



UNIVERSIDAD
NACIONAL
DE COLOMBIA

**Mecanismos morfofisiológicos
asociados con la tolerancia a altas
temperaturas en fríjol común,
Phaseolus vulgaris L.**

Santos Yenandy Barrera Lemus

Universidad Nacional de Colombia
Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agrícolas
Palmira, Colombia

2016

Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en fríjol común, *Phaseolus vulgaris* L.

Santos Yenandy Barrera Lemus

Tesis de investigación presentada como requisito parcial para optar al título de:

Magister en Ciencias Agrarias

Director:

Ph.D., Stephen E. Beebe

Fito mejorador Líder Programa Frijol CIAT

Codirector:

Ph.D., Idupulapati Rao

Fisiólogo Programa Frijol CIAT

Codirector:

Ph.D., Nora Cristina Mesa Cobo

Profesora Asociada

Línea de Investigación:

Mejoramiento Genético Vegetal

Universidad Nacional de Colombia

Facultad de Ciencias Agropecuarias, Departamento de Ciencias Agrícolas

Palmira, Colombia

2016

Agradecimientos

A los Drs. Stephen Beebe e Idupulapati Rao, por sus valiosos aportes a esta investigación, por compartir sus conocimientos y dirigir esta investigación.

A la Profesora Nora Cristina Mesa por su apoyo incondicional y su valiosa colaboración en la dirección y redacción del documento.

Al Dr. Jose polania por su valiosa colaboración en la planeación y ejecución de esta investigación.

A mi amigo y colega Jorge Berny de la Universidad de California, Davis por sus valiosos aportes genéticos y estadísticos realizados en esta investigación

A mi colega y compañero de trabajo Cesar Cajiao por su paciencia y por compartir su valioso conocimiento en el mejoramiento genético de frijol

Al programa de mejoramiento genético de frijol del Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT) por financiar la investigación

Resumen

El cambio climático incrementa la temperatura y limita el rendimiento y la calidad del frijol común. En esta investigación se evaluó el efecto de 2 y 4°C por encima de 19/30 °C (min. noche/ máx. día), en dos genotipos de frijol tolerantes (SEF 60 y AMADEUS) y uno susceptible (SEDA); los ensayos fueron sembrados en CIAT Palmira durante el 2014 y 2015 en bloques completos al azar con tres replicaciones, en tres tratamientos de temperaturas (control, +2 y +4°C) en ambientes controlados. Se evaluó el efecto del calor sobre variables morfo fisiológicas, rendimiento y componentes de rendimiento y finalmente el rol de los carbohidratos totales no estructurales (CTN) en la tolerancia al calor y el mejoramiento genético del frijol. Se encontró que el incremento de la temperatura reduce el rendimiento del grano mínimo en 32% y máximo 52%, afectando principalmente el número de semillas por vaina, el número de semillas y vainas por m², siendo SEDA el genotipo de mayor afectación. Igualmente, el incremento de la temperatura del aire reduce el crecimiento vegetativo y la eficiencia fotosintética, mientras que incrementa el contenido de carbohidratos totales no estructurales en las hojas, producto de la disminución en la movilización de asimilados a través de la planta. Esta investigación arroja que el genotipo SEF 60 es un cultivar promisorio para mitigar el efecto de cambio climático, por la capacidad de tolerar el calor y movilizar con mayor eficiencia los carbohidratos bajo estrés.

Palabras clave: Tolerancia a calor, carbohidratos no estructurales, movilización de fotoasimilados, parámetros fisiológicos, eficiencia fotosintética, particionamiento de carbohidratos

Abstract

The increase in air temperature negatively affects grain yield and grain quality of common bean. In this study, we included 3 bean varieties that were selected based on their tolerance (AMADEUS and SEF 60) and susceptibility (ROJO DE SEDA) to high temperature stress. The research was conducted at CIAT Palmira under controlled environmental conditions in 2014 and 2015, using a randomized complete block (RCB) design with 3 replicates. Three temperature treatments were evaluated: ambient temperature under field conditions, the effect of 2 °C above ambient temperature using greenhouse 1 and the effect of 4 °C above ambient temperature using greenhouse 2. We evaluated the effects of high temperature stress on morpho-physiological traits and the yield and yield components and also determined the role of nonstructural carbohydrates (TNC) in improving heat tolerance and grain yield. The results showed that the increase in the air temperature reduces grain yield between 30-52% by affecting mainly seeds per pod, seed number per area, and pod number per area and reduces the vegetative growth, photosynthetic efficiency, and seed filling. The high temperature increased the TNC concentration in leaves and reduced photoassimilate remobilization to grain. ROJO DE SEDA was found to be more sensitive to high temperature while SEF 60 was identified as a promising interspecific line for improving heat tolerance.

Keywords: Heat tolerance, nonstructural carbohydrates, photoassimilate remobilization, physiologic parameters, photosynthetic efficiency, carbohydrate partitioning

Contenido

	<u>Pág.</u>
Resumen	VII
Lista de figuras.....	XI
Lista de tablas	XIII
Lista de Símbolos y abreviaturas.....	XIV
Introducción	1
1. Marco Teórico.....	5
1.1 El género <i>Phaseolus</i>	5
1.1.1 Importancia de las especies relacionadas	6
1.2 El frijol común.....	7
1.2.1 El origen del frijol común	8
1.2.2 Características del cultivo y sistemas de producción	9
1.3 El frijol común y la adaptación ambiental.....	11
1.3.1 El frijol común y el estrés abiótico.....	11
1.3.2 El frijol común y el estrés por calor	12
1.4 Mecanismos de adaptación a temperaturas altas	13
1.5 Parámetros genéticos involucrados en la respuesta al calor.....	13
1.6 Parámetros fisiológicos involucrados en la respuesta al calor.....	14
1.6.1 Uso del agua y regulación de la temperatura.....	14
1.6.2 Fotosíntesis	15
1.6.3 Crecimiento y desarrollo	16
1.6.4 Movilización de fotoasimilados.....	17
2. Metodología	21
2.1 Localización	21
2.2 Plantación.....	22
2.3 Material vegetal	23
2.4 Diseño experimental y análisis estadístico.....	24
2.5 Evaluación de variables fenológicas y fisiológicas	25
2.5.1 Variables de crecimiento y desarrollo	25
2.5.2 Contenido de clorofila	26
2.5.3 Eficiencia fotosintética	26
2.5.4 Conductancia estomática.....	26

X Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en frijol común, *Phaseolus vulgaris* L.

2.5.5	Nodulación	26
2.6	Variables de movilización de carbohidratos.....	27
2.6.1	Peso seco de los órganos movilizadores.....	27
2.6.2	Carbohidratos totales no estructurales (CTN).....	27
2.6.3	Índice de cosecha, partición de vaina y cosecha de vaina.....	28
2.7	Variables de rendimiento.....	28
2.7.1	Rendimiento y parámetros de rendimiento	28
2.7.2	Índices de tolerancia a temperaturas altas	28
3.	Resultados	29
3.1	Plantación y variables climáticas	29
3.2	Variables fenológicas y fisiológicas	31
3.2.1	Variables de crecimiento y desarrollo	31
3.2.2	Contenido de Clorofila.....	37
3.2.3	Eficiencia Fotosintética.....	38
3.2.4	Conductancia estomática	39
3.2.5	Nodulación	40
3.3	Variables de movilización de carbohidratos.....	43
3.4	Variables de rendimiento.....	61
4.	Análisis y discusión de resultados.....	71
4.1	Variables fenológicas y rendimiento	71
4.2	Variables morfofisiológicas y rendimiento.....	71
4.3	Rendimiento y componentes de rendimiento.....	72
4.4	Movilización de carbohidratos y rendimiento	74
5.	Conclusiones	77
	Bibliografía	78

Lista de figuras

	<u>Pág.</u>
Figura 1-1: Acervos genéticos del frijol común <i>P. vulgaris</i> L. Según su capacidad de cruzamiento (Gepts & Bebouck, 1991).	6
Figura 2-1: Mapa del lote M3 ubicado en Ciat Palmira	22
Figura 2-2: Invernaderos de 15 m de longitud y 9,2 m de ancho, construidos en policarbonato.....	23
Figura 2-3: Esquema de campo bajo diseño experimental (bca)	25
Figura 3-1: Temperatura del aire mínima y máxima, dos ciclos de siembra para los tratamientos, ambiente, +2 y +4°C	30
Figura 3-2: Biomasa de los genotipos evaluados (cb kg/ha), en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra.....	33
Figura 3-3: Índice de área foliar (iaf m ² m ⁻²), en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra	35
Figura 3-4: Contenido de clorofila (scmr, por sus siglas en inglés), medido en unidades spad, en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra.	38
Figura 3-5: Conductancia estomática (mmol/m ² /s) en mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas.....	40
Figura 3-6: Número de nódulos por metro cuadrado (nnodm) y peso seco de los nódulos (psnod) de tres genotipos de frijol evaluados en tres tratamientos de temperaturas	42
Figura 3-7: Análisis de componentes principales donde se evidencian los dos factores o componentes (componente 1 explica el 31.8% de la variabilidad total y el componente 2 explica el 15.9% restante).	43
Figura 3-8: Índice de cosecha (hi), partición (ppi) y cosecha de vainas (phi), evaluados en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra.	45
Figura 3-9: Peso seco de la planta en floración (psplf), mitad de llenado de vainas (psplm) y cosecha (psplc), frente a contenido de carbohidratos totales no estructurales en floración (ctnplf), mitad de llenado de vainas (ctnplm) y cosecha (ctnplc); en dos ciclos de siembra.	49
Figura 3-10: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg/gr) (ctn) evaluado en hojas jóvenes (hj), hojas maduras (hm), peciolo (p) y tallos (t) en floración (25-34 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.	52
Figura 3-11: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg/gr) (ctn) evaluado en hojas jóvenes (hj), hojas maduras (hm), peciolo (p), tallos (t), cascara (c) y	

XII Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en frijol común, *Phaseolus vulgaris* L.

