lo que sugiere que el cierre de los estomas limita ambos procesos (Flexas y Medrano, 2002). La sequía en condiciones de campo reduce la conductancia estomática, y la transpiración, y aumenta la temperatura de la hoja, en ambos casos, la magnitud puede variar con el genotipo (Ehleringer *et al.*, 1991). Diferentes niveles de déficit de agua, antes y después de la floración afectan la distribución de biomasa en frijol (D'Souza y Coulson, 1987). La acumulación de biomasa es un buen indicador del efecto de estrés durante períodos prolongados, por lo que, las variedades tolerantes a la sequía son más eficientes para distribuir asimilados a la semilla durante el llenado de grano (Samper y Adams, 1985).

La evaluación de la eficiencia en el uso del agua generalmente considera sólo a la biomasa de la parte aérea de la planta respecto al agua consumida (gramos de biomasa/gramos de agua transpirada); sin embargo, la biomasa de los órganos subterráneos es también importante (Wayne, 2002); ya que raíces con baja capacidad de absorción, tendrán un menor consumo de agua y dejarán mayor humedad en el suelo disponible para etapas de desarrollo de la planta más avanzadas, como la del llenado de grano (Ludlow y Muchow, 1990). La producción de biomasa por unidad de agua usada depende de la anatomía y fisiología de la hoja; y la variación en la

eficiencia del uso del agua con frecuencia están bajo control genético en la planta (Boyer, 1991), por lo que, es posible incrementarlo mediante el mejoramiento genético (Kramer, 1983).

El conocimiento de los efectos de la sequía sobre las plantas y de sus respuestas es útil para mejorar las prácticas de manejo y el éxito en el mejoramiento genético (Chávez *et al.*, 2003), con este propósito, Rodríguez *et al.* (2007) con base en respuestas morfológicas e indicadores de eficiencia reproductiva y fisiológica seleccionaron un grupo de 25 líneas emparentadas S<sub>9</sub> tolerantes y susceptibles a la sequía, evaluadas en condiciones de estrés hídrico en campo en 2004; a partir de éste grupo se eligieron 12 líneas S<sub>10</sub> cuya naturaleza de tolerancia a la sequía se comprobó en condiciones de estrés hídrico en campo en 2005; en ambas evaluaciones se identificó un grupo de respuestas que explicaron el comportamiento bajo estrés hídrico de líneas tolerantes y susceptibles a la sequía.

Con el objeto de definir criterios de selección adicionales a los identificados en condiciones de campo en ciclos anteriores, se evaluó el funcionamiento de plantas de líneas tolerantes a la sequía en condiciones controladas de estrés hídrico en invernadero con base principalmente en respuestas fisiológicas.

## **MATERIALES Y MÉTODOS**

El presente estudio se estableció el 19 de agosto de 2005 en condiciones de invernadero en el Colegio de Postgraduados, Campus Montecillo, Edo. de México, localizado a 19° 30' latitud N y 98° 51' de longitud W, con altitud de 2250 m. Se evaluaron seis líneas emparentadas de frijol, tres tolerantes a la sequía (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122), seleccionadas por sus respuestas a la sequía en 2004 por Rodríguez *et al.* (2007), derivadas de familias F<sub>3</sub> e incrementadas diez generaciones, provenientes de la cruce de los progenitores AC1028 X Pinto Sierra (Ramírez y Kelly, 1998), adaptadas a las condiciones de los Valles Altos y seleccionadas en el Programa de Frijol de la Especialidad de Genética, en el Colegio de Postgraduados.

Las seis líneas se evaluaron en dos condiciones de humedad (riego y sequía) en la etapa reproductiva, con tres repeticiones por condición de humedad. La parcela experimental consistió

de siete macetas con una capacidad de 10 kg; a la siembra se colocaron seis semillas en cada maceta para dejar posteriormente sólo tres plantas; el sustrato utilizado fue una mezcla de tierra de monte con arena de río en proporción 1:1. Para los muestreos de biomasa y área foliar se tomaron seis macetas; las variables fisiológicas se midieron sólo en una maceta con tres plantas por repetición. Se realizaron dos aplicaciones de fertilización foliar (Bayfolan) en la etapa vegetativa en ambos experimentos; no hubo presencia de plagas ni enfermedades. El riego se suspendió al inicio de la floración para proporcionar el tratamiento de sequía durante 44 días. El nombre, acrónimos y unidades de las 21 características consideradas en éste estudio se muestran en el Cuadro 1.

Cuadro 1. Características (21) evaluadas en líneas de frijol con tolerancia contrastante a la sequía, en dos condiciones de humedad en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Característica	Acrónimos	Unidades
Transpiración	TR	$\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-2}$
Conductancia estomática	CE	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-2}$
Fotosíntesis	FTS	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-2}$
Temperatura de la hoja	TH	$^{\circ}\text{C}$
Diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire	DPV <sub>h-a</sub>	HPa
Eficiencia en el uso del agua	EUA	$\mu\text{mol CO}_2 / \text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{s}^{-1}$
Estimación de la cantidad de biomasa en el vástago	ECBV	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-2}$
Estimación del rendimiento de grano	ERG	$\mu\text{mol CO}_2 \text{m}^{-2} \text{s}^{-2}$
Peso específico de la hoja	PEH	Gramos
Tamaño de hoja	TH	$\text{cm}^2$
Senescencia y abscisión de hojas	SAH	Número de hojas
Área foliar	AF	$\text{cm}^2$
Biomasa (hoja, tallo, pecíolo, raíz y órganos reproductivos)	BH, BT, BP, BR y BOR	Gramos
Días a inicio de floración	DIF	Días
Días a madurez fisiológica	DMF	Días
Índice de cosecha	IC	Sin unidades
Período de llenado de grano	PLLG	Días
Tasa de crecimiento de semilla en el ciclo	TCSC	$\text{g d}^{-1}$
Tasa de llenado de grano	TLLG	$\text{g d}^{-1}$
Tasa de acumulación de biomasa en el ciclo	TCBC	$\text{g d}^{-1}$
Relación entre de la tasa de llenado de grano y la de biomasa	TLLGB	Sin unidades

Se hicieron mediciones instantáneas a medio día (12:00 h pm) de transpiración, fotosíntesis, conductancia estomática y temperatura de la hoja en la línea tolerante 92 y la línea susceptible 122 a los 34, 56, 60, 71, 74, 77, 78 y 79 días después de la siembra (dds), con un sistema portátil

de fotosíntesis LI-6400 (LICOR Inc. Lincoln, NE.EE.UU.); a partir de los 77 días después de la siembra (dds), las mediciones se hicieron en las seis líneas.

La eficiencia en el uso del agua se calculó con base en Turner (1997), a partir de la cual se calculó la cantidad de biomasa en el vástago (transpiración x eficiencia en el uso del agua) y el rendimiento de grano (transpiración x eficiencia en el uso del agua x el índice de cosecha) mediante la fórmula propuesta por Turner *et al.* (2001) con los datos obtenidos a los 77 dds. La diferencia de presión de vapor hoja-aire se calculó con la diferencia entre la presión de vapor a saturación a la temperatura de la hoja ( $e_{s(h)}$ ) y la presión de vapor actual del aire ( $e_a$ ) en la cámara de asimilación, sólo en las dos líneas de respuesta contrastante a la sequía antes mencionadas, en los ocho muestreos. La presión de vapor en las cámaras subestomáticas se determinó considerando que el aire estaba a saturación con la siguiente ecuación (Unwin, 1980).

$$\log_{10}e_{s(h)}=9.24349-(2305/t)-(500/t^2)-(100000/t^3) \text{ (ecuación 1)}$$

donde:

$e_{s(h)}$  es la presión de vapor a saturación a la temperatura de la hoja (t)

t = temperatura de la hoja en °K = (273.15 + °C);

La presión de vapor actual del aire ( $e_a$ ) en la cámara de asimilación se obtuvo determinando la presión de vapor a saturación del aire = ( $e_{s(t_a)}$ ) utilizando la ecuación 1.

donde:  $t_a$  es la temperatura del aire; finalmente la presión de vapor actual ( $e_a$ ) se obtuvo de la siguiente forma:

$$(e_a) = (e_{s(t_a)} * HR); \text{ donde HR = humedad relativa.}$$

Posteriormente, se calculó la diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire ( $DPV_{h-a}$ ) como:

$$(DPV_{h-a}) = e_{s(h)} - e_a \text{ en hecto Pascales (hPa)}$$

El peso específico de la hoja se calculó con la relación entre el peso seco y el área de tres folíolos maduros. El tamaño de hoja se obtuvo con base en el promedio del área de tres folíolos maduros la retención de la hoja se determinó con el número de hojas desprendidas por planta, ambas características se evaluaron a los 77 dds. En los primeros seis muestreos en tres plantas por repetición se midieron el área foliar, con un integrador de área (Marca LI-COR modelo LI 3000

Area meter), y la biomasa; dos muestreos se realizaron en la etapa vegetativa a los 34 y 51 dds y cuatro en la reproductiva a los 67, 78, 84 y 95 dds. La biomasa se midió en (g) separando al peso seco de hojas, tallo, pecíolos, raíz y órganos reproductivos, después de secar las muestras a 70°C por 72 h; utilizando una balanza electrónica (Explorer  $\pm 0.01$ g. Ohaus Corp. Park N. J. EE. UU).

Los días a inicio de la floración, a madurez fisiológica y el período de llenado de grano se determinaron con base en la parcela total. Los indicadores de eficiencia fisiológica como la tasa de crecimiento de semilla; tasa llenado de grano; la tasa de acumulación de biomasa en el ciclo; la relación entre la tasa de llenado de grano y la acumulación biomasa y el índice de cosecha con base en Rodríguez *et al.* (2007).

Las características evaluadas en condiciones de sequía se analizaron estadísticamente con base en un modelo de bloques completos al azar con tres repeticiones. La comparación de medias se realizó con base en Tukey ( $\alpha \leq 0.05$ ). Además, se realizaron análisis de componentes principales con 19 variables y con la matriz de correlaciones y un análisis de conglomerados con base en las distancias euclidianas y como método de agrupamiento el jerárquico por pares de los promedios aritméticos de medias ponderadas (UPGMA). El análisis de conglomerados se realizó con el paquete Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System (NTSYSpc) (Rohlf, 1998), y los otros análisis con el paquete estadístico SAS ver 8.1 (SAS, 2000).

## **RESULTADOS Y DISCUSIÓN**

El análisis de componentes principales con 19 características evaluadas en condiciones de sequía explicó 92 % de la varianza total con los tres primeros componentes, de los que los dos primeros acumularon 82 % (Cuadro 2).

El primer componente explicó 47.45 % de la variación total y estuvo determinado por nueve características, de las cuales seis correspondieron a índices de eficiencia (tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, tasa de llenado de grano, relación entre las tasas de llenado de grano y la de

acumulación de biomasa, índice de cosecha, estimación de biomasa en el vástago y estimación del peso de grano), un indicador de producción (peso de grano); y dos características fisiológicas (senescencia y abscisión de hojas y fotosíntesis). Por la naturaleza de las variables de mayor relevancia en la explicación del componente, éste puede ser considerado como de eficiencia fisiológica y productiva.

Cuadro 2. Proporción de la varianza explicada y acumulada, vectores y valores propios de los dos primeros componentes principales, con base en 19 características de seis líneas de frijol con diferente tolerancia a la sequía.

Característica	‡CP <sub>1</sub>	CP <sub>2</sub>
Días a inicio de floración (d)	0.154180	-0.166586
Días a madurez fisiológica (d)	0.035373	0.266135
Período de llenado de grano (d)	-0.018338	0.339416
Peso de grano (g)	0.315751	0.094605
Tasa de crecimiento semilla en el ciclo (g d <sup>-1</sup> )	0.315330	0.068677
Tasa de llenado de grano (g d <sup>-1</sup> )	0.319019	0.004191
Tasa de acumulación de biomasa en el ciclo (g d <sup>-1</sup> )	0.122162	0.297909
Relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa en el ciclo	0.297838	-0.104349
Índice de cosecha	0.326550	-0.016072
Área foliar (cm <sup>2</sup> )	-0.019779	0.376714
Peso específico de la hoja (g cm <sup>2</sup> )*	0.261311	0.222979
Tamaño de hoja (cm <sup>2</sup> )*	0.236637	0.269647
Senescencia y abscisión de hojas	-0.285315	-0.054886
Fotosíntesis (µmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.264189	-0.164496
Transpiración (mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.092338	-0.332793
Eficiencia en el uso del agua (µmol CO <sub>2</sub> /mmol H <sub>2</sub> O)	-0.091328	0.307018
Conductancia estomática (mmol m <sup>-2</sup> s <sup>-1</sup> )	0.008688	-0.380510
Estimación de biomasa en el vástago (µmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-2</sup> )	0.264189	-0.164496
Estimación del peso de grano (µmol CO <sub>2</sub> m <sup>-2</sup> s <sup>-2</sup> )	0.317583	-0.036935
Valores propios	9.015	6.513
Variación explicada (%)	47.45	34.28
Variación acumulada (%)	47.45	81.73

‡CP = Componente principal d = días, g d<sup>-1</sup> = gramos por día. \* tres folíolos maduros.

El CP<sub>2</sub> explicó 34.28 % de la variación total y entre las características más relevantes en su integración se tuvo un índice fenológico (período de llenado de grano), una respuesta morfológica (área foliar) y cuatro características fisiológicas (tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, eficiencia en el uso del agua, transpiración y conductancia estomática (Cuadro2). Éste componente por la naturaleza de las características que toma en cuenta, puede considerarse un componente morfo-fisiológico. El CP<sub>3</sub> se asoció con días al inicio de floración y madurez fisiológica, y explicó 10.33 % de la variación total. Con el objeto de caracterizar adecuadamente el funcionamiento de las líneas de frijol en estrés hídrico, se consideró el mayor número de características fisiológicas asociadas con la eficiencia de las líneas en éste ambiente, las que se integraron en los dos primeros componentes principales.