semilla (s) en mitad de llenado de vainas (55-55 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.	53
Figura 3-12: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg/gr) (ctn) evaluado en hojas jóvenes (hj), hojas maduras (hm), peciolo (p), tallos (t), cascara (c) y semilla (s) en cosecha (65-75 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.	54
Figura 3-13: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (ctn) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en floración (25-34 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.	59
Figura 3-14: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (ctn) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en mitad de llenado de vainas (55-55 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo. ...	60
Figura 3-15: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (ctn) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en cosecha (65-75 dds), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.	61
Figura 3-16. Rendimiento (kg/ha) (ydha) de los genotipos evaluados, por tratamiento de temperaturas (ambiente, +2 y +4°C).	65
Figura 3-17. A) Número de semillas por vaina (sxv), b) peso de 100 semillas (100sw), c) número de semillas por m ² (sna), d) número de vainas por m ² (pna), evaluados en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra.	66
Figura 3-18. Peso de 100 semillas (100sw), número de semillas por m ² (sna), número de vainas por m ² (pna) y número de semillas por vaina (sxv) frente a rendimiento por (ydha) evaluado en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra. ..	67
Figura 3-19: Coeficientes de correlación entre el rendimiento por hectárea expresado en kg (ydha) y a biomasa de la copa (cbm), índice de área foliar (iafm), y rendimiento cuántico de la fotosíntesis (fv'/fm'f), conductancia estomática (scondm), determinado en tres tratamientos de temperaturas.	70

Lista de tablas

	<u>Pág.</u>
Tabla 1-1: Principales limitaciones en la producción del frijol común	10
Tabla 2-1: Variedades de frijol común evaluadas en el estudio	23
Tabla 3-1: Variables de crecimiento y desarrollo evaluados en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra.	32
Tabla 3-2: Variables fisiológicas evaluadas en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra	36
Tabla 3-3: Peso seco de los nódulos (g) y número de nódulos (m2) evaluados en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra	41
Tabla 3-4: Coeficientes de correlación simple entre el índice de cosecha (hi), partición (ppi) y cosecha de vainas (phi) y el contenido de ctn y el rendimiento por hectárea (ydha), evaluado e tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra	46
Tabla 3-5: Peso seco de la planta en floración (psplf), mitad de llenado de vainas (psplm) y cosecha (psplc), evaluado en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra	48
Tabla 3-6: Variables fisiológicas evaluadas en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra, en floración (f), mitad de llenado de vainas (m) y cosecha (c).	55
Tabla 3-7: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (ctn) desde las hojas jóvenes (hj), hojas maduras (hm) hacia los peciolos (p) y tallos (t); desde los peciolos hacia los tallos y desde los tallos hacia las cascara (c), desde la cascara hacia la semilla (s), evaluados en floración, mitad de llenado de vainas y cosecha, en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.....	58
Tabla 3-8: Análisis de media geométrica (gm), índices de susceptibilidad al calor (hsi), tolerancia al calor (hti), intensidad de calor (hii), porcentaje de llenado de grano (gfi) y reducción porcentual del rendimiento de la semilla (pr), bajo estrés de temperaturas altas (+2 y +4°C) en dos ciclos de siembra.....	63
Tabla 3-9: Coeficientes de correlación simple (r) entre el rendimiento de grano de frijol en kg/ha (ydha) y variables fisiológicas determinadas en floración (f) y mitad de llenado de grano (m) bajo estrés de temperaturas y ambiente control	69

Lista de Símbolos y abreviaturas

Símbolos con letras latinas

Símbolo	Término
<i>kg</i>	Kilogramo
<i>G</i>	Gramo
<i>mg</i>	Miligramo
<i>Ha</i>	Hectárea
<i>mmol m² s⁻¹</i>	Mili mol por metro cuadrado por segundo
<i>M</i>	Metro
<i>Fv'/Fm</i>	Fluorescencia de la clorofila

Abreviaturas

Abreviatura	Término
<i>DEm</i>	Días a emergencia
<i>DAF</i>	Días a floración
<i>DAM</i>	Días a madurez
<i>CB</i>	Biomasa de la copa
<i>IAF</i>	Índice de área foliar
<i>SCMR</i>	cantidad relativa de clorofila presente en la hoja
<i>SCOND</i>	Conductancia estomática
<i>TC</i>	Temperatura de la copa

Abreviatura Término

<i>YDHA</i>	Rendimiento por hectárea (kg)
<i>NNOD</i>	Numero de nódulos
<i>PSNOD</i>	Peso seco de los nódulos
<i>PHI</i>	Índice de cosecha de vaina
<i>HI</i>	Índice de cosecha
<i>PPI</i>	Índice de partición de vaina
<i>PSPI</i>	Peso seco de la planta
<i>CTN</i>	Carbohidratos totales no estructurales
<i>HJ</i>	Hoja joven
<i>HM</i>	Hoja madura
<i>P</i>	Pecíolo
<i>T</i>	Tallo
<i>C</i>	Cascara
<i>S</i>	Semilla
<i>PNA</i>	Vainas por metro cuadrado
<i>SNA</i>	Semillas por metro cuadrado
<i>SXV</i>	Semillas por vaina

Introducción

El frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) es la leguminosa de grano más importante para la alimentación humana (Beebe, 2012; Beebe et al., 2011; Broughton et al., 2003). En el 2013 se sembraron alrededor de 29 millones de hectáreas en todo el mundo, con una producción de más de 22.8 millones de toneladas de frijol seco, siendo Asia la región de mayor producción, seguido de América y África con un 44.8%, 35.1% y 17.3% de la producción mundial respectivamente (FAOSTAT 2015). Sin embargo Beebe (2012) indica que los datos de la producción de Asia, especialmente India y Myanmar confunden el frijol común con otras leguminosas como *Vigna mungo* y *Vigna radiata*, quedando entonces América como la región de mayor producción mundial de frijol con un 50%, seguido de África con un 25% del volumen total. Brasil, México y Estados Unidos son los mayores productores del continente Americano, así como Tanzania, Kenia y Camerún se destacan como mayores productores en el continente Africano (Beebe, Rao, Blair, & Acosta-Gallegos, 2013). El frijol común en Colombia en el 2014 presentaba una producción de 115 toneladas aprox. sembradas en un poco más de 91 mil hectáreas; el rendimiento promedio en el país es de 1.13 ton ha⁻¹, siendo los departamentos del Tolima y Huila los de mayor participación en la producción nacional con un 25 y 22%, respectivamente (AGRONET 2016).

El frijol común por ser una fuente vegetal rica en proteínas se convierte en alternativa importante para suplir las necesidades alimentarias de la mayoría de los países pobres (Beebe et al., 2013). Aunque es menos importante que otros alimentos como fuente de carbohidratos, es un recurso de minerales en la dieta humana, especialmente hierro y zinc, debido a su alta disponibilidad, y también un recurso de vitamina B9 (Acosta-Gallegos, Kelly, & Gepts, 2007; Brigide et al., 2014; Graham et al., 2007).

El rendimiento potencial del frijol es de alrededor de 3 ton ha⁻¹ en condiciones experimentales y puede llegar a 4 ton ha⁻¹ en casos excepcionales (Beebe et al., 2013), pero la realidad muestra que los rendimientos de los agricultores están entre 500-800 kg/ha (FAOSTAT 2015). Estos bajos rendimientos se deben en muchos casos a las condiciones marginales, ambientales desfavorables y sistemas de cultivo de bajos insumos (Rao, 2001).

EL frijol común por su domesticación se adapta a un rango de altitudes medias, con moderadas temperaturas, suelos orgánicos y temporalmente abundantes lluvias (Beebe et al., 2011), pero el creciente cambio climático está modificando los rangos ecológicos y geográficos donde se distribuye el frijol y otros cultivos, generando problemas de estrés por altas temperaturas y sequías, representando amenazas para la producción agrícola (Long & Ort, 2010; Porter, 2005; Rao, 2014). El promedio mundial de la temperatura se ha incrementado gradualmente en los últimos años como consecuencia del calentamiento global y la tendencia indica que las temperaturas seguirán incrementándose en los años venideros (Easterling et al., 1997; Wahid et al., 2007). La exposición de los cultivos al estrés por calor, en donde la elevación de la temperatura se da por un periodo prolongado, puede causar daños irreversibles en el metabolismo y desarrollo de las plantas (Porch & Hall, 2013) y por ende la reducción del rendimiento y pérdida de la calidad de los productos.

El frijol común crece en un rango de latitudes donde temperatura del aire es de 14-35 °C (Beebe et al., 2011), los incrementos en este rango de temperaturas son un factor que limita la producción, causando pérdidas en el rendimiento, reduciendo la calidad del grano cosechado y restringiendo la adaptación geográfica (Rainey & Griffiths, 2005a). Temperaturas diarias mayores a 30 °C y nocturnas mayores a 20 °C pueden generar abortos de flores, botones florales y vainas; reducir la viabilidad del polen, daño en la formación del tubo polínico y reducción en el llenado y tamaño de la semilla (Porch, 2006; Porch & Jahn, 2001). Si bien los programas de mejoramiento genético de frijol están trabajando para obtener materiales con diferentes grados de tolerancia a altas temperaturas,

estos se enfocan en evaluaciones de rendimiento o viabilidad de polen bajo estas condiciones. Aun cuando en diferentes cultivos se listan muchos atributos fisiológicos responsables de la resistencia a altas temperaturas; en el frijol común no se han estudiado en detalle estos mecanismos, por tanto, este trabajo pretende ayudar en la obtención de cultivares de frijol común tolerantes a altas temperaturas, mediante la dilucidación de los mecanismos fisiológicos involucrados.

Objetivos

General

Evaluar los mecanismos morfofisiológicos involucrados en la tolerancia a temperaturas altas en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.)

Específicos

1. Evaluar la respuesta de tres genotipos de frijol común al estrés de altas temperaturas, a partir de caracteres morfo-fisiológicos.
2. Evaluar la respuesta de tres genotipos de frijol común al estrés de altas temperaturas, a partir de variables de rendimiento y calidad de grano.
3. Determinar la dinámica de movilización de carbohidratos no estructurales en plantas de frijol sometidas a temperaturas altas.