La dispersión de las líneas de frijol en el plano determinado por los dos primeros componentes, mostró que los grupos de líneas tolerantes y susceptibles, difieren y se agrupan distintamente con base en las 15 respuestas fisiológicas, morfológicas y fenológicas consideradas como las de mayor importancia bajo la condición de sequía, que resultan de la capacidad de cada línea para enfrentar el estrés hídrico.

El grupo de líneas tolerantes se agrupó en el Cuadrante I, debido a su mayor eficiencia fisiológica (CP<sub>1</sub>) en condiciones de déficit de agua, ya que presentaron mayores valores en fotosíntesis, índice de cosecha, tasas de crecimiento, peso de grano, estimación de peso de grano, biomasa estimada en el vástago y la relación entre las tasas de llenado de grano y la de biomasa, períodos de llenado de grano y área foliar, así como en la eficiencia en el uso del agua; en contraste, presentaron menor senescencia y abscisión de hojas y transpiración que el grupo susceptible. La línea 60 tuvo menor fotosíntesis, transpiración, área foliar, peso y tamaño de hojas, período de llenado de grano y tasa de crecimiento, en relación a las otras líneas tolerantes (69 y 92); en éste grupo la línea 92 presentó mayor eficiencia en el uso del agua lo que se reflejó en su capacidad productiva. La línea susceptible 122 se ubicó en el Cuadrante II, porque presentó respuestas diferentes a las otras líneas del grupo (70 y 102), y mostró mayor senescencia y abscisión de hojas lo que redujo su área foliar y su período de llenado de grano, aunque mostró mayor conductancia estomática, transpiración, e indicadores de eficiencia fisiológica (tasas de

crecimiento y la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa), y presentó menor período de llenado de grano, eficiencia en el uso del agua y peso de grano. En el Cuadrante IV se ubicaron las líneas susceptibles 102 y 70 que difieren en sus respuestas de eficiencia fisiológica con el grupo tolerante, ya que presentan menores valores en las tasas de crecimiento, indicadores de eficiencia fisiológica y pesos de grano (Figura 1).

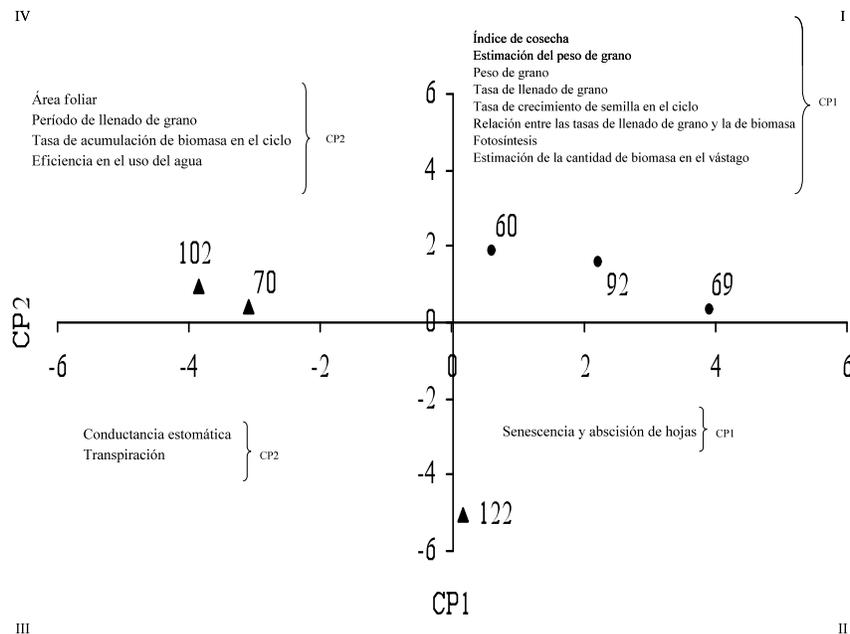


Figura 1. Distribución de seis líneas de frijol con resistencia a sequía contrastante, con base en los componentes de eficiencia fisiológica y productiva (CP<sub>1</sub>) y el morfo-fisiológico (CP<sub>2</sub>). ● = líneas tolerantes, ▲ = líneas susceptibles.

El agrupamiento de las líneas con base en los dos primeros componentes (Figura 1) concuerda estrechamente con el análisis de conglomerados (Figura 2); ya que a la distancia de 0.15 unidades se separan los dos grupos. En la parte superior del dendograma se ubican las líneas tolerantes a la sequía y en la parte inferior el grupo de susceptibles. En el grupo tolerante se observan dos subgrupos, uno que integra a las líneas 69 y 92 que comparten caracteres similares de eficiencia fisiológica y morfológica, y la línea 60 que forma otro subgrupo y que difiere de las otras líneas en área foliar, tasas de crecimiento e indicadores fisiológicas, peso de grano, y otras características fisiológicas como fotosíntesis y transpiración. En el grupo susceptible también se forman dos subgrupos; en uno las líneas 70 y 102 se integran debido a la similitud de sus respuestas, en tanto, que la línea 122 difiere en fotosíntesis, transpiración, conductancia

estomática, eficiencia en el uso de agua, área foliar, peso específico de hoja, período de llenado de grano, madurez fisiológica y otras características asociadas a ésta línea que fue la de mayor precocidad del grupo y del conjunto de las seis líneas.

Los resultados de los análisis de conglomerados y de componentes principales muestran que las líneas susceptibles y las tolerantes presentan diferencias de tal magnitud que permiten una clara separación de ambos grupos, a la vez que muestra que cada grupo de líneas comparte un comportamiento similar en sus respuestas a la sequía, que permite agruparlos con claridad, aunque evidentemente las líneas susceptibles muestran mayores diferencias dentro de su grupo, principalmente la línea 122.

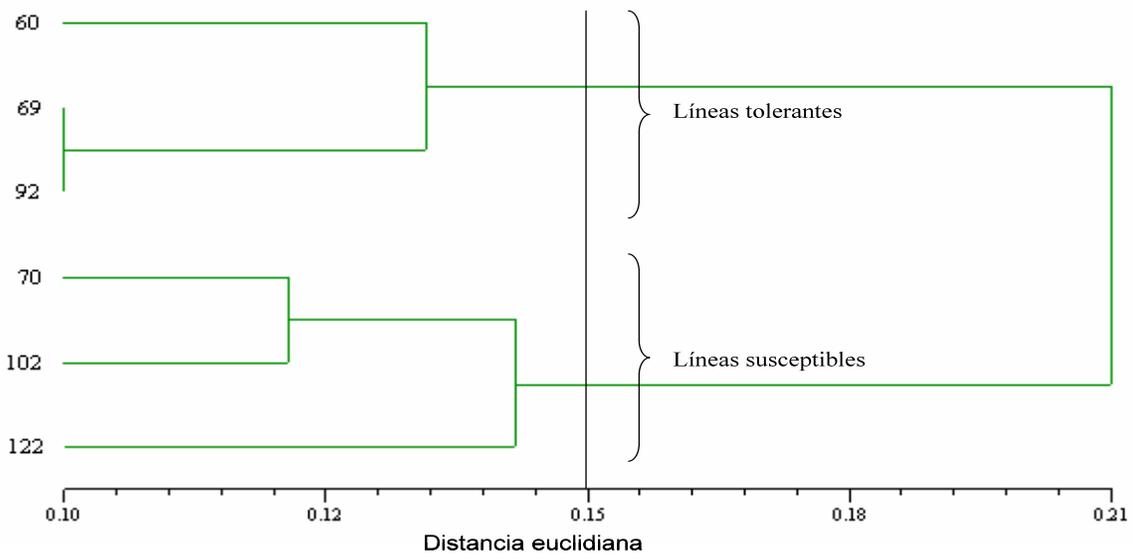


Figura 2. Agrupamiento de líneas de frijol con base en 19 respuestas de la planta en condiciones de sequía.

## RESPUESTAS FISIOLÓGICAS AL ESTRÉS HÍDRICO

Con el objeto de establecer las diferencias entre líneas emparentadas por su respuesta a la sequía, se consideró como criterio que ambos grupos no mostraran diferencias significativas en la producción de grano en condiciones adecuadas de humedad, condición satisfecha en ésta etapa de la investigación, por lo que sólo se discuten los datos observados en el ambiente de sequía en invernadero; en éstas condiciones las líneas difirieron con mayor intensidad en estrés hídrico en

los componentes de rendimiento, fenológicas e indicadores de eficiencia fisiológica y productiva en condiciones de sequía.

La sequía reduce la fotosíntesis y la transpiración debido al cierre estomático (Flexas y Medrano, 2002; Molnár *et al.*, 2004); y se espera que líneas con diferente grado de tolerancia al estrés hídrico muestren diferencias en éstos dos procesos en condición de estrés; sin embargo, en éste estudio la sequía afectó de manera similar a las líneas, es decir, que no se observaron diferencias estadísticamente significativas entre los grupos tolerante y susceptible en fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática a lo largo del período de muestreo. Por ejemplo, el muestreo a los 77 dds cuando se observó el mayor efecto visible del estrés siguió la misma respuesta (Cuadro 3). Sin embargo, antes y después de ese punto máximo la tendencia de las líneas tolerantes en todos los muestreos fue de mayor fotosíntesis y menor transpiración que las líneas susceptibles (Figura 1a del Apéndice), lo que confiere una mejor respuesta a la sequía a las líneas tolerantes para reducir la pérdida de agua y maximizar su funcionamiento fisiológico (fotosíntesis). El papel de éstas características individuales en la tolerancia a sequía no se puede definir con claridad, siendo necesario verificar la superioridad de las líneas tolerantes en éstas características con un refinamiento de las técnicas de medición y muestreo.

Cuadro 3. Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática en líneas de frijol, tolerantes y susceptibles, en sequía en invernadero, 77 dds.

Línea	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Transpiración ( $\text{mmol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Conductancia estomática ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
<b>Tolerantes</b>			
60	12.40	0.39	0.006
69	12.83	0.45	0.007
92	12.56	0.42	0.006
Promedio	12.60	0.42	0.006
<b>Susceptibles</b>			
70	12.46	0.43	0.007
102	12.30	0.39	0.007
122	12.66	0.48	0.008
Promedio	12.47	0.43	0.007

La mayor transpiración de las líneas susceptibles estaría relacionada con la mayor diferencia de presión de vapor entre la hoja y el aire (Figura 3), respuesta que se acentuó a medida que el estrés hídrico fue más severo. La respuesta indica que las líneas tolerantes a la sequía tienden a

transpirar menos aún bajo sequía, ya que, las líneas tolerantes cierran sus estomas en mayor proporción que las susceptibles, manteniendo bajos sus diferencias de presión.

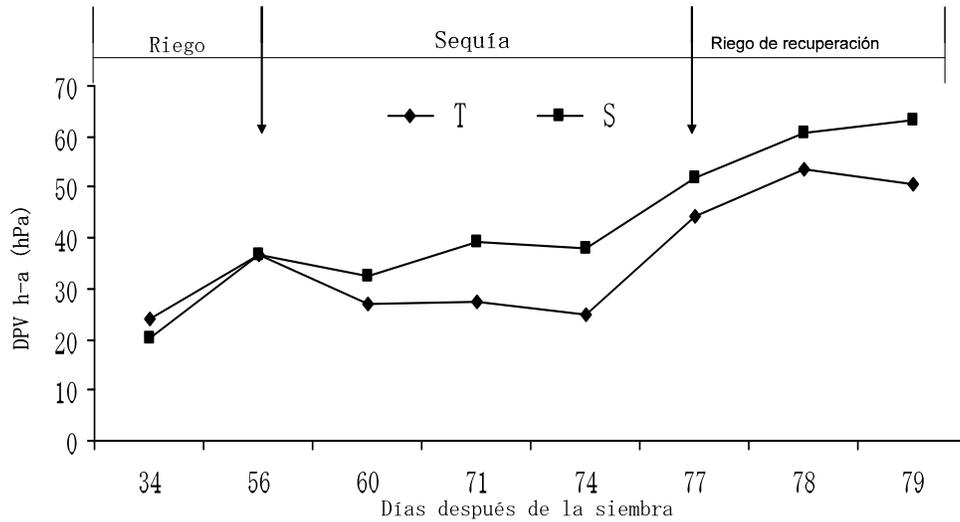


Figura 3. Diferencia de presión de vapor en hoja-aire en dos líneas contrastantes en tolerancia a la sequía (92 tolerante, 122 susceptible), en condición de estrés hídrico en invernadero.

Otra respuesta de las plantas a la sequía, consiste en el incremento de la temperatura del dosel por el cierre de los estomas, fenómeno que disminuye la transpiración.

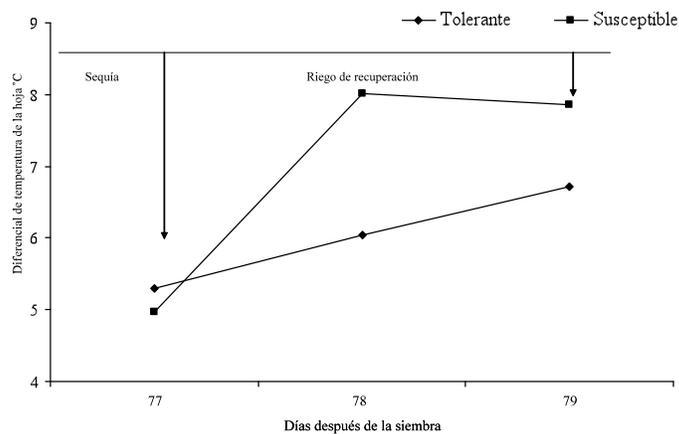


Figura 4. Diferencia de temperatura de la hoja en los grupos de líneas tolerantes y susceptibles en condiciones de sequía bajo invernadero a los 77, 78 y 79 dds.

La temperatura del dosel fue mayor en sequía que en riego, tanto en líneas tolerantes como susceptibles (datos no mostrados). En éste estudio, la temperatura de la planta de líneas tolerantes y susceptibles se encontró entre 32 y 37 °C en ambos grupos; y no se encontraron diferencias significativas entre grupos ni entre líneas individuales, en forma similar a lo

observado por Walter y Hatfiel (1983) en cultivares comerciales de frijol; sin embargo, el grupo de líneas tolerantes presenta mayor estabilidad térmica, ya que el diferencial de temperatura entre riego y sequía a los 77 dds y los dos riegos de recuperación mostró menor incremento de la temperatura en relación al grupo de líneas susceptibles. Algunas de las líneas tolerantes que mantuvieron las temperaturas en sequía muy cercanas a las de riego presentaron menor reducción de rendimiento, coincidiendo con lo encontrado por Bascur *et al.* (1985).

La temperatura de la hoja podría ser un parámetro útil para detectar diferencias entre líneas asociadas con la tolerancia al estrés hídrico, ya que las tolerantes presentan mayor temperatura en riego que las susceptibles. Los resultados obtenidos en ésta investigación con respecto a la temperatura de la hoja hacen suponer que es una característica fisiológica compleja determinada por varios factores, como el movimiento de la hoja y el número y el tamaño de la pubescencia, características que ayudan al enfriamiento de la planta.

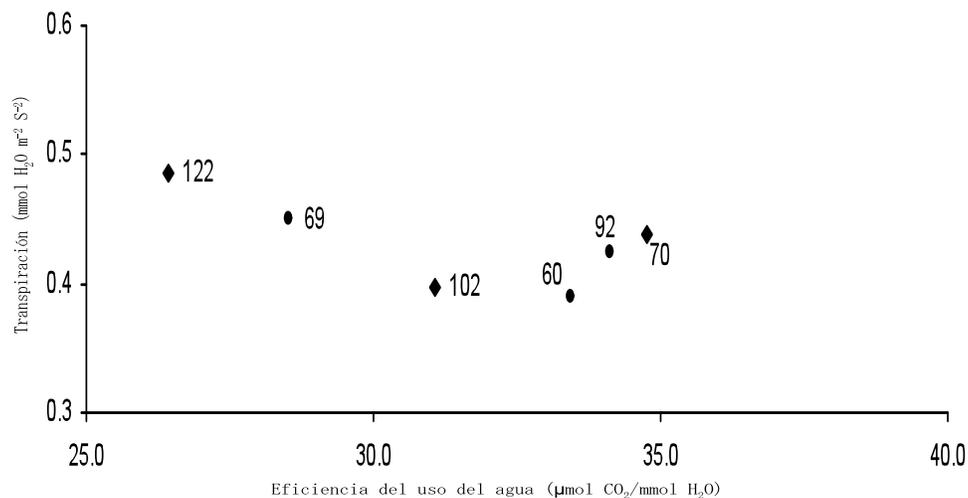


Figura 5. Relación entre transpiración y eficiencia en el uso del agua en tres líneas de frijol tolerantes a la sequía (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122) a los 77 dds ● = líneas tolerantes ◆= líneas susceptibles.

El estado hídrico de la planta puede afectar la transpiración en dos sentidos: en la apertura estomática y en el gradiente de concentración de vapor desde las superficies celulares de la hoja al aire. Los resultados muestran que la línea con mayor transpiración presenta también la menor eficiencia en el uso del agua, como la línea susceptible 122 que presentó 26.42 µmol CO<sub>2</sub>/mmol H<sub>2</sub>O (Figura 5). Las líneas que presentaron mayor eficiencia en el uso del agua fueron 60, 92 y

70 con 33.46, 34.10 y 34.77  $\mu\text{mol CO}_2/\text{mmol H}_2\text{O}$ , respectivamente, aunque no necesariamente ésta eficiencia se refleja en el rendimiento, como en el caso de la línea 70; ya que su eficiencia la ocuparon para sobrevivir; en contraste, otras líneas produjeron grano, como las líneas 60, 69 y 92 que presentaron los rendimientos mayores bajo estrés hídrico (Figura 6).

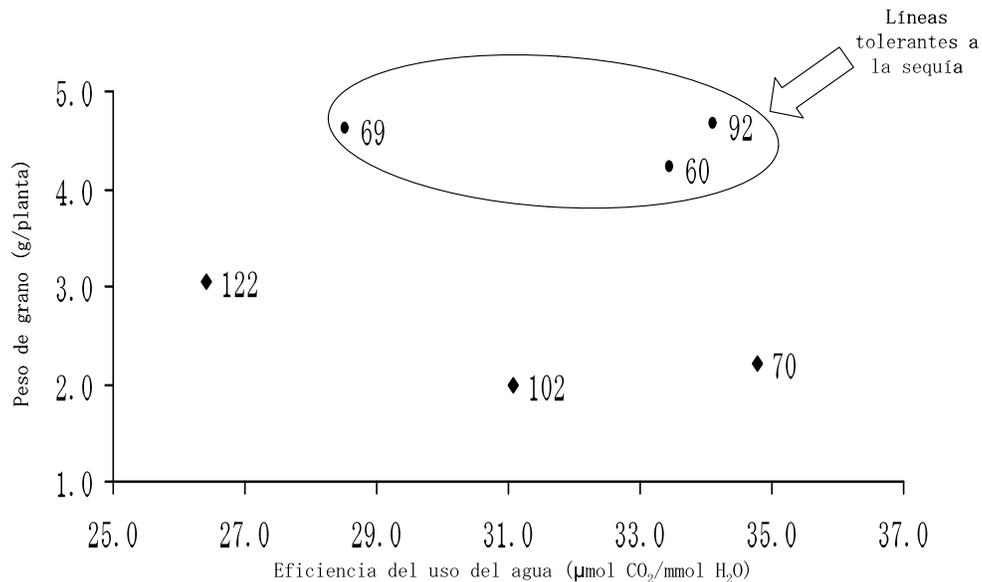


Figura 6. Peso de grano en función de la eficiencia en el uso del agua en líneas contrastantes a la sequía, tres tolerantes (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122), 77 dds. ● = líneas tolerantes ◆ = líneas susceptibles.

Los estudios acerca de la eficiencia en el uso del agua en los cultivos son de suma importancia en la actualidad, debido a los efectos del cambio climático, (Baker *et al.*, 1997; Wayne, 2002). En éste sentido, es importante tener líneas de frijol que toleren el efecto de la sequía y que, además, sean eficientes en el uso del agua para mantener rendimientos adecuados bajo estrés hídrico (Figura 6). En ésta investigación tres líneas reúnen características para tolerar la falta de agua (92, 69 y 60) que pertenecieron al grupo de las tolerantes, y cuyas características están asociadas con la eficiencia en el uso del agua, como mayores índices de cosecha, tasas de transpiración y fotosíntesis, como lo menciona (Wayne, 2002).

### **DISTRIBUCIÓN Y PARTICIÓN DE BIOMASA**

Entre las características que se han considerado en los programas de mejoramiento de frijol para tolerancia a sequía, está la capacidad de acumulación de biomasa, que es un indicador del efecto del estrés hídrico durante períodos prolongados (Amthor y MC Cree, 1990). En ésta

investigación las líneas tolerantes y susceptibles a los 34, 67, 78 y 84 dds no mostraron diferencias significativas en la acumulación de biomasa vegetativa, en los órganos reproductivos y biomasa total (Figura 7-a, c, d y e). En los puntos de muestreo ambos tipos de líneas mostraron la misma capacidad para acumular biomasa en sus diferentes órganos.

A los 51 dds las líneas susceptibles mostraron mayor capacidad para acumular biomasa en la parte vegetativa, los órganos reproductivos (botones florales, flores y vainas) y biomasa total que las líneas tolerantes (Figura 7-b). A los 95 dds en la madurez fisiológica, se observaron diferencias significativas entre líneas tolerantes y susceptibles en la acumulación de biomasa de los órganos reproductivos (semilla) y biomasa total, siendo las líneas tolerantes las de mayor acumulación de biomasa en el grano (Figura 7-f). Tanto las líneas de frijol tolerantes como las susceptibles fueron afectadas en diferente grado por la sequía en la acumulación de biomasa, pero no todas respondieron en forma similar a la misma condición de estrés, como lo observó Ramírez (1992). La diferencia entre líneas tolerantes y susceptibles radicó en la acumulación de biomasa en la semilla durante el período de llenado de grano, siendo las tolerantes más eficientes para colocar sus asimilados en el grano. En éste sentido, la acumulación de biomasa vegetativa se tiene que tomar en cuenta, puesto que la reducción en el aporte de agua disminuye considerablemente el rendimiento de grano y puede mantenerse la producción de biomasa en las partes vegetativas de la planta (Amthor y Mc Cree 1990), como ocurrió en éste estudio en las líneas susceptibles, ya que éstas mantuvieron su producción de biomasa en la parte vegetativa y sólo una pequeña fracción fue dirigida al grano (Figura 7-f).

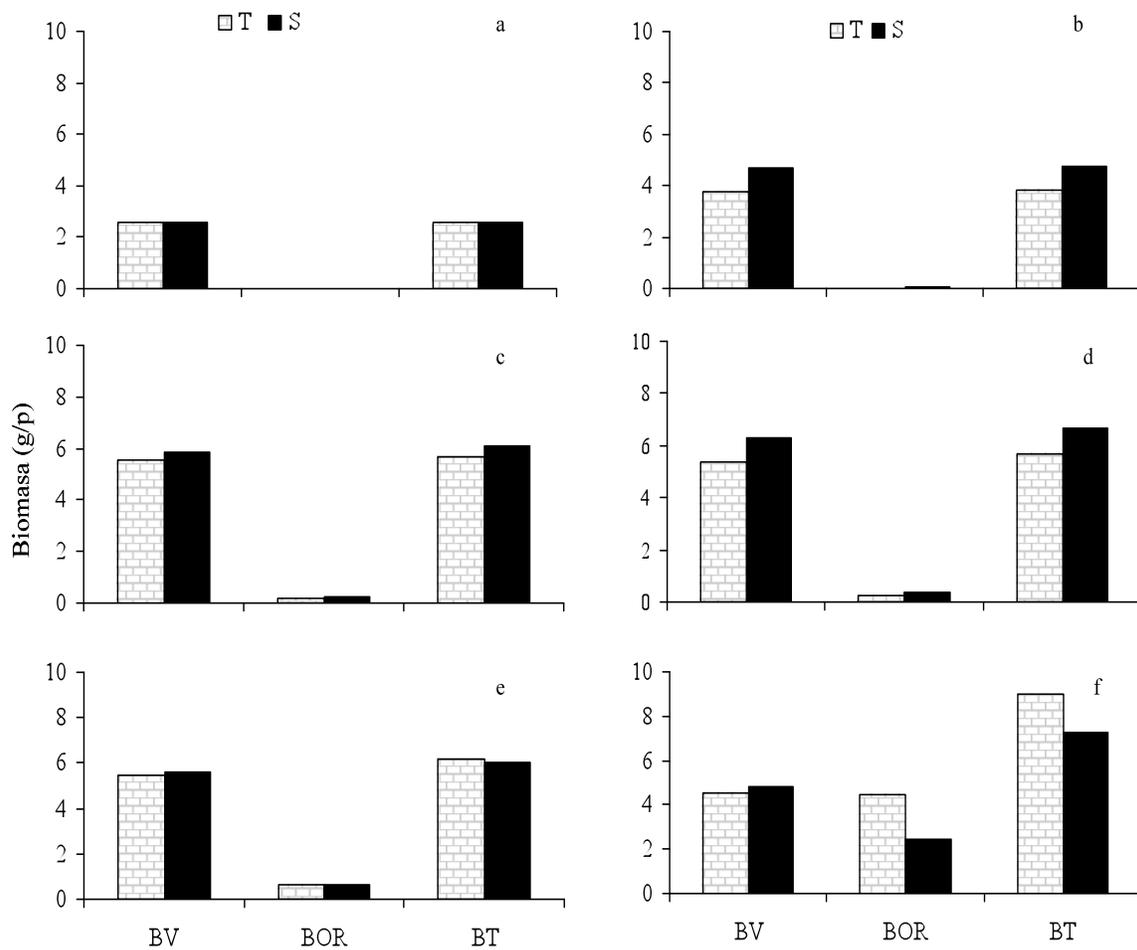


Figura 7. Acumulación de biomasa de frijol en diferentes órganos de la planta y biomasa total en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía bajo condiciones de invernadero, promedio de tres líneas tolerantes y tres susceptibles. T = tolerante a la sequía, S = susceptibles a la sequía a = 34, b = 51, c = 67, d = 78, e = 84 y f = 95 días después de la siembra; BV = biomasa vegetativa, BOR = biomasa de órganos reproductivos y BT = biomasa total.

Durante el estrés hídrico la expresión del rendimiento depende de la removilización de asimilados después de la antesis y durante el período de llenado de grano (Ramírez, 1992). En la Figura 7-f se observa que la biomasa vegetativa en las líneas tolerantes fue menor que en las susceptibles, lo que tal vez se deba a la removilización de asimilados de los diferentes órganos de reserva tales como el tallo, la raíz y hojas que son los principales órganos de reserva de asimilados bajo sequía (D'Souza y Coulson, 1987). La distribución de biomasa en los diferentes órganos de la planta de frijol bajo condiciones de sequía es un carácter importante, ya que las

variedades tolerantes a la sequía son más eficientes para distribuir asimilados a la semilla durante el llenado de grano, como lo señaló Samper y Adams (1985).