Justificación

El frijol común, la principal leguminosa consumida en el mundo es fuente de proteína para más de 500 millones de personas en los países más pobres (Beebe, 2012), por ejemplo, en algunos países Africanos el consumo per cápita es de 40kg/año, mientras que en América, en países como Brasil, el consumo es

de 17,5 kg/ año y México, 10,9 kg/año; para el caso de Colombia el consumo es de 3,7 kg/año (FAOSTAT 2012).

Al igual que muchos cultivos, el frijol común está siendo afectado por factores de estrés, como altas temperaturas, sequias e inundaciones, derivados del creciente cambio climático el cual está generando un fuerte impacto que se sentirá en los pequeños agricultores o agricultores de subsistencia (Beebe et al., 2011; Morton, 2007). El cambio climático puede significar una amenaza significativa en la disponibilidad y estabilidad de alimentos, mediante la reducción de la producción agrícola y el aumento de las variaciones inter anuales del rendimiento; proyecciones climáticas sugieren que para el 2030 en el sur de África y el sur de Asia se podrían sufrir impactos negativos de seguridad alimentaria (Lobell et al., 2008). Un incremento en la temperatura de 1°C puede reducir el rendimiento de los cultivos en un 10% (Porch & Hall, 2013). Recientes simulaciones de históricas y futuras aptitudes de nueve cultivos principales de sub-Saharan y África indican que los cambios transformacionales del clima son iguales para todos los cultivos, pero para el frijol común se estima que alrededor del 60% de las áreas adecuadas se harán inadecuadas (Rippke et al., 2016). Por tanto generar variedades de frijol común que toleren el efecto de las temperaturas altas, permitirá hacer frente al cambio climático, dado que algunas estimaciones predicen que el área adecuada para la producción de frijol común puede aumentar en más de un 50% si el frijol es capaz de tolerar un aumento de 3°C en la temperatura (Beebe et al., 2011).

La adaptación a temperaturas altas, en frijol común, demanda el conocimiento de la diversidad de mecanismos fisiológicos, que disponen las plantas para sobrevivir periodos con incrementos de temperaturas nocturnas, por encima de 20°C y diurnas por encima de 30°C; mecanismos que no han sido estudiados en detalle en frijol, dado la reciente relevancia que está tomando el efecto del calor en este cultivo.

1. Marco Teórico

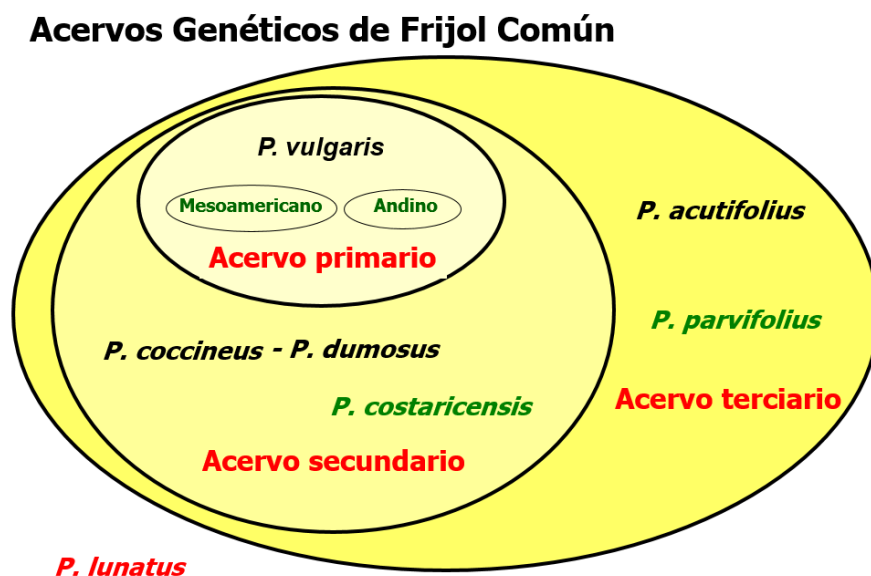
1.1 El género *Phaseolus*

El género *Phaseolus* es originario del continente Americano y un largo número de especies fueron encontradas en Centroamérica, el género lo comprenden alrededor de 70 especies, de las cuales cinco fueron domesticadas y cultivadas (*Phaseolus vulgaris* L., *Phaseolus dumosus* Macfad., *Phaseolus coccineus* L., *Phaseolus acutifolius* A. Gray y *Phaseolus lunatus* L.), de las cinco especies, *P. vulgaris*, es la que mayoritariamente se cultiva alrededor del mundo (cerca del 90% del área cultivada) (Acosta-Gallegos et al., 2007).

Las especies del género *Phaseolus* han clasificadas dentro de acervos (Figura 1-1) según su capacidad de cruzamiento y la generación de híbridos fértiles y se distinguen cuatro acervos genéticos para *P. vulgaris* (Gepts & Debouck, 1991). El acervo genético primario está constituido por materiales genéticos cultivados y silvestres, incluyendo las seis razas de las dos regiones geográficas de América (Gepts & Debouck, 1991). El acervo genético secundario está constituido por las especies *P. coccineus*, *P. costarricensis*, y *P. dumosus*, y pueden ser cruzadas fácilmente con el frijol común (Acosta-Gallegos et al., 2007; Singh, 2001). El acervo genético terciario está constituido por *P. acutifolius* y *P. parvifolius*, y para ser cruzadas con el frijol común requieren técnicas biotecnológicas como el rescate de embriones, mediante cultivo de tejidos; para restaurar la fertilidad de los híbridos se hace necesario varios ciclos de retrocruzamientos sucesivos hacia *P. vulgaris* (Mejia-Jimenez, Muñoz, Jacobsen, Roca, & Singh, 1994). El acervo genético cuaternario lo componen las especies *P. lunatus*, *P. filiformis* y *P. angustissimus* pero con estas especies no se han podido obtener híbridos fértiles

cuando se hacen cruzamientos con *P. vulgaris* (Acosta-Gallegos et al., 2007; Muñoz, Blair, Duque, Tohme, & Roca, 2004; Singh, 2001).

Figura 1-1: Acervos genéticos del frijol común *P. vulgaris* L. según su capacidad de cruzamiento (Gepts & Debouck, 1991).



1.1.1 Importancia de las especies relacionadas

Las especies relacionadas son una atractiva opción para la obtención de fuentes genéticas de resistencia para el mejoramiento genético de frijol común, especialmente para la adaptación a ambientes extremos (Beebe, 2012). Por ejemplo, cruces interespecíficos realizados por el programa de genética de frijol mesoamericano de CIAT entre *P. vulgaris* con *P. coccineus* han mostrado tolerancia al estrés por toxicidad de aluminio (Butare et al., 2012) cruces interespecíficos entre *P. vulgaris* con *P. dumosus* han resultado en líneas elites con altos contenidos de Fe y Zn y tolerancia a sequía, así como resistencia intermedia a ascochyta (*Phoma exigua* var. *diversispora*); cruces interespecíficos entre *P. vulgaris* con *P. acutifolius* han mostrado resistencia a bacteriosis común (*Xantomonas axonopodis*) (Singh, 1992a), tolerancia a sequía y a temperaturas altas (Rao et al., 2013).

El fríjol lima (*Phaseolus lunatus*) es la quinta especie relacionada con el género, esta especie presenta un significativo potencial para la tolerancia a sequía, altas temperaturas y a suelos pobres. Pero no se han podido introgresar genes desde esta especie al fríjol común debido a la incompatibilidad reproductiva y son pocos o nulos los esfuerzos que se han hecho en mejoramiento en esta especie, hasta la fecha (Beebe, 2012).

Según Porch et al. (2013) existe una diversidad genética todavía sin explorar con parientes silvestres estrechamente relacionados, la cual debe ser más estudiada, esto permitirá novedosos y significativos avances en el mejoramiento genético de plantas.

1.2 El fríjol común

El fríjol común, *Phaseolus vulgaris* es una especie autogama diploide (De Ron et al., 2015) ($2n=2x=22$), de la familia *Fabaceae* (Polanía, 2011), descrita por Linnaeus en 1753 (Gepts & Debouck, 1991). El nicho ecológico del fríjol común está clasificado como bosque subhúmedo pre montano, con estaciones húmedas y secas bien definidas rodeado de matorrales arbustivos o arboles pequeños, este sobrevive como una liana anual de libre crecimiento, pero también tiene el potencial de actuar como una especie invasora y fácilmente se establece en ambientes perturbados. Durante la temporada de lluvias el fríjol silvestre crece activamente, la competencia de la vegetación circundante es intensa y la luz es limitante. Una fase vegetativa vigorosa expresada en su hábito trepador sirve para asegurar su supervivencia frente a la competencia. El ciclo de crecimiento del fríjol silvestre tiene una duración de 6 a 10 meses en los trópicos (Beebe, 2012); mientras que el fríjol cultivado presenta un ciclo que va desde los 2 a los 10 meses dependiendo de la zona y el hábito de crecimiento, los cuales son arbustivos o hábitos determinados, con ciclos más cortos y volubles o hábitos indeterminados, con ciclos más largos (Beebe, 2012; Beebe et al., 2013;).

El frijol común presenta una fenología en la que se distinguen las etapas de desarrollo vegetativo que van desde germinación hasta tercer hoja trifoliada (V0 a V4); y las reproductivas que van desde prefloración hasta y madurez fisiológica (R5 a R9) (Fernández, Gepts, & López, 1985; Polanía, 2011).

1.2.1 El origen del frijol común

Grandes esfuerzos se han dedicado a entender la estructura genética del frijol común con el fin de ayudar al mejoramiento genético, conocer los orígenes de las especies y el nicho ecológico de los ancestros silvestres del frijol común puede dar luces sobre los puntos fuertes y débiles inherentes en el frijol cultivado (Beebe, 2012).

El origen del frijol ha sido descrito por varios autores a través de diversos estudios que incluyen rasgos morfológicos, patrones arqueológicos, geográficos y botánicos (Gepts & Debouck, 1991; Singh, Gepts, Gutierrez, Molina, & Urrea, 1991); faseolinas en semilla (Kami & Gepts, 1994); y marcadores moleculares (Blair et al., 2006; Tohme, González, Beebe, & Duque, 1996) estos estudios permitieron establecer el origen de frijol silvestre en una amplia área geográfica en las zonas tropicales y subtropicales de América Latina (Beebe, 2012). Un análisis molecular realizado por Tohme et al. (1996) permitió establecer cuatro grupos genéticos en los ancestros silvestres del frijol común, pero solamente dos de los cuatro, derivan la mayor variabilidad genética del frijol cultivado: el frijol Mesoamericano y el frijol Andino (Beebe et al., 2013), en estos dos grupos genéticos existen varias razas (término utilizado para denotar un grupo de cultivares nativos relacionados). Singh et al. (1991) sugirieron que existen tres razas de grupo genético Mesoamericano (Mesoamerica, Jalisco y Durango) y tres razas dentro de grupo genético Andino (Nueva Granada, Perú y Chile); mientras que Beebe et al. (2000) sugieren una cuarta raza (Guatemala). Las implicaciones de la estructura de razas se dan porque estas son fuentes de recursos para el mejoramiento genético del frijol (Beebe, 2012).

1.2.2 Características del cultivo y sistemas de producción

Para obtener altos rendimientos en el cultivo del frijol común dado su característica de planta anual y de ciclo corto, se hace necesario realizar de manera óptima una serie de factores agronómicos importantes, como lo son: una buena preparación de los suelos, óptima fertilización, adecuado control de malezas, plagas y enfermedades, así como un buen suministro de agua; contrario a las exigencias del cultivo en muchos países donde se produce el frijol, los sistemas de producción no logran suplir las demandas del mismo, debido a las condiciones ambientales, sociales y económicas de los cultivadores, por lo que se incrementan los problemas derivados de factores de estrés bióticos y abióticos (Beebe, 2012; Beebe et al., 2011; Porch et al., 2013); en la tabla 1-1, la cual es una adaptación de Beebe et al. (2011), se presentan las principales limitaciones bióticas y abióticas y su importancia regional. La obtención de variedades resistentes o tolerantes que permitan sin mayores insumos obtener rendimientos óptimos, son una estrategia para hacer frente a los problemas del cultivo del frijol.

Tabla 1-1: Principales limitaciones en la producción del frijol común

LIMITACIÓN	IMPORTANCIA REGIONAL	
	LATINO AMERICA Y EL	ESTE, OESTE Y SUR DE AFRICA
LIMITACIONES ABIOTICAS		
Sequia	***	***
Calor	***	**
Deficiencia de N	**	***
Deficiencia de P	***	***
Toxicidad por suelos ácidos (Al, Mn)	**	*
ENFERMEDADES VIRALES		
BCMV/BCMNV	*	**
BGMV/BGYMV	***	
ENFERMEDADES FUNGOSAS		
Mancha Angular (ALS)	**	***
Antracnosis	**	**
Pythium	*	***
Fusarium	*	**
Roya	**	**
ENFERMEDADES BACTERIANAS		
Bacteriosis Común (CBB)	*	*
INSECTOS PLAGA		
Bruchidos	**	**
Mosca barrenadora del tallo		***
<i>Ootheca</i> spp.		***
Mosca Blanca	*	
<i>Apion</i> sp.	*	

BCMV, virus del mosaico común del frijol; BCMNV, virus del mosaico común necrótico del frijol; BGMV, virus del mosaico dorado del frijol; BGYMV, virus del mosaico dorado amarillo del frijol. *, Bajo; **, Moderado; ***, Alto.

1.3 El frijol común y la adaptación ambiental

El frijol común se distingue de otros cultivos por la versatilidad que tienen para adaptarse a diferentes rangos ambientales y variedad de condiciones climáticas, dado su origen tropical y subtropical de América (Beebe, 2012; Beebe et al., 2011, 2013); El frijol crece en un rango que se extiende desde la latitud 52 °N hasta 32 °S y altitud desde 400 a 2800 m.s.n.m (Van Schoonhoven & Voysest, 1991), y en un rango de temperaturas que va desde 14-35 °C (Beebe et al., 2011); pero las condiciones medioambientales se han venido modificando de manera acelerada, debido al cambio climático, y cada vez más se estrecha la barrera agrícola donde se puede cultivar de manera óptima el frijol.

1.3.1 El frijol común y el estrés abiótico

En muchos países del trópico el estrés abiótico es la más importante restricción, que mantiene los promedios de los rendimientos por debajo de 1 ton/ha (Beebe, 2012). Históricamente el estrés abiótico no ha recibido la atención que debería tener debido a la dificultad del mejoramiento y a las perspectivas de éxito de los cultivos (Beebe, 2012). Sin embargo el mejoramiento genético para el estrés abiótico está tomando importancia por las predicciones de los efectos del cambio climático (Beebe et al., 2011). El estrés por sequía es uno de los factores que más se ha trabajado en programas de mejoramiento de frijol, debido a que la sequía se reporta como la limitante más importante en la producción de frijol (Beebe, 2012; Beebe et al., 2011; Polanía, Rao, & Beebe, 2009; Polanía, Rao, Mejia, Beebe, & Cajiao, 2012; Rao, 2001) especialmente en el centro y sur de América y África (Beebe, 2012). El estrés por calor ha venido tomando importancia en la comunidad científica, especialmente en los climas tropicales y subtropicales, debido a que puede llegar a ser el principal factor limitante en los rendimientos de los cultivos (Wahid et al., 2007).

1.3.2 El frijol común y el estrés por calor

Las temperaturas altas inducen modificaciones en las plantas, pueden afectar directamente procesos fisiológicos o indirectamente pueden alterar patrones de desarrollo del cultivo, los daños difieren de acuerdo al estado fenológico de las plantas (Wahid et al., 2007). El estrés por calor se define como la elevación de la temperatura por un período lo suficientemente prolongado como para causar daños irreversibles en el metabolismo y el desarrollo de las plantas, un fenómeno complejo que involucra la duración del estrés, la tasa de incremento, temperaturas y radiación máximas alcanzadas (Porch & Hall, 2013).

El frijol común crece en un rango de latitudes donde la temperatura del aire es de 14-35 °C, con un óptimo crecimiento entre 17.5 °C y 23.1 °C; por encima de del límite superior se presenta estrés por calor, generando una serie de fenómenos fisiológicos que causan en la planta reducción del crecimiento vegetativo y reproductivo; cuando las condiciones de altas temperaturas son prolongadas y la variedad es susceptible se pueden presentar pérdidas hasta del 100% del rendimiento; aun con materiales tolerantes los rendimientos se ven seriamente reducidos (Beebe, 2012; Beebe et al., 2011; Gross & Kigel, 1994; Porch & Hall, 2013; Suzuki, Tsukaguchi, Takeda, & Egawa, 2001). Los mayores efectos del calor se presentan durante la etapa reproductiva (Gross & Kigel, 1994; Kumar, Omae, Egawa, Kashiwaba, & Shono, 2006; Omae, Kumar, & Shono, 2012; Porch & Hall, 2013; Porch & Jahn, 2001; Suzuki et al., 2001), específicamente durante la microesporogénesis (Porch & Jahn, 2001). Temperaturas diarias por encima de los 30°C y nocturnas por encima de los 20°C, causan abortos de flores, botones florales y vainas, así como una reducida viabilidad del polen y daños en el tubo polínico (Porch & Jahn, 2001). El efecto de la temperatura genera un menor contenido de agua en los tejidos foliares, incremento en las tasas de fotoinhibición y una menor translocación de asimilados hacia los órganos reproductivos, lo que resulta en mala calidad del frijol (Omae, Kumar, Kashiwaba, & Shono, 2006, 2007; Omae et al., 2012).

1.4 Mecanismos de adaptación a temperaturas altas

Las plantas manifiestan diferentes mecanismos para sobrevivir bajo elevadas temperaturas que involucran adaptaciones fenológicas y morfológicas propias de la evolución y/o aclimatación, mecanismos como: cambios en la orientación de las hojas, mayor transpiración para inducir un enfriamiento en los tejidos, o alteración de los componentes de los lípidos de las membranas (Wahid et al., 2007). Algunas de las principales estrategias de las plantas para tolerar el calor, son mantener el balance hídrico en las células y la estabilidad de las membranas, gracias a la acumulación de compuestos solubles de bajo peso molecular, conocidos como osmolitos compatibles (Babu, 2008; Iba, 2002; Schwacke et al., 1999), generar una serie de proteínas de choque térmico (HSPs), las cuales juegan un papel preventivo al proteger a las proteínas y las enzimas de la desnaturalización por calor (Iba, 2002; Wahid et al., 2007), entre otras. Poder determinar los límites de temperaturas que causan daños irreversibles en las plantas, y la capacidad que tienen las plantas para crecer y rendir económicamente bien bajo condiciones de altas temperaturas, así como dilucidar los mecanismos que tiene cada cultivo para tolerar el efecto del calor y sus roles frente al estrés, se dificulta debido a que cada cultivo difiere dependiendo de los factores genéticos y ambientales; la tarea de entender el comportamiento de los cultivos frente al estrés por temperaturas es primordial para mejorar la genética de las plantas, pero no es una tarea fácil, dado que involucra investigación básica en ambientes controlados.

1.5 Parámetros genéticos involucrados en la respuesta al calor

La variable que más se ve afectada en frijol sometido a calor es el rendimiento, por tanto para mejorar el rendimiento se hace necesario incrementar la varianza genética aditiva, así como la heredabilidad; sin embargo estos parámetros

genéticos se vuelven complejos cuando hay una fuerte interacción ambiental (Porch & Hall, 2013).

Dickson & Petzoldt (1989) informaron que, en fríjol común, la capacidad para establecer las vainas bajo estrés por calor fue controlado por efectos poligénicos con un considerable efecto dominante y una heredabilidad en sentido estrecho del 0-14 %. Shonnard & Gepts (1994) observaron que la producción de yemas y llenado de vainas en fríjol común bajo estrés por temperaturas altas presenta una herencia cuantitativa con una significativa variabilidad genética aditiva y efectos citoplasmáticos. Rainey & Griffiths (2005b) reportaron que una alta tasa de abscisión de órganos reproductivos en fríjol común sometido a temperaturas altas, es controlada por un único gen recesivo, y sugirieron que la tolerancia a temperaturas altas puede ser influenciada por genes mayores. Por lo tanto, la tolerancia al calor parece ser un rasgo cuantitativo controlado tanto por la acción génica aditiva y dominante, sujeta a los efectos maternos y ambientales (Porch & Jahn, 2001).