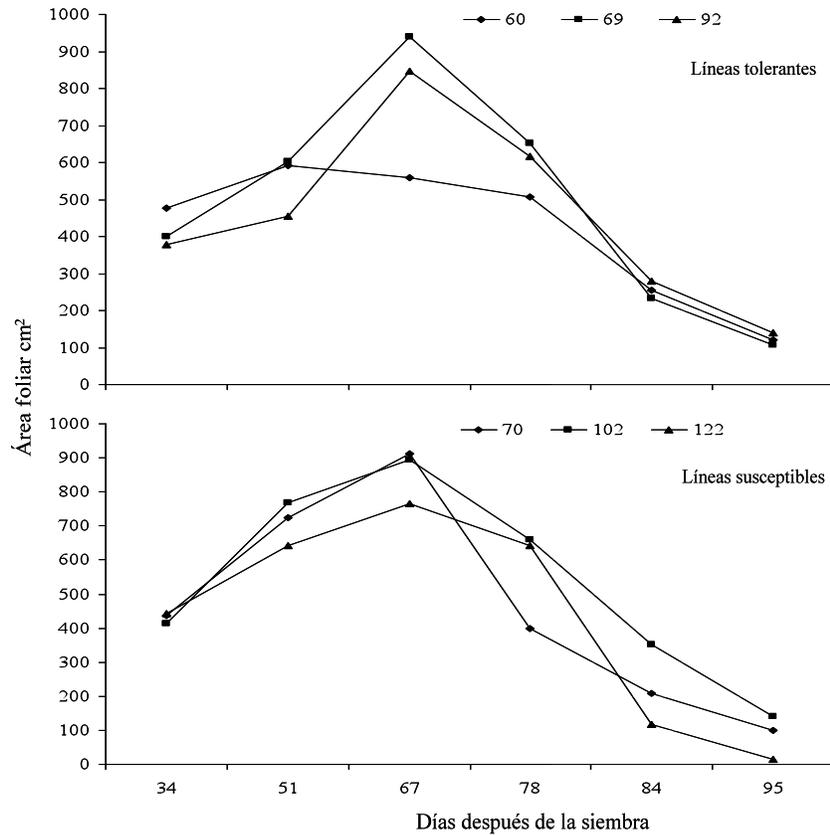


Figura 8. Área foliar en tres líneas tolerantes (60, 69 y 92) y tres susceptibles (70, 102 y 122) en seis períodos de muestreo bajo condiciones de sequía en invernadero.

El área foliar a los 67, 84 y 95 dds mostró diferencias significativas entre líneas (Figura 8), el área foliar máxima se alcanzó a los 67 dds, siendo las líneas susceptibles las de mayor área foliar, en contraste, la línea 60 que es tolerante al estrés hídrico presentó el área menor.

A los 84 días después de la siembra, la línea más afectada por el déficit hídrico fue la 122 perteneciente al grupo susceptible, ya que presentó la mayor defoliación; dentro del grupo tolerante las líneas tuvieron una respuesta similar. A los 95 dds las líneas tolerantes mantuvieron mayor área foliar, posiblemente porque las hojas continuaron funcionando y produciendo asimilados disponibles para la semilla; ya que también, éstas líneas presentan mayores tasas de crecimiento de semilla, índice de cosecha y relación entre las tasa de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, así como mayor tamaño de hoja y menor abscisión de hojas, atributos

que les permitieron tolerar y mantener un funcionamiento fisiológico y agronómico adecuado bajo condiciones de sequía.

El crecimiento vegetativo en general, es afectado por la sequía. En el Cuadro 4 se observan diferencias significativas en las líneas individuales para tamaño de hoja y senescencia y abscisión de hojas; y en el promedio general entre grupos se encontraron diferencias significativas en el peso específico y el tamaño de la hoja, aunque no para la senescencia y abscisión de hojas.

Cuadro. 4. Peso específico de la hoja, tamaño de hoja y senescencia y abscisión de hojas en líneas individuales tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de estrés hídrico en invernadero, a los 95 dds.

Línea	Peso específico de la hoja (mg/cm <sup>2</sup> )	Tamaño de hoja (cm <sup>2</sup> )	Senescencia y abscisión de hojas
Tolerantes			
60	11.74 <sup>a</sup>	57.00 <sup>ab</sup>	83.0 <sup>ab</sup>
69	13.21 <sup>a</sup>	61.82 <sup>a</sup>	64.6 <sup>ab</sup>
92	11.85 <sup>a</sup>	59.60 <sup>ab</sup>	54.3 <sup>b</sup>
Promedio	12.26	59.50	22.44
Susceptibles			
70	9.58 <sup>a</sup>	51.09 <sup>ab</sup>	87.00 <sup>ab</sup>
102	8.02 <sup>a</sup>	49.59 <sup>ab</sup>	116.33 <sup>a</sup>
122	7.77 <sup>a</sup>	44.92 <sup>b</sup>	87.33 <sup>ab</sup>
Promedio	8.45	48.53	32.34
T vs S	3.81	10.96	-9.90
% de reducción	31.05 %	18.42 %	44.12 %

T vs S = diferencia entre tolerantes y susceptibles. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).

Las líneas tolerantes presentaron mayor tamaño de hoja, peso específico de la hoja y menor senescencia y abscisión de hojas; también mostraron mayor peso específico de la hoja (31.05 %) que las líneas susceptibles (Cuadro 4); en éste caso la sequía redujo el tamaño de la hoja, pero incrementó el peso específico en poblaciones de frijol, al respecto Fisher y Maurer (1978) señalaron que el aumento en el peso específico de la hoja puede darse por un incremento en la

pared epicuticular más que en el material de la pared celular por unidad de área, ó por un incremento de solutos, o por la acumulación de almidón en las células; en éste caso las líneas tolerantes pueden tener alguna de éstas características que sean benéficas para tolerar el estrés hídrico.

En el tamaño de la hoja las líneas tolerantes fueron superiores (18.42 %) a las susceptibles, éstas tuvieron hojas más pequeñas posiblemente porque la sequía afectó la elongación celular de la hoja de las líneas susceptibles con mayor intensidad (Azcon y Talon, 1996). La reducción del crecimiento y mayor caída de las hojas están relacionadas con la reducción del rendimiento, ya que al retener mayor número de hojas y mantenerlas funcionando, la planta tendrá mayor posibilidad de acumular asimilados en el grano, como ocurrió con las líneas de frijol tolerantes a la sequía. La diferencia entre tolerantes y susceptibles fue notable, ya que las susceptibles mostraron 44.12 % más abscisión de hojas que las líneas tolerantes por el efecto de la sequía (Cuadro 4).

Cuando las plantas son sometidas a diferentes niveles de déficit de agua, antes y después de floración, la distribución de biomasa en frijol puede ser afectada. En ésta condición los asimilados necesarios para el desarrollo de la semilla provienen, en forma importante de las hojas y órganos de reserva. Al aumentar la abscisión de las hojas la disponibilidad de asimilados afectó el rendimiento, como ocurrió con las líneas susceptibles, las que presentaron mayor desprendimiento de hojas y rendimientos menores. Cuando ocurre una rápida abscisión de hojas en frijol por la sequía, la retraslocación de carbono y nitrógeno de éstas hojas se vuelve importante para mantener el rendimiento (Turner *et al.*, 2001).

## **DESARROLLO**

Las líneas tolerantes y susceptibles mostraron diferencias significativas en madurez fisiológica, aunque no en días a la floración; sin embargo, las líneas más precoces fueron la 60 (tolerante) y la 70 (susceptible), ambas con 49 días a la floración. El efecto de la sequía no se reflejó en los días a floración, ya que el estrés hídrico se aplicó al inicio de la floración. Una floración precoz además, de una acelerada madurez son características importantes en la adaptación del frijol a

ambientes estresantes de agua, como lo indican Rosales *et al.* (2004). Las líneas con el número mayor de días a la madurez fisiológica fueron la 102, 69 y 92 que la presentaron entre los 103 días; y la línea más precoz fue la susceptible 122 con 95 días (Cuadro 5).

Las líneas tolerantes tuvieron más de 50 días de llenado de grano junto con la línea susceptible 102. La duración de ésta etapa es importante, ya que un período de llenado de grano largo en relación a la duración del ciclo biológico de la planta, favorece la acumulación de biomasa en el grano o en los órganos de importancia económica; por ejemplo, en la línea (122) con menor número de días de llenado de grano, se tuvo una menor acumulación de biomasa en la semilla y, por lo tanto, menor peso de grano (3.05 g/planta, línea 122).

Cuadro 5. Días a floración, período de llenado de grano y madurez fisiológica en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de estrés hídrico en invernadero.

Línea	Floración	Período de llenado de grano	Madurez fisiológica
Tolerantes			
60	49.33 <sup>a</sup>	50.00 <sup>a</sup>	99.33 <sup>b</sup>
69	52.00 <sup>a</sup>	51.66 <sup>a</sup>	103.66 <sup>a</sup>
92	51.66 <sup>a</sup>	51.66 <sup>a</sup>	103.33 <sup>a</sup>
Promedio	50.99	51.10	102.10
Susceptibles			
70	49.00 <sup>a</sup>	49.00 <sup>a</sup>	98.00 <sup>bc</sup>
102	51.33 <sup>a</sup>	54.00 <sup>a</sup>	105.33 <sup>a</sup>
122	52.00 <sup>a</sup>	43.00 <sup>b</sup>	95.00 <sup>c</sup>
Promedio	50.77	48.66	99.44
T vs S	0.22	2.44	2.66
% de reducción	0.43	4.77	2.60

T vs S = diferencia entre grupos de líneas tolerantes y susceptibles. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).

Las líneas tolerantes presentaron períodos tanto vegetativos como reproductivos de aproximadamente 50 días, por lo que la etapa reproductiva tuvo la misma duración que la etapa vegetativa (Cuadro 5). Las líneas susceptibles alcanzaron la madurez más pronto que las

tolerantes, que fueron 2.6 % más tardías, proporción que es similar a la encontrada por Zinselmeier *et al.* (1995) de 3 % de reducción en la madurez fisiológica en poblaciones de frijol bajo estrés hídrico.

## **EFICIENCIA FISIOLÓGICA DE LÍNEAS DE FRIJOL EN SEQUÍA**

La identificación de características fisiológicas, morfológicas y bioquímicas que contribuyen al rendimiento de los cultivos en ambientes de sequía, y que a su vez, contribuyan a mejorar la resistencia a sequía es necesaria. Algunas características relacionadas con la eficiencia fisiológica que pueden tener un impacto significativo en el rendimiento de grano de frijol en condiciones de sequía se muestran en el Cuadro 6.

Las líneas tolerantes y susceptibles a la sequía mostraron diferencias significativas en la tasa de crecimiento de semilla en el ciclo y la de llenado de grano, el índice de cosecha y la estimación de pesos de grano, así como en peso de grano, y no se detectaron diferencias en la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, la tasa de acumulación de biomasa en el ciclo y estimación de biomasa en el vástago. En promedio las líneas tolerantes mostraron mayor tasa de crecimiento de semilla en el ciclo por día que las susceptibles, puesto que éste grupo de líneas mostró reducciones de 43.18 % en condiciones de sequía (Cuadro 6). En las líneas susceptibles la tasa de crecimiento de semilla fue afectada por la falta de agua, posiblemente como consecuencia de una menor disponibilidad de asimilados durante el período de llenado de grano.

En la tasa de llenado de grano, las líneas tolerantes presentaron valores entre 0.07 y 0.08 gramos por día, que fueron superiores a los observados en las líneas susceptibles, en las que dicha tasa se encontró entre 0.04 y 0.06; de esta manera el grupo de las líneas susceptibles tuvo 33.33 % menor acumulación que las tolerantes. En la tasa de acumulación de biomasa no hubo respuesta diferencial entre los dos grupos de líneas tanto tolerantes como susceptibles, lo que indica que ambos grupos aun que tienen la misma capacidad de acumulación de biomasa, difieren en el destino de los asimilados (la semilla) y por lo tanto, en la eficiencia en que éstos recursos son empleados.

Cuadro 6. Indicadores de eficiencia fisiológica, peso de grano, estimaciones de peso de grano y de biomasa del vástago en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de estrés hídrico en invernadero.

Línea	TCSC g d <sup>-1</sup>	TLLG g d <sup>-1</sup>	TABC g d <sup>-1</sup>	RLLGAB	IC	PG G	EBV*	EPG*
Tolerantes								
60	0.04 <sup>a</sup>	0.07 <sup>ab</sup>	0.06 <sup>a</sup>	1.24 <sup>ab</sup>	0.43 <sup>a</sup>	4.20 <sup>ab</sup>	12.40 <sup>a</sup>	8.75 <sup>a</sup>
69	0.04 <sup>a</sup>	0.08 <sup>a</sup>	0.05 <sup>a</sup>	1.47 <sup>a</sup>	0.51 <sup>a</sup>	4.60 <sup>a</sup>	12.83 <sup>a</sup>	9.75 <sup>a</sup>
92	0.04 <sup>a</sup>	0.07 <sup>ab</sup>	0.05 <sup>a</sup>	1.31 <sup>a</sup>	0.43 <sup>a</sup>	4.66 <sup>a</sup>	12.56 <sup>a</sup>	10.01 <sup>a</sup>
Promedio	0.04	0.07	0.05	1.34	0.46	4.48	12.60	9.51
Susceptibles								
70	0.02 <sup>b</sup>	0.04 <sup>c</sup>	0.05 <sup>a</sup>	0.69 <sup>b</sup>	0.22 <sup>b</sup>	2.20 <sup>c</sup>	12.46 <sup>a</sup>	4.70 <sup>b</sup>
102	0.01 <sup>b</sup>	0.04 <sup>c</sup>	0.05 <sup>a</sup>	0.92 <sup>ab</sup>	0.22 <sup>b</sup>	1.99 <sup>c</sup>	12.30 <sup>a</sup>	4.63 <sup>b</sup>
122	0.03 <sup>ab</sup>	0.06 <sup>a</sup>	0.04 <sup>a</sup>	1.37 <sup>a</sup>	0.39 <sup>ab</sup>	3.05 <sup>bc</sup>	12.66 <sup>a</sup>	8.67 <sup>a</sup>
Promedio	0.02	0.05	0.05	0.99	0.28	2.42	12.48	6.00
T vs S	0.01*	0.02*	0.00	0.34	0.18*	2.06*	0.12	3.51
% de reducción	43.18	33.33	0.00	25.91	39.26	46.04	0.96	36.88

TCSC = tasa de crecimiento semilla en el ciclo, TLLG = tasa de llenado de grano, TABC = tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, RLLGAB = relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, IC = índice de cosecha, PG = peso de grano en gramos/planta, EBV = estimación de biomasa de vástago y EPG = estimación de peso de grano. \*  $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-2}$ . Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).

En éste estudio las líneas susceptibles presentaron menores índices de cosecha, con una reducción de 39.26 % respecto a las tolerantes pero también puede ser porque la disminución del peso del grano y el peso biológico no fueron proporcional por el efecto de la sequía. El mejor comportamiento de las líneas tolerantes con índices de cosecha mayores, es una muestra de la eficiencia de éstas líneas para acumular biomasa en el grano.