1.6 Parámetros fisiológicos involucrados en la respuesta al calor

1.6.1 Uso del agua y regulación de la temperatura

El estado hídrico de la planta es la variable más importante cuando se presentan temperaturas ambientales cambiantes, en general las plantas tienden a mantener el estado hídrico del tejido estable, independientemente de la temperatura cuando hay suficiente humedad, pero, cuando el agua es limitada las altas temperaturas afectan seriamente el cultivo (Wahid et al., 2007). Algunos autores indican que el estrés por altas temperaturas es similar al estrés por sequía, debido a que, una mayor deficiencia de agua inducida por una mayor transpiración a causa del calor, genera una disminución en el potencial del agua y conduce la perturbación de muchos procesos fisiológicos, así como cambios anatómicos (Kumar et al., 2006; Porch & Hall, 2013; Porch

& Jahn, 2001). Sin embargo, los trabajos de campo en CIAT han permitido observar que aun cuando hay un adecuado suministro de agua, si las temperaturas se incrementan, las plantas no son capaces de formar vainas, es decir, logran tener un crecimiento óptimo, pero no movilizan la producción de la biomasa hacia la formación y llenado de granos; indicando de esta manera que la movilización de los fotoasimilados es un parámetro crítico cuando se somete el frijol a temperaturas altas.

Para medir el uso eficiente del agua se deben tener en cuenta varios factores, entre los que están, la luminosidad, el déficit de saturación de vapor de agua en el aire, y la disponibilidad de humedad en el suelo; estas variables generan variaciones en la apertura de los estomas, tasas de fotosíntesis y transpiración, que a la vez se refleja en la entrada de CO₂ y salida de vapor agua, las cuales se puede calcular con la conductancia estomática (mmol/m²/s) (Beebe et al., 2013; Polanía, 2011; Polanía et al., 2012).

1.6.2 Fotosíntesis

El sistema fotosintético se ve afectado por el efecto de las temperaturas altas, debido a que el calor reduce la tasa de asimilación de CO₂ causando daños irreversibles (Tofiño, Mauricio, & Hernán, 2006; Porch & Hall, 2013). Se ha sugerido que las principales sitios donde se generan alteraciones debido al calor, son en el estroma de los cloroplastos dado que se presenta una alteración del metabolismo del carbono, así como de las reacciones fotoquímicas en las membranas tilacoidales del fotosistema II (Kumar et al., 2006; Porch & Hall, 2013; Wahid et al., 2007).

Las altas temperaturas influyen en la capacidad fotosintética más fuertemente en las plantas C₃ que en las plantas C₄, debido a que genera alteraciones en la energía y cambios en algunas enzimas, particularmente en la rubisco, disrupción en el transporte de electrones y la inactivación del oxígeno; así mismo cuando se incrementan las temperaturas, se produce un desbalance entre la fotosíntesis y la respiración; en general la fotosíntesis disminuye, mientras que la fotorespiración se incrementa (Wahid et al., 2007).

Para el caso de frijol común, cuando este es sometido a temperaturas altas, el potencial de agua de las hojas juega un papel importante en la fotosíntesis, debido a que se presenta una asociación entre el potencial de agua de las hojas, la fotosíntesis y la conductancia estomática, por lo que genotipos tolerantes en respuesta a temperaturas altas presentan un mejor control en la apertura de estomas que permiten un intercambio entre el CO₂ y el agua de las hojas (Kumar et al., 2006).

Un parámetro importante para determinar la eficiencia fotosintética es la medida en la fluorescencia de la clorofila (Fv'/Fm'), la cual se ha demostrado que se correlaciona con la tolerancia al calor en frijol (Wentworth et al., 2006); trigo (Hall, 1992; Law & Crafts-Brandner, 1999); frutas tropicales (Yamada, Hidaka, & Fukamachi, 1996); algodón (Law & Crafts-Brandner, 1999); maíz (Sinsawat, Leipner, Stamp, & Fracheboud, 2004); lenteja (Bhandari et al., 2016).

Determinar la cantidad relativa de clorofila presente en la hoja (SCMR), a través de un medidor SPAD (Soil Plant Analysis Development), el cual establece la cantidad relativa de clorofila en las longitudes de onda azul y rojo, permite medir la respuesta de las plantas al estrés abiótico; de igual manera se dice que el valor SPAD ha sido correlacionado positivamente con la transpiración (Nigam & Aruna, 2008; Polanía, 2011).

1.6.3 Crecimiento y desarrollo

El crecimiento de las plantas es el principal indicador del efecto del calor, debido a que este se reduce cuando se disminuye de la fotosíntesis en el dosel (Porch & Hall, 2013), el estrés por calor afecta la tasa de desarrollo de las plantas; la vulnerabilidad de las especies al calor puede variar de acuerdo al estado de desarrollo de las plantas, pero en general las etapas vegetativas y reproductivas se ven afectadas por el incremento de las temperaturas en cierta medida (Wahid et al., 2007). En el frijol común se ha demostrado que a medida que se incrementa el calor, el desarrollo fenológico de las plantas se

reduce, principalmente en la etapa de floración, haciendo que el ciclo del cultivo se acorte (Hall, 2010; Porch & Hall, 2013), de igual manera se ha demostrado que un incremento en las temperaturas reducen la producción de biomasa y las estructuras reproductivas, y a la vez afecta la movilización de asimilados hacia la formación de grano (Omae et al., 2006, 2007, 2012; Porch & Hall, 2013).

Las variables que determinan el crecimiento y desarrollo en el frijol bajo estrés abiótico son: la biomasa de las hojas, tallos y estructuras reproductivas, así como los índices de área foliar e índices de cosecha (Beebe et al., 2013). Todos los análisis fisiológicos que se realizan deben llevar a explicar el comportamiento del rendimiento y parámetros de rendimiento, quienes realmente determinan el grado de tolerancia o susceptibilidad al calor de un cultivar.

1.6.4 Movilización de fotoasimilados

El transporte de asimilados que tiene que ver con las rutas apoplásticas y simplásticas, presentan efectos significativos bajo altas temperaturas, debido a los procesos de transporte y transferencia; existe una variación genotípica que diferencia los procesos de particionamiento de asimilados; por ejemplo en trigo, para dilucidar los agentes causales del llenado en virtud de las altas temperaturas se examinaron tres componentes de las plantas; relación fuente/sumidero, ruta de transporte y tasa de asimilación de fotosintatos derivados de la fotosíntesis y se concluyó que las temperaturas causan un efecto indirecto en la translocación de fotoasimilados. Por otra parte las temperaturas altas influyen la síntesis de sacarosa y almidón debido a la reducción de la sacarosa fosfato sintasa; enzima responsable de la producción de azúcares (Wahid et al., 2007).

En el frijol común las altas temperaturas afectan los procesos de translocación de fotosintatos (Omae et al., 2007). Igualmente, la sequía condiciona la relación entre el contenido de carbono de los órganos fotosintéticos (fuente) y

el contenido de carbono entre los órganos heterotróficos (sumidero), indicando que los procesos relacionados con el particionamiento de carbono son objetos sensibles de ambientes adversos (Cuellar-Ortiz, De La Paz Arrieta-Montiel, Acosta-Gallegos, & Covarrubias, 2008). En frijol, unas mayores producciones de vainas requieren altas tasas de fotosíntesis y mayor movilización de los fotosintatos hacia vainas; cuando la tasa de fotosíntesis es baja, el particionamiento de los fotoasimilados hacia los órganos de la planta llega a ser crítico y determinante en el rendimiento. Genotipos de frijol susceptibles a temperaturas altas presentan menores contenidos de materia seca en todos los órganos de la planta que genotipos tolerantes, especialmente en las vainas, indicando que la removilización de fotoasimilados es crítica cuando se presentan temperaturas altas (Omae et al., 2007).

La mayoría de estudios sobre el efecto de las altas temperaturas en frijol común se han enfocado en las consecuencias del calor sobre la germinación, crecimiento vegetativo, desarrollo reproductivo y el rendimiento (Porch & Hall, 2013). Mientras que los efectos negativos sobre la relación fuente/sumidero y dinámica de movilización de azúcares en condiciones de estrés en el frijol común, que aparentemente integra los efectos de varios elementos de un proceso fisiológico complejo (Beebe et al., 2013), solo se han reportado en sequía por (Cuellar-Ortiz et al., 2008) y en altas temperaturas con CO₂ enriquecido (Prasad, Boote, Vu, & Allen, 2004). Los estudios sobre la movilización de fotoasimilados en frijol común, sometido a estrés por altas temperaturas, se han enfocado en los contenidos de materia seca de los órganos involucrados en la movilización o se han asociado únicamente a índices de cosecha (HI), partición de vainas (PPI) y cosecha de vainas (PHI) (Rao, 2014). No se ha determinado como es la utilización y movilización de las reservas de carbohidratos totales no estructurales (CTN) producto de la fotosíntesis, cuáles son los tejidos involucrados en la movilización y como es la respuesta de estos tejidos frente al estrés por calor. Los CTN son almidones, pectinas y azúcares variados, que participan en el mantenimiento

de la turgencia del floema y juegan un papel importante en el metabolismo intermediario, transferencia y almacenamiento de energía; se almacenan en órganos vegetativos como raíces, rizomas, estolones, coronas y parte inferiores del tallo; mientras que los carbohidratos estructurales como la lignina y la celulosa son usados principalmente en la construcción de la estructura de las plantas que soporta los tejidos y reservas de largo tiempo (Dietze et al., 2014; Li, He, Yu, Wang, & Sun, 2016).

2. Metodología

2.1 Localización

Los ensayos se llevaron a cabo en el Centro Internacional de Agricultura tropical (CIAT), en la ciudad de Palmira, Colombia. Latitud 3° 29" N, longitud: 76° 21" W, altitud 965 m. El clima de la zona corresponde al de bosque seco tropical según la clasificación de Holdridge, con una temperatura promedio de 24°C, precipitación anual promedio de 896 mm, humedad relativa promedio de 74% y un potencial de evaporación anual de 1834 mm (Klaedtke et al., 2012). Los suelos son de tipo Molisol, fino limoso, mixto, isohipertérmicos aquic hapludoll, con un pH de 7,5 (Beebe, Rao, Cajiao, & Grajales, 2008; Howeler, 1986). El lote "M3" donde se realizaron los ensayos se presenta en la figura 2-1.