Las líneas tolerantes a la sequía presentaron una relación entre las tasas de llenado de grano y de la acumulación de biomasa mayor a 1 y las susceptibles valores menores a 1, excepto la 122. En ésta relación valores mayores a 1 indican una alta capacidad de acumulación de biomasa por día en la semilla con respecto a los gramos de biomasa acumulados en la parte vegetativa, así como,

una mayor removilización de asimilados durante la fase reproductiva, como lo indican Scully y Wallace, (1990); ésta respuesta aunada a índice de cosecha mayor a 0.5 y tasas de crecimiento de semilla en el ciclo y de llenado de grano mayores, confirman la mayor la eficiencia fisiológica de las líneas tolerantes para funcionar en condiciones de sequía (Cuadro 6). Las líneas tolerantes mostraron una relación entre las tasas de llenado de grano y la de biomasa mayor en 25.91 % respecto a las susceptibles; ésta diferencia indica que las líneas tolerantes son más eficientes en su movilización de asimilados cuando se presenta un estrés por sequía, como lo mencionan Samper y Adams (1985) y Rosales *et al.* (2000); por ésta razón, la selección hacia ésta característica en condiciones ambientales de riego y sequía sería útil para mejorar la resistencia a sequía en frijol como lo señalan Ramírez y Kelly (1998). En el peso de grano las tolerantes mostraron mayor peso por planta en comparación con las susceptibles (46.04 %), la misma tendencia fue encontrada en la estimación del peso de grano, ya que las tolerantes tuvieron 36.88 % más que las susceptibles (Cuadro 6).

Las líneas tolerantes son más eficientes fisiológicamente, ya que después de estar sometidas a un estrés por agua no sólo retranslocan sino que siguen produciendo fotoasimilados al mantener activo por mayor tiempo su funcionamiento fotosintético y su sistema conductor para el transporte y distribución de fotoasimilados. Las líneas tolerantes al mantener su área foliar y su actividad fotosintética, promueven el crecimiento de la planta al continuar produciendo asimilados. Los resultados mostraron una partición diferencial de la biomasa líneas tolerantes y susceptibles; ya que la biomasa en las tolerantes se concentró en la semilla, debido muy probablemente a que las reservas en el tallo y la raíz fueron removilizadas disminuyendo el peso de estos órganos (Figura 7-f). En condiciones normales el crecimiento de la semilla en leguminosas depende parcialmente de la removilización de las reservas acumuladas en tallo y raíz, que contribuyen en poca magnitud al rendimiento de la semilla (Wright *et al.*, 1991); sin embargo, bajo condiciones de sequía estos asimilados son translocados a la semilla durante el llenado de grano, lo que contribuye a mantener el rendimiento bajo estrés hídrico por la disponibilidad de asimilados, particularmente durante la etapa de llenado de grano, como lo indicaron Wright *et al.* (1991).

## CONCLUSIONES

Los resultados de los análisis de componentes principales y de conglomerados con base en 19 características fenotípicas, muestran que las líneas tolerantes y susceptibles a la sequía presentan respuestas fenotípicas similares dentro de cada grupo y entre ellos muestran marcadas diferencias permitiendo la separación de las líneas en grupos específicos. El grupo de líneas susceptibles fue más heterogéneo en su respuesta al estrés hídrico que las líneas tolerantes y la línea 122 mostró la respuesta más divergente dentro del grupo de las susceptibles.

Las líneas tolerantes se diferenciaron de las susceptibles por sus mayores tasas de crecimiento de semilla en el ciclo, tasa de llenado de grano, peso de grano, índice de cosecha, estimación de peso de grano, relación entre las tasas de llenado de grano y de acumulación de biomasa; peso específico y tamaño de hoja; así como por una menor senescencia y abscisión de los hojas.

Las líneas tolerantes y susceptibles difieren en características de eficiencia fisiológica, y morfológica y en la capacidad de producción de grano, más que en características fisiológicas individuales únicas. En la integración de un programa de mejoramiento para resistencia a sequía las características de mayor relevancia para ser consideradas como criterios de selección son las relacionadas con la eficiencia fisiológica bajo estrés como el peso de grano en sequía, la tasa de crecimiento económico, la tasa de crecimiento de semilla, el índice de cosecha, la relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa; morfológicas, como el tamaño y peso específico de la hoja; y fisiológicas, como la senescencia y abscisión de hojas. Además, es deseable que las líneas de frijol tolerantes a la sequía tengan tasas de fotosíntesis altas con tasas de transpiración menores, que las líneas susceptibles.

Las líneas de frijol 92, 69 y 60 son tolerantes a la sequía, así como eficientes en la acumulación de biomasa en el grano, éstas características las hacen aptas para mantener rendimientos adecuados bajo sequía. Estas líneas representan importante fuente de germoplasma para el desarrollo de variedades tolerantes y para continuar el estudio de las causas de la tolerancia a niveles genéticos, fisiológicos y moleculares.

## LITERATURA CITADA

- Acosta G., J. A., and J. Kohashi S. 1989. Effect of water stress on growth and yield of indeterminate dry-bean (*Phaseolus vulgaris*) cultivars. *Field Crops Research* 20:81-93.
- Amthor, J. S., and K. Mc Cree J. 1990. Carbon balances of stressed plants a conceptual model for integrating research results. R.G. Alscher, and R. J. Cumming (ed). *Stress Responses in Plants: Adaptation and Acclimation Mechanisms*. Willey-Liss. New York, USA. pp 1-15.
- Azcon, B. J., and M. Talon. 1996. *Fisiología y Bioquímica Vegetal*. MC Graw-Hill. España. 581p.
- Baker, J. T., L. Allen T., K. Boote J., and N. Pickering B. 1997. Rice responses to drought under carbon dioxide enrichment. 1. Growth and yield. *Global Change Biology* 3:119-128.
- Bascur, G., M. Oliva A., and D. Laing. 1985. Termometría infrarroja en selección de genotipos de frijol (*Phaseolus vulgaris* L.) tolerantes a la sequía. *Bases fisiológicas*. Turrialba 35:43-47.
- Boyer, J.S. 1991. Mechanisms for obtaining water use efficiency and drought resistance. In: H. T. Stalker and J. Murphy P. (Eds.) *Plant Breeding in the 1990s*. C. A. B. International. Raleigh, N.C. pp 181-201.
- Chávez M. M., J. Moroco P., and J. Pereira S. 2003. Understanding plant responses to drought-from genes to the whole plant. *Functional Plant Biology* 30:239-264.
- D'Souza, H. A., and C. L. Coulson 1987. Dry matter production and partitioning in two cultivars of *Phaseolus vulgaris* under different watering regimes. *Trop Agric. (Trinidad)* 65:(2) 179-181.
- Ehleringer, J. R., S. Klassen, C. Clayton, D. Sherrill, M. Fuller-Holbrook, Q. A. Fu and T. A. Cooper. 1991. Carbon isotope discrimination and transpiration efficiency in common bean. *Crop Science*. 31:1611-1615.
- Fischer, R. A., and R. Maurer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars I. Grain yield responses. *Australian Journal Agricultural Research* 29:897-912.
- Flexas, J. and H. Medrano. 2002. Energy dissipation in C<sub>3</sub> plants under drought. *Functional Plant Biology* 29:1209-1215.
- Kohashi, S. J., M. Galván T., A. García E., P. Yáñez J., E. Martínez V., and L. Ruíz P. 2002. Estrés hídrico y su efecto en el crecimiento de los fitómeros del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México* 28:65-75.
- Kramer, J. P. 1983. *Water Relations of Plants*. Academic Press, INC. Orlando Florida. 475 p.
- Lawlor, D. W., and G. Cornic. 2002. Photosynthetic carbon assimilation and associated metabolism in relation to water deficits in higher plants. *Plant Cell Environ.* 25:275-294.
- Ludlow, M. M., and R. C. Muchow. 1990. A critical evaluation of traits for improving crop yields in water limited environments. *Advances Agronomy* 43:107-153.
- McDonald, A. J. S., and W. J. Davies. 1996. Keeping in touch: responses of the whole plant to deficits in water and nitrogen supply. *Advances in Botanical Research* 22:229-300.
- Molnár, I., L. Gáspár, E. Sárvári, S. Dulai, B. Hoffmann, M. L. Molnár, and G. Galiba. 2004. Physiological and morphological responses to water stress in *Aegilops biuncialis* and *Triticum aestivum* genotypes with differing tolerance to drought. *Functional Plant Biology* 31:1149-1159.

- Narasimham, B., and R. Srinivasan. 2005. Development and evaluation of soil moisture deficit index and evapotranspiration deficit index for agricultural drought monitoring. *Agric. For. Meteorol.* 133:69-88.
- Passioura, J. B. 2002. Environmental plant biology and crop improvement. *Functional Plant Physiology* 29:537-546.
- Quirino, M. S., and T. Papakyiakou N. 2003. An evaluation of agricultural drought indices for the Canadian prairies. *Agric. For. Meteorol.* 118:49-62.
- Ramirez V., P. 1992. Identification and estimation of heritabilities of drought related resistance traits in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis doctoral, Michigan State University. East Lansing, Michigan.
- Ramírez V. P., and J. D. Kelly. 1998. Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Ramírez V. P., and J. A. Acosta G. 1994. Factores abióticos que afectan la productividad del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) con énfasis en la sequía: *In: Diversidad genética y patología del frijol.* Pérez M. J., R. Ferrera and C., R. García E. (eds). Colegio de Postgraduados México. pp: 52-68.
- Rodríguez G., M. N., P. Ramírez V., F. Castillo G., J. Ortiz C., C. B. Peña V., y M. Livera M. 2007. Selección de líneas de frijol resistentes a sequía con marcadores agronómicos y fisiológicos. *Revista Fitotecnia Mexicana.* (en proceso de edición)
- Rodríguez P. L. 2006. Physiological implications of osmoregulation in plants. *Agronomía Colombiana* 24(1):28-37.
- Rohlf, J. F. 1998. NTSYSpc. Numerical Taxonomy and Multivariate Análisis System (Ver. 2.1). Stony Brook, N. Y. USA.
- Rosales S., R., J. Kohashi S., J. A. Acosta G., C. Trejo L., J. Ortiz C., and J. Kelly D. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research* 85:203-211.
- Rosales S. R., P. Ramírez V., J. A. Acosta G., F. Castillo G., J. Kelly D. 2000. Rendimiento de grano y tolerancia a la sequía del frijol común en condiciones de campo. *Agrociencia* 34:153-165.
- Samper, C. M., and W. Adams. 1985. Geometric mean of stress and control yield as a selection criterion for drought tolerance. *Annual Report of Bean Improvement Cooperative* 28:53-54.
- SAS Institute, Inc 2000. SAS User's Guide. Release 8.1. ed SAS Institute, Inc. Cary, NC.
- Scully, B. T., and H. D. Wallace. 1990. Variation in and relationship of biomass, growth rate, harvest index, and phenology to yield of common bean. *Journal American Soc HortScience* 115:218-225.
- Shinha S. K. 1986. Drought resistance in crop plants: a physiological and biochemical analysis. *In: Chopra V. L. y R. Paroda S. (Ed.), Approaches for incorporating drought and salinity resistance in crop plants.* Oxford y IBH, Nueva Dehli, India.
- Turner, C. N., C. Wright G., and M. Siddque H. 2001. Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.
- Turner, N. C. 1997. Further progress in crop water relations. *Advances in Agronomy* 58:293-339.
- Unwin, D. M. 1980. Microclimate measurement for ecologists. Academic Press, London.
- Walter, G. K. and J. Hatfiel L. 1983. Stress measurement using foliage temperaturas. *Agronomy Journal* 75:623-629.

- Wayne, P. H. 2002. Implications of atmospheric and climatic change for crop yield and water use efficiency. *Crop Science* 42:131-140.
- Wilhite, D. A. 2002. Combating drought through preparedness. *Natural Resources Forum* 26:275-285.
- Wright, G. C., T. Hubick K., and D. Farguhar G. 1991. Physiological analysis of peanut cultivar response to timing and duration of drought stress. *Australian Journal Agriculture Research* 42:453-470.
- Wu, H. K., G. Hubbard, and D. Wilhite A. 2004. An agricultural drought risk assessment model for corn and soybeans. *Int. J. Climatol.* 24:723-741.
- Zinselmeier, C., E. Westgate M., and J. Jones R. 1995. Kernel set at low water potential does not vary with source/sink ratio in maize. *Crop Science* 35:158-163.

## CAPÍTULO 6

### DISCUSIÓN GENERAL

La búsqueda de la estabilidad del rendimiento a través de localidades, años y sistemas de producción, mediante la mayor capacidad de respuesta a condiciones ambientales limitantes, ha sido uno de los objetivos principales del mejoramiento genético en frijol; y en el futuro ésta estrategia para el desarrollo de cultivares mejorados será de gran importancia, ante los cambios climáticos que se pronostican (GeneFlow, 2007; Padma, 2008), así como por la proporción cada vez mayor de áreas marginales ocupadas por el cultivo.

La complejidad de las respuestas de las plantas a las condiciones de estrés hídrico ha dificultado el mejoramiento para tolerancia a sequía, entre otros factores por la falta de indicadores o criterios fenotípicos confiables, prácticos y repetibles para la selección. Hasta el momento no ha sido posible encontrar características simples que sirvan como indicadores únicos de la capacidad de la planta para tolerar el estrés hídrico, lo que dificulta el proceso de selección; además, la variabilidad ambiental originada por las diferencias en la intensidad, frecuencia y momento de ocurrencia de los eventos de sequía contribuye a dificultar la evaluación del germoplasma a través de años y localidades, alargando el proceso de selección y elevando sus costos. Dado que el efecto agronómico de la sequía es mayor cuando ocurre durante la fecundación y el desarrollo reproductivo (Hangurdeep y Westgate, 2000; Egli, 2004), con severas fluctuaciones estacionales y reducciones del rendimiento, en éste trabajo se prestó particular atención a las respuestas durante el período de llenado de grano del germoplasma con diferente grado de tolerancia a la sequía.

Los estudios para describir las respuestas fenotípicas bajo sequía en frijol se han realizado en su mayoría con base en germoplasma de orígenes genéticos diversos (Singh, 1995; Ramírez y Kelly, 1998; Kohashi *et al.*, 2002; Terán y Singh, 2002; Rosales *et al.*, 2004; Acosta *et al.*, 2004; Muñoz-Perea *et al.*, 2006). Ésta forma de evaluación ha dificultado la comparación de las

respuestas, debido a los efectos confundidos de hábito, precocidad, antecedentes genéticos y capacidad de rendimiento del germoplasma evaluado. Por lo anterior, sería deseable comparar germoplasma de origen genético similar con respuestas diferenciales al estrés hídrico, para determinar con mayor seguridad y precisión las causas morfológicas, fisiológicas y fenológicas de las diferencias. Hasta la fecha, son raras las comparaciones específicas de germoplasma emparentado cuya principal diferencia radique en su respuesta al déficit hídrico.

La presente investigación abarcó dos grandes fases. La primera comprendió la selección de germoplasma en diferentes niveles de estrés hídrico para obtener germoplasma con respuestas diferenciales a la sequía (Capítulo III y IV); y la segunda se dirigió a indagar las causas de las diferencias en las respuestas a la sequía con base en el germoplasma seleccionado (Capítulo V).

El objetivo de la primera fase (Capítulo III), fue identificar genotipos que reunieran las características siguientes: similares respuestas en ausencia de sequía, fenología y hábito de crecimiento y diferencias en rendimiento bajo sequía; y adaptación a las condiciones de los Valles Altos de México. Con tal fin se utilizó una población segregante de 95 líneas recombinantes  $F_7$  derivada del cruzamiento AC1028 X Pinto Sierra, progenitores clasificados como susceptible y tolerante a la sequía, respectivamente, y que ha sido la base de diferentes estudios de tolerancia a la sequía (Ramírez y Kelly, 1998; Rosales *et al.*, 2000; Schneider *et al.*, 1997 a, b). Ésta población mostró variación en características de planta, semilla, susceptibilidad a enfermedades, sobre todo en la tolerancia a antracnosis (*Colletotrichum lindemuthianum* Sacc & Magn.) y tolerancia a sequía. La población de líneas se avanzó generacionalmente durante cada etapa de selección y sirvió como base para identificar al final 12 líneas  $S_{10}$  avanzadas con respuestas contrastantes a la sequía, que fueron clasificadas como tolerantes y susceptibles por su comportamiento particular bajo estrés hídrico durante la etapa de llenado de grano (Capítulo III y IV).

Para la selección de las líneas se aplicó un modelo con las etapas que se describen en el Cuadro 1. El modelo contempló la evaluación de genotipos en tres aspectos: 1. El potencial productivo y adaptación, evaluado en ausencia de estrés hídrico; 2. La estabilidad del rendimiento, evaluado

por el índice de susceptibilidad y porcentaje de reducción, en riego y sequía; y 3. La habilidad de la planta para maximizar su funcionamiento bajo condiciones de estrés hídrico, bajo sequía.

Cuadro 1. Modelo de selección aplicado para la identificación de líneas recombinantes tolerantes y susceptibles a la sequía.

Etapa de selección	Criterios de selección	Material genético	Germoplasma seleccionado
I	Rendimiento y adaptación en ausencia de sequía	95 líneas S <sub>7</sub>	44 líneas sobresalientes S <sub>8</sub>
II	Rendimiento, morfología, fisiología y susceptibilidad a antracnosis y enfermedades de raíz, en riego y sequía	44 líneas sobresalientes	S <sub>8</sub> 25 líneas sobresalientes S <sub>9</sub>
III	Rendimiento, morfología, fisiología y susceptibilidad a antracnosis, en riego y sequía.	25 líneas sobresalientes	S <sub>9</sub> 12 líneas sobresalientes, seis tolerantes y seis susceptibles S <sub>10</sub>
IV	Índice de susceptibilidad a la sequía, rendimiento e indicadores de eficiencia fisiológica, en sequía	12 líneas sobresalientes	S <sub>10</sub> 3 líneas tolerantes y 3 líneas susceptibles S <sub>10</sub>

En las diferentes etapas de selección se observó variación en diferentes características morfológicas, fisiológicas, fenológicas, así como en los componentes de rendimiento y en tolerancia a la sequía. En particular el índice de susceptibilidad a la sequía, como indicador de la respuesta general al estrés hídrico, se mantuvo en el intervalo de 0.34 a 1.48. El intervalo de variación general con la presencia de genotipos desde muy poco afectados por la sequía (tolerantes) hasta severamente afectados (susceptibles), un número de genotipos con valores intermedios entre los valores extremos y la variación dentro de los grupos clasificados como tolerantes y susceptibles dan idea acerca de la naturaleza cuantitativa de la tolerancia a sequía y, por lo tanto, de la posibilidad de selección efectiva hacia ésta característica. Notablemente las líneas seleccionadas mostraron respuestas a la sequía consistentes en las diferentes etapas de evaluación, a través de años y localidades.

En la segunda fase de estudio, con el objeto de ahondar en el conocimiento de las causas de la tolerancia a la sequía se estudiaron las respuestas en un conjunto de características morfológicas,

fisiológicas y fenológicas de tres líneas tolerantes y tres susceptibles de mayor contraste en su comportamiento, en condiciones controladas de invernadero con el objeto de tener un mayor control ambiental y respuestas a la sequía más evidentes (Capítulo V). En ésta etapa características fisiológicas individuales como transpiración, fotosíntesis, conductancia estomática y eficiencia en el uso de agua no mostraron diferencias estadísticas significativas entre genotipos tolerantes y susceptibles; no obstante, las diferencias numéricas mostraron la tendencia de las líneas tolerantes a un mejor comportamiento bajo sequía por su mayor fotosíntesis, eficiencia en el uso del agua y el mantenimiento de sus área foliar activa por mayor tiempo, y menor transpiración. Los resultados obtenidos en ésta investigación no permiten obtener una conclusión definitiva sobre la contribución de éstas características fisiológicas individuales a la respuesta a la sequía de los genotipos de ésta población, por lo que sería necesario un mayor refinamiento de los métodos de muestreo y medición de éstas características fisiológicas, con base en los mejores genotipos tolerantes y susceptibles derivados de ésta investigación, para obtener una mejor definición. A pesar de la falta de significancia, la importancia relativa de éstas características fue manifiesta porque contribuyeron en forma importante a la variación de las líneas en sequía, cuando se consideraron conjuntamente con otras características morfológicas y fisiológicas (Capítulo V).

Con base en las evaluaciones del germoplasma realizadas en sequía no fue posible atribuir el comportamiento de las líneas a una característica única, por lo que la selección del germoplasma se hizo tomando en cuenta el mayor número posible de atributos, la mayoría de ellos complejos, que fueron agrupados mediante procedimientos de análisis multivariado. Por la naturaleza de la tolerancia a la sequía ésta estrategia parece ser más realista para seleccionar germoplasma, ya que toma en cuenta tanto, características asociadas con el rendimiento, como las relacionadas con la capacidad para funcionar adecuadamente bajo sequía; la relación entre ambos da como resultado la mayor estabilidad del rendimiento.

Para dirigir el proceso de selección previamente descrito y como resultado de la caracterización de las respuestas de líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, se encontraron características relevantes asociadas con la determinación de la variación de las respuestas de las líneas a sequía (Capítulos III, IV y V). Las características morfológicas, fisiológicas y fenológicas individuales

de mayor importancia fueron aglutinados en dos grupos, uno asociado directamente con los componentes de rendimiento, eficiencia fisiológica y otro relacionado con la tolerancia (Capítulo III) y eficiencia fisiológica bajo sequía (Capítulo, IV). Por lo que, las evidencias experimentales en ésta investigación, muestran que la tolerancia a la sequía involucra dos grupos de componentes, como lo han planteado Ramírez (1992) y Turner (2001), uno directamente asociado con la expresión de los componentes morfológicos del rendimiento; es decir, con la capacidad de producción potencial de una variedad, en cuyo caso es recomendable seleccionar primeramente en condiciones de ausencia de estrés para valorar en su expresión máxima el rendimiento tal y como se hizo en ésta investigación; el otro tipo de respuestas está asociado directamente con las características que confieren la capacidad de sobrevivencia en condiciones limitantes de humedad y que determinan la capacidad de la planta para expresar de mejor manera su capacidad para seguir funcionando bajo condiciones de estrés, que se pueden determinar en las evaluaciones en sequía.

Por lo que respecta a las características relevantes asociadas con la tolerancia a la sequía, en las evaluaciones conducidas en ambientes contrastantes de sequía los atributos asociados con el potencial productivo de los genotipos fueron: componentes de rendimiento (número de semillas normales y potenciales; vainas normales y potenciales; y peso de grano); y atributos de eficiencia fisiológica (tasas de llenado de grano, de crecimiento de semilla y de acumulación de biomasa; relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa; el índice de cosecha; y la proporción del ciclo ocupado para llenado de grano). En tanto que, un segundo componente fisiológico integró las características asociadas con la maximización del funcionamiento bajo sequía, entre las que se encuentran el índice de susceptibilidad a la sequía y el porcentaje de reducción, además del área foliar funcional y el período de llenado de grano. La mayoría de estas características fueron también importantes en sequía, las diferencias entre líneas en éstas características se mantuvieron en las diferentes evaluaciones y fueron las de mayor importancia para discriminar a las líneas con base en su tolerancia a la sequía.

En condiciones de sequía las líneas tolerantes se caracterizaron por presentar mayores valores en el número de semillas normales y potenciales, número de vainas normales y potenciales, peso de grano bajo sequía, tasa de llenado de grano, tasa de crecimiento de semilla en el ciclo, índice de

cosecha, peso específico de hoja y tamaño de hoja, y menores índices de susceptibilidad a la sequía, porcentajes de reducción del rendimiento y número de hojas caídas que las líneas susceptibles. La principal diferencia entre líneas se encontró en relación con la acumulación de la biomasa durante el período de llenado de grano, sobre todo en la forma en que ésta es distribuida y localizada durante la sequía, ya que las líneas tolerantes concentran su biomasa en la semilla a diferencia de las líneas susceptibles que lo hacen en la parte vegetativa. Las características distintivas de las líneas tolerantes podrían ser útiles como criterios de selección por su consistencia a través de las diferentes evaluaciones, la relativa facilidad de su medición y su estrecha relación con el rendimiento bajo sequía.

Desde un punto de vista tecnológico, las líneas seleccionadas son de alto valor agronómico debido a la consistencia de su respuesta a la sequía incluyendo la estabilidad del rendimiento, el nivel de avance generacional, el hábito de crecimiento y la precocidad intermedia (entre 50 y 60 días al inicio de la floración, dependiendo de la localidad y ambiente de sequía); y pueden servir directamente para el desarrollo de variedades comerciales después de su evaluación regional semicomercial en localidades donde la sequía terminal sea un factor limitante predominante. Desde un punto de vista científico el germoplasma representa una importante fuente de tolerancia a la sequía útil para el mejoramiento de variedades de alto valor comercial, así como una valiosa materia prima en estudios básicos de fisiología, anatomía, genética y biología molecular dirigidos a la determinación de las causas de la tolerancia y su control genético.

El modelo de selección aplicado con base en las respuestas diferenciales a la sequía, evaluaciones en riego y sequía, criterios de selección multifactoriales; y aplicación de métodos estadísticos multivariados para el análisis conjunto de las respuestas resultó suficientemente eficiente para discriminar líneas tolerantes de susceptibles en una población segregante, ya que toma en cuenta la complejidad del fenómeno de la tolerancia a la sequía.

#### **LITERATURA CITADA**

- Acosta, D. E., J. A. G. Acosta y J. S. R. Padilla. 2004. Relación raíz-vástago en frijol bajo dos condiciones de humedad. *Agricultura Técnica en México* 30:63-73.
- Egli, B. D. 2004. Seed-fill duration and yield of grain crops. *Advances in Agronomy* 83:243-279.

- GeneFlow. 2007. Introduction to the special section: Biodiversity and climate change. A publication about agricultural biodiversity. GeneFlow. Bioversity International (ed) pp 19-31.
- Hargurdeep, S. S., and E. Westgate M. 2000. Reproductive development in grain crops during drought. *Advances in Agronomy* 68:59-96.
- Kohashi S. J., M. Galván T., A. García E., P. Yáñez J., E. Martínez V., y L. Ruíz P. 2002. Estrés hídrico y su efecto en el crecimiento de los fitómeros del frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.). *Agricultura Técnica en México* 28:65-75.
- Muñoz-Perea, C. G., H. Terán, R. Allen G., J. Wright L., D. Westermann T., and S. Singh P. 2006. Selection for drought resistance in dry bean landraces and cultivars. *Crop Science* 46:2111-2120.
- Padma, T. V. 2008. Can crops be climate-proofed?. *SciDevNet*. pp. 1-4. [www.scidev.net/features/index.cfm](http://www.scidev.net/features/index.cfm)
- Ramírez, P. V. 1992. Identification and estimation of heritabilities of drought related resistance traits in dry bean (*Phaseolus vulgaris* L.). Tesis doctoral, Michigan State University. East Lansing, Michigan.
- Ramírez, V. P., and J. D. Kelly. 1998 Traits related to drought resistance in common bean. *Euphytica* 99:127-136.
- Rosales S. R., J. Kohashi S., J. A. Acosta G., C. Trejo L., J. Ortiz C., y J. Kelly D. 2004. Biomass distribution, maturity acceleration and yield in drought-stressed common bean cultivars. *Field Crops Research*. 85:203-211.
- Rosales S. R., P. Ramírez V., J. A. Acosta G., F. Castillo G., and J. Kelly D. 2000. Rendimiento de grano y tolerancia a la sequía del frijol común en condiciones de campo. *Agrociencia* 34:153-165.
- Schneider, A. K., M. Brothers E. and J. Kelly D. 1997a. Marker-assisted selection to improve drought resistance in common bean. *Crop Science* 37:51-60.
- Schneider, A. K., R. Rosales S., P. Ibarra F., E. Cazares B., J. A. Acosta G., P. Ramírez V., N. Wassimi, and J. Kelly D. 1997b. Improving common bean performance under drought stress. *Crop Science* 37:43-50.
- Terán, H., y S. Singh P. 2002. Comparison of sources and lines selected for drought resistance in common bean. *Crop Science* 42:64-70.
- Turner, C. N., G. C. Wright and H. M. Siddique. 2001 Adaptation of grain legumes (pulses) to water limited environments. *Advances in Agronomy* 71:193-231.