Figura 2-1: Mapa del lote M3 ubicado en CIAT Palmira



2.2 Plantación

Los ensayos se llevaron a cabo durante dos ciclos de siembra: el primer ciclo fue en los meses de febrero a abril de 2015 y el segundo ciclo en los meses de mayo a agosto de 2015. Los genotipos se sembraron en tres tratamientos de temperaturas: el primero, temperatura ambiente en condiciones de campo de CIAT Palmira, el segundo, el efecto de 2°C por encima de la temperatura ambiente y el tercero, el efecto de 4°C por encima de la temperatura ambiente; los tratamientos 2 y 3 fueron sembrados en invernaderos de policarbonato con control automático de temperatura (Figura 2-2). Las variables climáticas (precipitación, temperaturas por hora máximas y mínimas, humedad relativa y evapotranspiración) fueron registradas *in situ* a través de una estación meteorológica portable. El manejo agronómico fue similar para todos los tratamientos con el fin de garantizar igualdad de condiciones. Los ensayos se desarrollaron en condiciones óptimas de riego (80% capacidad de campo) hasta

los 60 días después de la siembra (DDS) y fueron fertilizados de manera foliar con de elementos menores y protegidos con agroquímicos para eliminar las interacciones con enfermedades, plagas y malezas.

Debido a que el lote asignado para los ensayos venia de una siembra previa de maíz donde se había realizado una fertilización edáfica (cantidad desconocida), en el primer ciclo de siembra se presentó un efecto residual de fertilización, por lo tanto, no se hizo un análisis combinado entre ciclos y los resultados, análisis y discusión se presentan de forma individual entre ciclos.




Figura 2-2: Invernaderos de 15 m de longitud y 9,2 m de ancho, construidos en policarbonato

2.3 Material vegetal

En el ensayo se evaluaron tres genotipos de frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) (tabla 2-1): el primero “AMADEUS” (EAP 9510-77), reportado por Porch & Hall (2013) y Rosas et al. (2004) como tolerante a calor, el segundo “SEF 60”, un línea mejorada por el programa de genética de frijol de CIAT, tolerante a calor y el tercero, “ROJO DE SEDA” [G 4090], una variedad criolla, proporcionada por el banco de germoplasma de CIAT, ampliamente sembrada en Centroamérica, susceptible a temperaturas altas (S. Beebe, CIAT, comunicación personal).

Tabla 2-1: Variedades de frijol común evaluadas en el estudio

Variedad	Tamaño y color de la	Tipo de grano	Descripción	Días a cosech
----------	----------------------	---------------	-------------	---------------

(Región)	semilla			a
Rojo de Seda (América Central)	Rojo pequeño		Variedad arbustiva plantada ampliamente en Centroamérica, importante para la seguridad alimentaria de la región. Susceptible a altas temperaturas	70-75
Amadeus (América Central)	Rojo pequeño		Material arbustivo mejorado para la tolerar altas temperaturas, ampliamente plantado en Centroamérica, importante para la seguridad alimentaria de la región y para incrementar la productividad.	70-75
SEF 60 (Latino América)	Rojo pequeño		Línea arbustiva mejorada para sequía y altas temperaturas desarrollada en CIAT, importante para la seguridad alimentaria de la región.	70-75

2.4 Diseño experimental y análisis estadístico

Los ensayos se sembraron en un diseño de bloques completos al azar (BCA) con tres repeticiones (Figura 2-3), la unidad experimental consistió en parcelas de cuatro surcos de 2.6 m de longitud, los 2 surcos laterales para muestreos fisiológicos destructivos y los 2 surcos centrales para medir variables de rendimiento, las distancias de siembra fueron de 5 cm entre plantas y 0.50 cm entre surcos.

Para comparar los genotipos se llevó a cabo un análisis de varianza (ANOVA) mixto donde los ciclos y las repeticiones fueron considerados efectos aleatorios y los ambientes y genotipos fueron considerados efectos fijos. A las variables con significancia estadística se les realizó una correlación de Pearson para entender la interacción entre las variables evaluadas y un análisis de componentes principales. Los análisis estadísticos se realizaron con los paquetes estadístico JMP Pro 12 (SAS Institute) y R (The R Project for Statistical Computing).

Figura 2-3: Esquema de campo bajo diseño experimental (BCA)

2.5 Evaluación de variables fenológicas y fisiológicas

2.5.1 Variables de crecimiento y desarrollo

- Días a emergencia, floración y madurez fisiológica

Se registraron los días cuando los cotiledones del 50% de las plantas aparecieron al nivel del suelo, como los días a emergencia. Los días a floración fueron determinados desde la siembra hasta que el 50% de las plantas tenía al menos una flor y los días a madurez fisiológica fueron determinados desde la siembra hasta el día en que la primera vaina comenzó a decolorarse en el 50% de las plantas.

- Índice de área foliar

Tomada como la medida del área foliar por área de terreno (m^2/m^2); consistió en determinar en área de las hojas de las plantas de 0.5 m del surco, usando un medidor de área foliar LICOR modelo LI-3000; el valor de área foliar fue determinado en dos etapas de desarrollo de la planta, en floración (R6) y en mitad de llenado de vainas (R8)

- Biomasa de la copa

Se determinó la biomasa aérea (hojas+tallos+vainas) de 50 cm del surco y se llevó a kg/ha; el valor de biomasa (peso fresco) fue determinado en dos etapas de desarrollo de la planta, en floración (R6) y en mitad de llenado de vainas (R8)

2.5.2 Contenido de clorofila

Medida no destructiva que se determinó usando un medidor portátil de clorofila de mano (SPAD-502 Chlorophyll Meter, Minolta Camera Co., Ltd., Japón), en una hoja joven completamente expandida en una planta tomada al azar por cada repetición y es expresada en unidades SPAD.

2.5.3 Eficiencia fotosintética

Constituye en determinar el rendimiento cuántico de la fotosíntesis, más específicamente la eficiencia del fotosistema II en hojas adaptadas a la luz. Se establece mediante una relación F_v'/F_m' que estima la proporción efectiva de fotones absorbidos utilizados en los centros de reacción del fotosistema II. Esta variable fue determinada con un FLUORPEN FP100 en una hoja joven completamente expandida, en época de floración (R6) y mitad de llenado de vainas (R8).

2.5.4 Conductancia estomática

Consiste en una medida del flujo de vapor de agua en la hoja, expresada en $\text{mmol m}^{-2}\text{s}^{-1}$. Esta variable se midió con un porómetro (SC1 Decagon) en una hoja joven completamente extendida de una planta por repetición.

2.5.5 Nodulación

Se midieron la cantidad de nódulos de *Rhizobium* spp., expresados en el número de los nódulos efectivos (rojos o rosados) y el peso de los nódulos.

2.6 Variables de movilización de carbohidratos

2.6.1 Peso seco de los órganos movilizadores

Se colectaron en floración (R6) y mitad de llenado de vainas (R8), los órganos considerados importantes en la movilización de fotoasimilados (fuente/sumidero) (hojas, tallos, cáscara, vaina, y grano) y se secaron en horno eléctrico a 60 °C por 2 días; después del secado de las muestras se registró el peso seco de cada muestra.

2.6.2 Carbohidratos totales no estructurales (CTN)

Se colectaron muestras de hojas jóvenes (Hj), hojas maduras (Hm), peciolo (P) y tallos (T), antes del mediodía en tres etapas de desarrollo del cultivo, y muestras de vainas (C) y semillas (S) en solo las dos últimas etapas: en la primera etapa en periodo de floración (R6) 25-34 días después de la siembra (DDS), la segunda etapa en mitad de llenado de vainas (R8) 45-55 (DDS) y la tercera etapa, en cosecha (R9) 65-75 (DDS), las épocas de muestreo se presentan en un rango debido a que hubo variación en el estado fenológico de acuerdo a la variedad. Las muestras colectadas se deshidrataron en un horno eléctrico a 60 °C por 4 días y se molieron en capsulas plásticas con balines de circonio en un molino de golpe (Siemens ® 1LA7 096-4YA60), a 1708 rpm; hasta obtener partículas de ~212 µm.

En las muestras molidas se determinó espectrofotométricamente el contenido de carbohidratos totales no estructurales (azúcares individuales + almidón) (CTN) en miligramos por gramo (mg/gr), según el método que reportado por Kang & Brink (1995). Con base en los contenidos de CTN se determinó el porcentaje de movilización de CTN, de acuerdo a la siguiente formula: % CTN movilizado= (CTN tejido sumidero/CTN tejido fuente) * 100.

2.6.3 Índice de cosecha, partición de vaina y cosecha de vaina

Se determinaron en madurez (R9) los índices de cosecha de vainas (PHI), partición de vainas (PPI), e índice de cosecha (HI), en términos de porcentaje (%), según lo propuesto por Beebe et al. (2013). El PHI, explica cuanto del total de la biomasa de la vaina fue movilizado a la formación de semilla. El PPI, explica cuanto del total de la biomasa de la planta fue movilizado a la formación de vainas. El HI corresponde a la proporción de la biomasa de la semilla respecto al total de biomasa de la parte aérea.

2.7 Variables de rendimiento

2.7.1 Rendimiento y parámetros de rendimiento

Se determinó el rendimiento de grano en kg/ha (YDHA) y los parámetros de rendimiento como peso de 100 semillas (100SW), número de semillas por m² (SNA), número de vainas por m² (PNA) y número de semillas por vaina (SXV).

2.7.2 Índices de tolerancia a temperaturas altas

Se determinaron según las ecuaciones de Porch (2006) los índices de susceptibilidad a calor (HSI), de tolerancia a calor (HTI), índice de intensidad de calor (HII); al igual que lo realizado por Chaves (2015), se determinaron para cada genotipo los índices de llenado de granos (GFI) en términos de porcentaje (%), reducción porcentual del rendimiento (PR) y la media geométrica en gramos (GM)..