## APÉNDICE

### CAPÍTULO 4

Cuadro 1A. Componentes de rendimiento y biomasa en el vástago, de líneas tolerantes y susceptibles de frijol y tres testigos comerciales, en condiciones de riego en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Línea	Características								
	NSN	NSA	NPS	NVN	NVV	NPV	PG <sup>†</sup>	PIS	BV <sup>†</sup>
Tolerantes									
60	81.75 <sup>b</sup>	10.05 <sup>a</sup>	91.80 <sup>a</sup>	28.50 <sup>abc</sup>	1.85 <sup>a</sup>	30.35 <sup>abc</sup>	19.88 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	16.66 <sup>a</sup>
69	102.30 <sup>ab</sup>	15.30 <sup>a</sup>	117.60 <sup>ab</sup>	29.75 <sup>abc</sup>	2.55 <sup>a</sup>	32.30 <sup>abc</sup>	18.33 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	17.45 <sup>a</sup>
92	168.50 <sup>a</sup>	16.65 <sup>a</sup>	185.15 <sup>a</sup>	49.75 <sup>a</sup>	7.75 <sup>a</sup>	57.50 <sup>a</sup>	24.57 <sup>a</sup>	0.14 <sup>a</sup>	33.28 <sup>a</sup>
127	112.80 <sup>ab</sup>	15.70 <sup>a</sup>	128.50 <sup>ab</sup>	34.95 <sup>abc</sup>	3.40 <sup>a</sup>	38.35 <sup>abc</sup>	22.27 <sup>a</sup>	0.19 <sup>a</sup>	20.14 <sup>a</sup>
205	69.95 <sup>b</sup>	13.15 <sup>a</sup>	78.10 <sup>b</sup>	19.90 <sup>c</sup>	5.90 <sup>a</sup>	25.80 <sup>bc</sup>	17.45 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	20.18 <sup>a</sup>
238	58.20 <sup>b</sup>	10.75 <sup>a</sup>	53.95 <sup>b</sup>	15.20 <sup>c</sup>	3.50 <sup>a</sup>	18.70 <sup>c</sup>	16.41 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	17.48 <sup>a</sup>
Promedio	98.91	13.6	109.18	29.67	4.15	33.83	19.81	0.21	20.86
Susceptibles									
70	80.18 <sup>b</sup>	14.50 <sup>a</sup>	94.68 <sup>ab</sup>	29.82 <sup>abc</sup>	0.96 <sup>a</sup>	30.79 <sup>abc</sup>	22.57 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	22.66 <sup>a</sup>
71	87.30 <sup>ab</sup>	14.30 <sup>a</sup>	96.35 <sup>ab</sup>	27.48 <sup>abc</sup>	2.41 <sup>a</sup>	29.89 <sup>abc</sup>	23.15 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	20.35 <sup>a</sup>
102	100.15 <sup>ab</sup>	9.83 <sup>a</sup>	109.99 <sup>ab</sup>	34.10 <sup>abc</sup>	2.70 <sup>a</sup>	36.80 <sup>abc</sup>	28.84 <sup>a</sup>	0.29 <sup>a</sup>	27.77 <sup>a</sup>
117	72.68 <sup>b</sup>	13.15 <sup>a</sup>	86.20 <sup>b</sup>	26.05 <sup>abc</sup>	4.15 <sup>a</sup>	30.20 <sup>abc</sup>	19.92 <sup>a</sup>	0.27 <sup>a</sup>	21.69 <sup>a</sup>
122	78.30 <sup>b</sup>	5.00 <sup>a</sup>	80.80 <sup>b</sup>	21.60 <sup>bc</sup>	2.65 <sup>a</sup>	24.25 <sup>bc</sup>	22.99 <sup>a</sup>	0.29 <sup>a</sup>	26.88 <sup>a</sup>
144	91.30 <sup>ab</sup>	16.40 <sup>a</sup>	107.70 <sup>ab</sup>	28.90 <sup>abc</sup>	3.20 <sup>a</sup>	32.10 <sup>abc</sup>	21.86 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	20.71 <sup>a</sup>
Promedio	84.98	12.19	95.95	27.99	2.67	30.67	23.22	0.27	23.34
Testigos tolerantes									
T <sub>1</sub>	54.64 <sup>b</sup>	5.82 <sup>a</sup>	60.46 <sup>b</sup>	16.62 <sup>c</sup>	7.42 <sup>a</sup>	24.05 <sup>bc</sup>	13.51 <sup>a</sup>	0.24 <sup>a</sup>	23.48 <sup>a</sup>
T <sub>3</sub>	60.65 <sup>b</sup>	5.20 <sup>a</sup>	58.35 <sup>b</sup>	20.36 <sup>c</sup>	5.45 <sup>a</sup>	25.81 <sup>bc</sup>	9.24 <sup>a</sup>	0.15 <sup>a</sup>	13.41 <sup>a</sup>
Testigo susceptible									
T <sub>2</sub>	136.10 <sup>ab</sup>	4.90 <sup>a</sup>	141.00 <sup>ab</sup>	47.55 <sup>ab</sup>	3.6 <sup>a</sup>	51.15 <sup>ab</sup>	15.14 <sup>a</sup>	0.11 <sup>a</sup>	12.36 <sup>a</sup>
Promedio	83.79	5.30	86.60	28.17	5.49	33.67	12.63	0.16	16.41

NSN = número de semillas normales, NSA = número de semillas abortadas, NPS = número de semillas potenciales, NVN = número de vainas normales, NVV = número de vainas vanas, NPV = número potencial de vainas, PG = peso de grano (g por planta), PIS = peso individual de semilla (g por semilla), BV = biomasa de vástago (g por planta) T<sub>1</sub> = Pinto Villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = Bayomex. DSH = diferencia significativa honesta, medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (P≤0.05) † = gramos por planta.

Cuadro 2A. Indicadores fenológicos y de eficiencia reproductiva de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales a la sequía en condiciones de riego en campo. Tecámac, Méx. 2004; Xalostoc, Mor, 2005.

Líneas	Indicadores fenológicos y características de eficiencia reproductiva						
	IAT <sup>¶</sup>	DIF <sup>†</sup>	DMF <sup>†</sup>	PLLG <sup>†</sup>	POLLG	PAS	PAV
Tolerantes							
60	33.05 <sup>bc</sup>	59.25 <sup>a</sup>	102.75 <sup>a</sup>	43.50 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.88 <sup>a</sup>	0.93 <sup>a</sup>
69	34.55 <sup>bc</sup>	58.25	101.75 <sup>a</sup>	43.50 <sup>a</sup>	0.42 <sup>b</sup>	0.87 <sup>a</sup>	0.91 <sup>a</sup>
92	28.22 <sup>c</sup>	59.75 <sup>a</sup>	101.25 <sup>a</sup>	41.50 <sup>a</sup>	0.40 <sup>b</sup>	0.91 <sup>a</sup>	0.87 <sup>a</sup>
127	31.54 <sup>c</sup>	61.50 <sup>a</sup>	103.25 <sup>a</sup>	41.75 <sup>a</sup>	0.40 <sup>b</sup>	0.87 <sup>a</sup>	0.91 <sup>a</sup>
205	36.00 <sup>abc</sup>	60.50 <sup>a</sup>	103.50 <sup>a</sup>	43.00 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.81 <sup>a</sup>	0.77 <sup>a</sup>
238	40.54 <sup>abc</sup>	57.75 <sup>a</sup>	100.50 <sup>a</sup>	42.75 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.72 <sup>a</sup>	0.77 <sup>a</sup>
Promedio	33.98	59.5	102.16	42.66	0.41	0.84	0.86
Susceptibles							
70	32.89 <sup>bc</sup>	55.25 <sup>ab</sup>	94.75 <sup>a</sup>	46.50 <sup>a</sup>	0.48 <sup>ab</sup>	0.82 <sup>a</sup>	0.96 <sup>a</sup>
71	31.39 <sup>c</sup>	60.25 <sup>a</sup>	104.00 <sup>a</sup>	43.75 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.83 <sup>a</sup>	0.88 <sup>a</sup>
102	32.89 <sup>bc</sup>	55.25 <sup>ab</sup>	99.00 <sup>a</sup>	43.75 <sup>a</sup>	0.44 <sup>ab</sup>	0.90 <sup>a</sup>	0.92 <sup>a</sup>
117	35.78 <sup>abc</sup>	59.00 <sup>a</sup>	102.75 <sup>a</sup>	43.75 <sup>a</sup>	0.42 <sup>b</sup>	0.82 <sup>a</sup>	0.87 <sup>a</sup>
122	38.94 <sup>abc</sup>	58.25 <sup>a</sup>	101.75 <sup>a</sup>	43.50 <sup>a</sup>	0.42 <sup>b</sup>	0.66 <sup>a</sup>	0.89 <sup>a</sup>
144	37.66 <sup>abc</sup>	58.75 <sup>a</sup>	101.50 <sup>a</sup>	42.75 <sup>a</sup>	0.41 <sup>b</sup>	0.82 <sup>a</sup>	0.90 <sup>a</sup>
Promedio	34.92	57.79	100.62	44.00	0.43	0.80	0.90
Testigos tolerantes							
T <sub>1</sub>	41.99 <sup>abc</sup>	55.50 <sup>ab</sup>	91.00 <sup>a</sup>	35.50 <sup>a</sup>	0.37 <sup>b</sup>	0.89 <sup>a</sup>	0.74 <sup>a</sup>
T <sub>3</sub>	53.08 <sup>ab</sup>	55.50 <sup>ab</sup>	92.25 <sup>a</sup>	53.75 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>	0.90 <sup>a</sup>	0.79 <sup>a</sup>
Testigo susceptible							
T <sub>2</sub>	56.03 <sup>a</sup>	52.25 <sup>ab</sup>	93.00 <sup>a</sup>	40.75 <sup>a</sup>	0.43 <sup>b</sup>	0.96 <sup>a</sup>	0.90 <sup>a</sup>
Promedio	50.36	54.41	92.08	43.33	0.45	0.91	0.81

IAT = incidencia de antracnosis, DIF = días a floración, DMF = días a madurez fisiológica, PLLG = periodo de llenado de grano, PAS = porcentaje de amarre de semilla, PAV = porcentaje de amarre de vaina, POLLG = periodo del ciclo ocupado para el llenado de grano, T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = BayoMex. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey, P≤0.05). † = días ¶ = porcentaje

Cuadro 3A. Indicadores de eficiencia fisiológica en sequía de líneas de frijol tolerantes y susceptibles y tres testigos comerciales, en condiciones de riego en campo. Tecámac, Mex. 2004; Xalostoc, Mex. 2005.

Línea	Indicadores de eficiencia fisiológica						MG	ISS
	IC	TCSC (g d <sup>-1</sup> ) <sup>†</sup>	TLLG (g d <sup>-1</sup> )	TABC (g d <sup>-1</sup> )	RTLLGB	PR (%) <sup>¶</sup>		
Tolerantes								
60	0.54 <sup>a</sup>	0.18 <sup>a</sup>	0.44 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	1.67 <sup>a</sup>	24.07 <sup>cd</sup>	17.48 <sup>a</sup>	0.44 <sup>cd</sup>
69	0.51 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	0.40 <sup>a</sup>	0.27 <sup>a</sup>	1.72 <sup>a</sup>	33.36 <sup>abcd</sup>	14.40 <sup>a</sup>	0.72 <sup>abcd</sup>
92	0.42 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>	0.48 <sup>a</sup>	1.15 <sup>a</sup>	23.43 <sup>cd</sup>	23.67 <sup>a</sup>	0.54 <sup>bcd</sup>
127	0.52 <sup>a</sup>	0.21 <sup>a</sup>	0.53 <sup>a</sup>	0.32 <sup>a</sup>	1.76 <sup>a</sup>	31.52 <sup>abcd</sup>	17.01 <sup>a</sup>	0.74 <sup>abcd</sup>
205	0.46 <sup>a</sup>	0.16 <sup>a</sup>	0.40 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	1.54 <sup>a</sup>	17.30 <sup>d</sup>	16.02 <sup>a</sup>	0.37 <sup>d</sup>
238	0.48 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	0.41 <sup>a</sup>	0.27 <sup>a</sup>	1.65 <sup>a</sup>	15.35 <sup>d</sup>	15.30 <sup>a</sup>	0.33 <sup>d</sup>
Promedio	0.48	0.18	0.45	0.31	1.58	24.17	17.31	0.52
Susceptibles								
70	0.49 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	0.48 <sup>a</sup>	0.40 <sup>a</sup>	1.30 <sup>a</sup>	56.87 <sup>abc</sup>	14.77 <sup>a</sup>	1.33 <sup>abc</sup>
71	0.53 <sup>a</sup>	0.21 <sup>a</sup>	0.49 <sup>a</sup>	0.34 <sup>a</sup>	1.64 <sup>a</sup>	45.39 <sup>abcd</sup>	17.49 <sup>a</sup>	1.05 <sup>abcd</sup>
102	0.50 <sup>a</sup>	0.26 <sup>a</sup>	0.61 <sup>a</sup>	0.48 <sup>a</sup>	1.20 <sup>a</sup>	59.68 <sup>ab</sup>	16.16 <sup>a</sup>	1.42 <sup>ab</sup>
117	0.47 <sup>a</sup>	0.18 <sup>a</sup>	0.43 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	1.28 <sup>a</sup>	47.79 <sup>abcd</sup>	14.65 <sup>a</sup>	1.11 <sup>abcd</sup>
122	0.46 <sup>a</sup>	0.21 <sup>a</sup>	0.50 <sup>a</sup>	0.39 <sup>a</sup>	1.44 <sup>a</sup>	63.52 <sup>a</sup>	13.73 <sup>a</sup>	1.48 <sup>a</sup>
144	0.51 <sup>a</sup>	0.20 <sup>a</sup>	0.49 <sup>a</sup>	0.34 <sup>a</sup>	1.04 <sup>a</sup>	59.49 <sup>ab</sup>	13.05 <sup>a</sup>	1.40 <sup>ab</sup>
Promedio	0.49	0.21	0.5	0.38	1.31	55.45	14.97	1.29
Testigos tolerantes								
T <sub>1</sub>	0.36 <sup>a</sup>	0.14 <sup>a</sup>	0.38 <sup>a</sup>	0.34 <sup>a</sup>	1.20 <sup>a</sup>	28.05 <sup>bcd</sup>	11.18 <sup>a</sup>	0.67 <sup>abcd</sup>
T <sub>3</sub>	0.40 <sup>a</sup>	0.09 <sup>a</sup>	0.15 <sup>a</sup>	0.23 <sup>a</sup>	0.69	25.28 <sup>cd</sup>	7.29 <sup>a</sup>	0.55 <sup>bcd</sup>
Testigos susceptibles								
T <sub>2</sub>	0.55 <sup>a</sup>	0.14 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.25 <sup>a</sup>	1.18 <sup>a</sup>	22.99 <sup>d</sup>	12.09 <sup>a</sup>	0.57 <sup>bcd</sup>
Promedio	0.43	0.12	0.28	0.27	1.02	25.44	10.18	0.59

IC = índice de cosecha, TCSC = tasa de crecimiento semilla en el ciclo, TLLG = tasa de llenado de grano, TCBC = tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, RTLLGB = relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, PR = porcentaje de reducción, MG = media geométrica, ISS = índice de susceptibilidad a la sequía, T<sub>1</sub> = Pinto villa, T<sub>2</sub> = Flor de Mayo, T<sub>3</sub> = BayoMex. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey, P≤0.05) † = gramos por día ¶ = porcentaje.

## CAPÍTULO 5

Cuadro 4A. Fotosíntesis, transpiración y conductancia estomática en líneas de frijol con tolerancia contrastante a la sequía, en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	Fotosíntesis ( $\mu\text{mol CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Transpiración ( $\mu\text{mol H}_2\text{O m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )	Conductancia estomática ( $\mu\text{mol m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ )
Tolerantes			
60	23.57 <sup>abc</sup>	6.51 <sup>a</sup>	0.19 <sup>a</sup>
69	17.14 <sup>bc</sup>	4.55 <sup>a</sup>	0.16 <sup>a</sup>
92	16.03 <sup>c</sup>	4.87 <sup>a</sup>	0.13 <sup>a</sup>
Promedio	18.91	5.31	0.16
Susceptibles			
70	27.4 <sup>a</sup>	7.26 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>
102	22.51 <sup>abc</sup>	5.44 <sup>a</sup>	0.16 <sup>a</sup>
122	25.66 <sup>ab</sup>	7.13 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>
Promedio	25.19	6.61	0.24

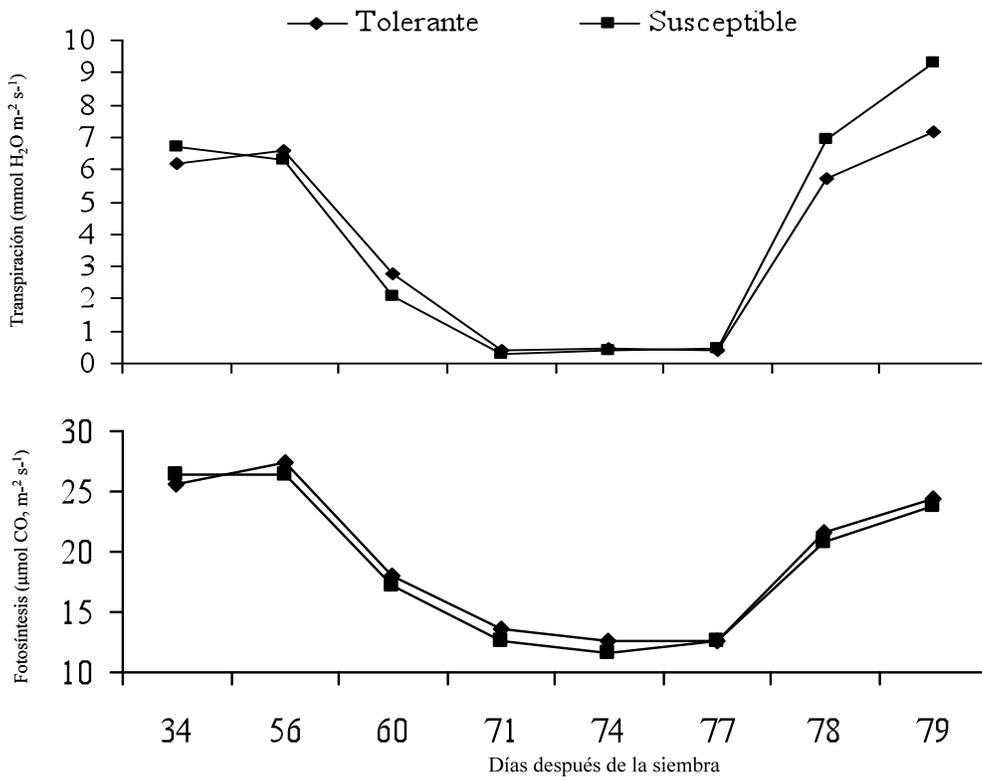


Figura 1 A. Transpiración, fotosíntesis en líneas contrastantes a la sequía.

Cuadro 5A. Peso específico de la hoja, tamaño de hoja y senescencia y abscisión de hojas en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía en condiciones de riego bajo invernadero a los 95 días después de la siembra. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	Pesos específico de la hoja (mg/cm <sup>2</sup> )	Tamaño de hoja (cm <sup>2</sup> )	Senescencia y abscisión de hojas	Eficiencia en el uso del agua μmol CO <sub>2</sub> /mmol H <sub>2</sub> O m <sup>-2</sup> s <sup>-2</sup>
Tolerantes				
60	0.004 <sup>a</sup>	23.43 <sup>a</sup>	-----	3.63 <sup>a</sup>
69	0.004 <sup>a</sup>	25.18 <sup>a</sup>	-----	3.90 <sup>a</sup>
92	0.004 <sup>a</sup>	26.06 <sup>a</sup>	-----	3.54 <sup>a</sup>
Promedio	0.004	24.89	-----	3.69
Susceptibles				
70	0.004 <sup>a</sup>	22.75 <sup>a</sup>	-----	4.35 <sup>a</sup>
102	0.004 <sup>a</sup>	25.10 <sup>a</sup>	-----	4.42 <sup>a</sup>
122	0.004 <sup>a</sup>	25.57 <sup>a</sup>	-----	3.66 <sup>a</sup>
Promedio	0.004	24.47	-----	4.14

T vs S = diferencia entre tolerante y susceptibles. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey, P≤0.05). ----- variable no registrada.

Cuadro 6A. Área foliar en líneas contrastantes a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	34	Área foliar			84	95
		51	67	78		
(días después de la siembra)						
Tolerantes						
60	476.44 <sup>a</sup>	712.00 <sup>a</sup>	673.40 <sup>a</sup>	500.30 <sup>a</sup>	455.00 <sup>a</sup>	183.00 <sup>a</sup>
69	408.11 <sup>a</sup>	601.50 <sup>a</sup>	664.30 <sup>a</sup>	492.50 <sup>a</sup>	562.50 <sup>a</sup>	201.84 <sup>a</sup>
92	379.39 <sup>a</sup>	628.70 <sup>a</sup>	575.90 <sup>a</sup>	649.00 <sup>a</sup>	421.20 <sup>a</sup>	301.56 <sup>a</sup>
Promedio	421.31	647.40	637.86	547.26	479.56	228.8
Susceptibles						
70	374.60 <sup>a</sup>	623.90 <sup>a</sup>	699.40 <sup>a</sup>	686.30 <sup>a</sup>	384.40 <sup>a</sup>	76.11 <sup>a</sup>
102	526.84 <sup>a</sup>	755.40 <sup>a</sup>	807.70 <sup>a</sup>	760.40 <sup>a</sup>	819.40 <sup>a</sup>	122.45 <sup>a</sup>
122	449.83 <sup>a</sup>	624.60 <sup>a</sup>	644.90 <sup>a</sup>	758.90 <sup>a</sup>	529.60 <sup>a</sup>	0.00 <sup>a</sup>
Promedio	450.42	667.96	717.33	735.2	577.8	66.18

Cuadro 7A. Biomasa total en tres líneas tolerantes y tres susceptibles contrastantes a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	34	Biomasa total				
		51	67	78	84	95
(días después de la siembra)						
Tolerantes						
60	2.95 <sup>a</sup>	5.06 <sup>a</sup>	5.62 <sup>a</sup>	3.74 <sup>a</sup>	6.69 <sup>a</sup>	15.27 <sup>a</sup>
69	2.43 <sup>a</sup>	3.82 <sup>a</sup>	6.35 <sup>a</sup>	3.82 <sup>a</sup>	7.00 <sup>a</sup>	16.67 <sup>a</sup>
92	2.30 <sup>a</sup>	4.20 <sup>a</sup>	3.66 <sup>a</sup>	5.23 <sup>a</sup>	5.12 <sup>a</sup>	18.08 <sup>a</sup>
Promedio	2.56	4.36	5.21	4.26	6.27	16.67
Susceptibles						
70	2.18 <sup>a</sup>	4.46 <sup>a</sup>	5.91 <sup>a</sup>	6.90 <sup>a</sup>	7.75 <sup>a</sup>	13.67 <sup>a</sup>
102	3.07 <sup>a</sup>	4.95 <sup>a</sup>	5.93 <sup>a</sup>	5.39 <sup>a</sup>	9.07 <sup>a</sup>	18.09 <sup>a</sup>
122	2.75 <sup>a</sup>	5.02 <sup>a</sup>	5.74 <sup>a</sup>	6.64 <sup>a</sup>	9.89 <sup>a</sup>	14.84 <sup>a</sup>
Promedio	2.66	4.81	5.86	6.31	8.90	15.53

Cuadro 8A. Días a floración, periodo de llenado de grano y madurez fisiológica en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía, en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	Floración	Periodo de llenado de grano		Madurez fisiológica
		Tolerantes		
60	50.66 <sup>ab</sup>	52.00 <sup>ab</sup>	102.66 <sup>ab</sup>	
69	53.00 <sup>a</sup>	52.00 <sup>ab</sup>	105.00 <sup>a</sup>	
92	53.00 <sup>a</sup>	53.66 <sup>a</sup>	106.66 <sup>a</sup>	
Promedio	52.22	52.55	104.77	
Susceptibles				
70	49.33 <sup>b</sup>	48.66 <sup>ab</sup>	98.00 <sup>ab</sup>	
102	51.33 <sup>ab</sup>	55.33 <sup>a</sup>	106.66 <sup>a</sup>	
122	49.00 <sup>b</sup>	46.00 <sup>b</sup>	95.00 <sup>b</sup>	
Promedio	49.88	49.99	99.88	

T vs S = diferencia entre grupos de líneas tolerantes y susceptibles. Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).

Cuadro 9A. Indicadores de eficiencia fisiológica, peso de grano y estimaciones de peso de grano y de biomasa del vástago en líneas tolerantes y susceptibles a la sequía en condiciones de riego en invernadero. Montecillo, Méx. 2005.

Línea	TCSC (g d <sup>-1</sup> )	TLLG (G d <sup>-1</sup> )	TABC (g d <sup>-1</sup> )	RLLGAB	IC	PG (g)	EBV*	EPG*
Tolerantes								
60	0.08 <sup>a</sup>	0.29 <sup>a</sup>	0.14 <sup>a</sup>	1.97 <sup>a</sup>	0.55 <sup>a</sup>	8.47 <sup>a</sup>	23.57 <sup>abc</sup>	13.07 <sup>a</sup>
69	0.08 <sup>a</sup>	0.32 <sup>a</sup>	0.15 <sup>a</sup>	2.01 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>	9.35 <sup>a</sup>	17.14 <sup>bc</sup>	9.61 <sup>a</sup>
92	0.09 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	1.98 <sup>a</sup>	0.56 <sup>a</sup>	10.13 <sup>a</sup>	16.03 <sup>c</sup>	8.99 <sup>a</sup>
Promedio	0.08	0.31	0.15	1.98	0.55	9.31	18.91	10.55
Susceptibles								
70	0.07 <sup>a</sup>	0.28 <sup>a</sup>	0.13 <sup>a</sup>	2.01 <sup>a</sup>	0.49 <sup>a</sup>	6.99 <sup>a</sup>	27.40 <sup>a</sup>	13.83 <sup>a</sup>
102	0.07 <sup>a</sup>	0.33 <sup>a</sup>	0.17 <sup>a</sup>	1.93 <sup>a</sup>	0.49 <sup>a</sup>	8.34 <sup>a</sup>	22.51 <sup>abc</sup>	11.10 <sup>a</sup>
122	0.08 <sup>a</sup>	0.32 <sup>a</sup>	0.15 <sup>a</sup>	2.06 <sup>a</sup>	0.54 <sup>a</sup>	8.08 <sup>a</sup>	25.66 <sup>ab</sup>	14.09 <sup>a</sup>
Promedio	0.07	0.31	0.15	2.00	0.50	7.80	25.19	12.97

TCSC = tasa de crecimiento semilla en el ciclo, TLLG = tasa de llenado de grano, TABC = tasa de acumulación de biomasa en el ciclo, RLLGAB = relación entre las tasas de llenado de grano y la de acumulación de biomasa, IC = índice de cosecha, PG = peso de grano en gramos/planta, EBV = estimación de biomasa de vástago y EPG = estimación de peso de grano. \*  $\mu\text{m CO}_2 \text{ m}^{-2} \text{ S}^{-2}$ . Medias con la misma letra no presentan diferencia significativa (Tukey,  $P \leq 0.05$ ).