3. Resultados

3.1 Plantación y variables climáticas

Los datos indican que en primer ciclo de siembra las temperaturas mínimas promedio en los tratamientos ambiente +2 y +4°C fueron: 20.1, 24.7, y 25.1°C; y las temperaturas máximas fueron: 31, 37.6, y 38.8°C, para los tres tratamientos respectivamente; la diferencia de temperatura mínima entre el tratamiento ambiente y los tratamientos +2 y +4°C fueron 4,6 y 5°C respectivamente. En el segundo ciclo de siembra las temperaturas mínimas promedio fueron: 19.9, 23.2 y 27.5°C y la diferencia de temperatura mínima entre el tratamiento control y los tratamientos +2 y +4°C fueron 3,3 y 7,6°C respectivamente. En el primer ciclo de siembra las temperaturas mínimas y máximas en los tratamientos de calor, no presentaron diferencias, las temperaturas máximas tuvieron grandes fluctuaciones y se observa un incremento entre el día 28 después de la siembra y el día 50, con un pico máximo el día 47 (50°C) y un pico mínimo el día 41 (25°C). El segundo ciclo de siembra, las temperaturas mínimas en los tratamientos control se mantuvieron constantes a partir del día 13 después de la siembra, hasta la cosecha; y las temperaturas máximas no presentaron grandes fluctuaciones (Figura 3-1). Beebe et al. (2011) y Porch, (2006) manifiestan que el frijol común crece en un rango de temperaturas no mayor de 30 °C en el día y no mayor de 20°C en la noche, si este rango es mayor, el frijol presenta reducción en el rendimiento; Chaves (2015) encontró que el frijol común sembrado a temperaturas mínimas promedio de 22°C reduce en 85% el promedio rendimiento, respecto a frijol sembrado a temperaturas mínimas promedio de

19,1°C. Omae et al. (2007) y Omae, Okinawa, & Station, (2005), encontraron que temperaturas nocturnas por encima de 25°C son letales para algunos genotipos de frijol común. Por tanto, los datos de temperaturas presentadas en este experimento fueron óptimas para evaluar el efecto del calor en los genotipos de frijol.

Figura 3-1: Temperatura del aire mínima y máxima, dos ciclos de siembra para los tratamientos, ambiente, +2 y +4°C

Temperatura °C

Los contenidos de humedad relativa en los dos ciclos de siembra para los tratamientos +2 y +4°C estuvieron por encima de 80%, y para el tratamiento ambiente estuvo por encima de 60%, esto debido a que el suministro de agua fue constante con el fin de no generar un estrés combinado de sequía y calor.

3.2 Variables fenológicas y fisiológicas

3.2.1 Variables de crecimiento y desarrollo

- Días a emergencia, floración y madurez

En los dos ciclos de siembra se presentó una reducción significativa en los días a emergencia (DEm) al elevar las temperaturas en +2 y + 4°C respecto a la temperatura ambiente; en el ciclo 2 la reducción fue mayor que en el ciclo 1; SEDA fue la línea con la germinación más temprana en los dos ciclos evaluados (Tabla 3-1). En los días a floración (DAF), se presentó una reducción significativa en los tratamientos +2 y +4°C con respecto al tratamiento ambiente, siendo SEF 60 el genotipo más precoz en los dos ciclos evaluados, seguido de SEDA y AMADEUS (Tabla 3-1). Los días a madurez (DAM) en los tratamientos de temperaturas no fueron constantes en los dos ciclos evaluados, en el primer ciclo se presentó una reducción, pero en el segundo ciclo se incrementaron, respecto al tratamiento control (Tabla 3-1), por lo tanto, esta variable no se considera un resultado significativo. Similares resultados con respecto a días a floración describieron Vara Prasad, Boote, Allen Jr., & Thomas, (2002), quienes encontraron que se presenta una reducción en los días a la aparición de flores en 2 a 3 días y en los días a madurez en 3 a 5 días cuando el frijol es sometido a temperaturas de 31/21 y 34/24 °C con respecto a temperaturas de 28/18°C día/noche. Por otro lado Chaves (2015) manifiesta que no hubo un efecto de la temperatura en los días a floración y que algunos genotipos de frijol incrementaron los días a madurez cuando fueron sometidos a estrés por calor.

Tabla 3-1: Variables de crecimiento y desarrollo evaluados en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra.

FV	Ciclo 1			Ciclo 2		
	DEm	DAF	DAM	DEm	DAF	DAM
Tratamiento	P<0,0001 **	P=0,0008 *	P=0,0050 *	P<0,0001 **	P=0,0006 *	P=0,0028 *
Ambiente	5.0 a	31.1 a	63.3 a	4.6 a	30.7 a	62.2 b
Inv. +2IIC	4.6 b	29.4 b	61.4 b	3.6 b	30.3 a	63.4 ab
Inv. +4IIC	4.2 c	28.8 b	61.1 b	3.4 b	29.0 b	65.5 a
Línea	P=0,039 *	P<0,0001 **	P<0,0001 **	P<0,0001 **	P<0,0001 **	P=0,0052 *
AMADEUS	4.6 a	32.7 a	64.3 a	4.2 a	32.0 a	64.3 a
SEF60	4.7 ab	28.3 b	62.3 b	4.2 a	28.1 c	63.6 ab
ROJO DE SEDA	4.4 b	28.3 b	59.2 c	3.3 b	30.0 b	62.2 b
Tto*Línea	P=0,0025 **	P=0,7286 ns	P=0,3811 ns	P=0,6872 ns	P=0,009 **	P=0,4913 ns

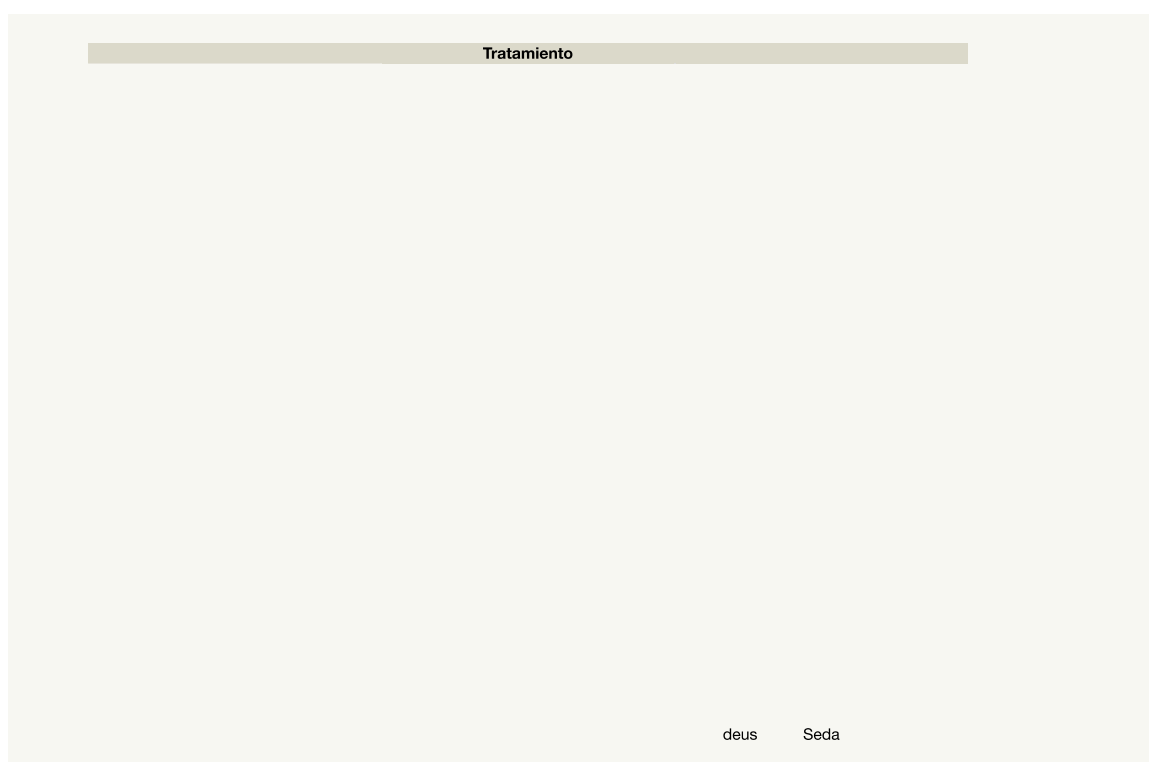
*p< 0.05, ** p<0.01, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey $\alpha=0,050$

▪ Biomasa de la copa e índice de área foliar

Los resultados de la variable biomasa de la copa de los genotipos (CB) indican se presentó una reducción significativa en los tratamientos de temperaturas respecto al tratamiento ambiente, tanto en floración como en mitad de llenado de vainas, en los dos ciclos de siembra (Tabla 3-2). En el primer ciclo de siembra, en floración, se presentó una reducción de 24% y 32%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente; en mitad de llenado, una reducción de 31% y 33%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente. En el segundo ciclo de siembra, en floración, se presentó una reducción de 37% y 26%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente; en mitad de llenado, una reducción de 49% y 36%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente (Tabla 3-2). No se presentaron diferencias estadísticas en los tratamientos +2 y +4°C; la reducción de la biomasa fue similar para las tres líneas debido a que no se presentó efecto de los genotipos (Figura 3-2). En el segundo ciclo se presentó una reducción en la biomasa de los genotipos respecto al primer ciclo. En floración en el tratamiento ambiente, +2 y +4°C la reducción de la biomasa fue 16, 4 y 7%; en mitad de llenado, la reducción de la biomasa fue 30, 48 y 33% respectivamente (Tabla 3-2). Este resultado ratifica lo encontrado por Chaves (2015) y Omae et al.(2006,

2007, 2005) quienes manifiestan que estrés por temperaturas altas reduce significativamente la biomasa del frijol.

Figura 3-2: Biomasa de los genotipos evaluados (CB kg/ha), en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra

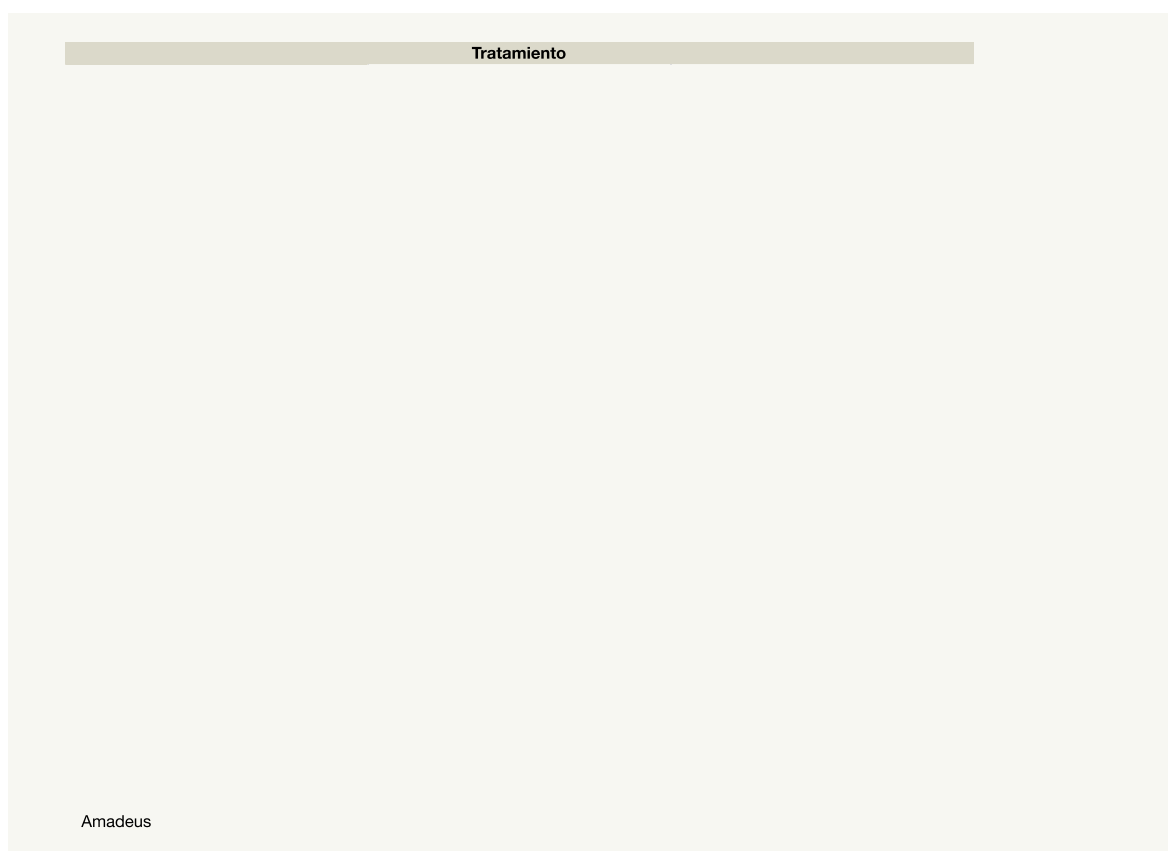


Los resultados de índice de área foliar en floración y mitad de llenado, en los dos ciclos evaluados indican que se presentó una reducción en el área de las hojas en los tratamientos de temperaturas respecto al tratamiento control, pero solo fue significativa en mitad de llenado de vainas (Tabla 3-2). En el primer ciclo de siembra, en mitad de llenado de vainas, se presentó una reducción de 15% y 24%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente. En el segundo ciclo de siembra, en mitad de llenado de vainas, se presentó una reducción de 43% y

22%, en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente (Tabla 3-2). No se presentaron diferencias estadísticas en los tratamientos +2 y +4°C y no hubo un efecto de los genotipos (Figura 3-3). En el segundo ciclo se presentó una reducción en el índice de área foliar de los genotipos respecto al primer ciclo. En floración en el tratamiento ambiente y +2 la reducción de IAF fue 11 y 29%, no se presentó reducción en el tratamiento +4°C; en mitad de llenado, la reducción del IAF fue 22, 48 y 24% respectivamente (Tabla 3-2).

Un resultado similar fue reportado Wentworth et al. (2006) encontraron que en frijol común al incrementar la temperatura y la luminosidad se presenta una reducción en el índice de área foliar y un incremento en el grosor de la hoja, por el contrario Omae et al. (2007), reportan que el número de hojas por planta, área de las hojas y acumulación de materia seca en partes vegetativas se incrementa a temperaturas de 29/33 °C, comparado con temperaturas de 20/24, 23/27 y 26/30 °C noche/día; datos tomados desde los 40 días hasta los 68 días después de la siembra. Mientras que Siddiqui et al. (2015) reportan que en haba (*Vicia faba*) el incrementar la temperatura 6 y 12°C, respecto a 25°C, redujo el área foliar en los 10 genotipos evaluados.

Figura 3-3: Índice de área foliar (IAF $\text{m}^2 \text{m}^{-2}$), en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra



36 Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en frijol común, *Phaseolus vulgaris* L.

Tabla 3-2: Variables fisiológicas evaluadas en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra

Ciclo 1										
FV	CB (kg ha ⁻¹)		IAF (m ² m ⁻²)		SCMR (SPAD)		(fv'/fm')		SCOND (mmol m ⁻² s ⁻¹)	
	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m
Tratamiento	P=0,004 **	P=0,0016 **	P=0,214 ns	P=0,0409 *	P=0,0612 ns	P=0,1417 ns	P=0,0148 *	P=0,0143 ns	P=0,0286 *	P=0,337 ns
Ambiente	1573 a	4074 a	2,9	4,1 a	39,5	36,5	0,5 b	0,51 b	460,8 ab	53,6
Inv. +20C	1202 b	2797 b	2,8	3,5 ab	36,1	33,5	0,56 a	0,58 a	546,5 a	67,5
Inv. +40C	1057 b	2696 b	2,3	3,1 b	34,8	35,2	0,5 b	0,55 ab	301,3 b	67,8
Línea	P=0,18 ns	P=0,38 ns	P=0,3022 ns	P=0,3171 ns	P=0,9428 ns	P=0,3436 ns	P=0,6394 ns	P=0,23 ns	P=0,56 ns	P=0,825 ns
AMADEUS	1249	2912	2,7	3,9	37,1	36,2	0,51	0,56	387,5	65,2
ROJO DE SEDA	1162	3388	2,8	3,6	36,9	34,1	0,53	0,52	442,4	60,7
SEF 60	1420	3265	2,4	3,3	36,5	35,1	0,51	0,56	478,7	63,1
Tto*Línea	P=0,53 ns	P=0,54 ns	P=0,7843 ns	P=0,2238 ns	P=0,9351 ns	P=0,1326 ns	P=0,5606 ns	P=0,74 ns	P=0,98 ns	P=0,0839 ns
Ciclo 2										
FV	CB (kg ha ⁻¹)		IAF (m ² m ⁻²)		SCMR (SPAD)		(fv'/fm')		SCOND (mmol m ⁻² s ⁻¹)	
	f	m	f	m	f	m	f	m	f	m
Tratamiento	P=0,0251 *	P=0,0009 **	P=0,2764 ns	P=0,0312 *	P<0,0001 **	P<0,0001 **	P<0,0001 **	P=0,0012 **	P=0,421 ns	P=0,0008 **
Ambiente	1335 a	2875 a	2,6	3,2 a	41,1 a	44,7 a	0,55 b	0,5 b	358,6	262,4 b
Inv. +20C	828 b	1458 b	2,0	1,8 b	32,3 b	36,7 b	0,64 a	0,56 a	290,4	422,1 a
Inv. +40C	987 ab	1821 b	2,4	2,5 ab	29,7 b	38,9 b	0,58 b	0,56 a	338,7	534,9 a
Línea	P=0,439 ns	P=0,8069 ns	P=0,6189 ns	P=0,8638 ns	P=0,1595 ns	P=0,0164 *	P=0,4546 ns	P=0,042 *	P=0,6654 ns	P=0,7202 ns
AMADEUS	1110	2044	2,4	2,6	35,7	42,0 a	0,6	0,55 a	345	432
ROJO DE SEDA	1118	1952	2,5	2,3	34,1	38,1 b	0,59	0,55 ab	341	387
SEF 60	921	2157	2,1	2,5	33,4	39,4 ab	0,58	0,52 b	301	399
Tto*Línea	P=0,943 ns	P=0,9828 ns	P=0,9071 ns	P=0,9278 ns	P=0,5657 ns	P=0,5157 ns	P=0,0775 ns	P=0,1139 ns	P=0,7456 ns	P=0,54 ns

*p< 0.05, ** p<0.01, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey α=0,050

3.2.2 Contenido de Clorofila

El incremento de las temperaturas redujo el contenido de clorofila (SCMR) expresado en unidades SPAD, en floración y mitad de llenado de vainas; en el primer ciclo se presentó una reducción, pero esta no fue significativa, mientras que en el segundo ciclo se presentó una reducción significativa, respecto al tratamiento control. En el segundo ciclo de siembra, en floración, se presentó una reducción de 21% y 27%; en mitad de llenado, se presentó una reducción de 18 y 13%, en los tratamientos +2 y +4°C, respectivamente (Tabla 3-2). No se presentaron diferencias en los dos tratamientos de temperaturas altas, tampoco hubo efecto de los genotipos (Figura 3-4). Este resultado corrobora lo reportado por Wentworth et al. (2006) quienes manifiestan que en dos variedades de frijol común sometidas a estrés por alta luminosidad y alta temperatura se presenta una reducción en el contenido de clorofila. Un resultado similar fue reportado en trigo por Ristic, Bukovnik, & Prasad (2007), quienes encontraron pérdida de clorofila (SPAD), bajo estrés de temperaturas hasta en un 75% en algunos cultivares de trigo, igualmente Bhandari et al. (2016) reportaron, en lenteja sometida a estrés de temperaturas altas, pérdida en la concentración de clorofila hasta en un 68% e inhibición del fotosistema II hasta en un 34%. Estos resultados indican que las temperaturas altas reducen la fotosíntesis la cual puede explicarse principalmente por daños que las temperaturas altas causan a los tilacoides (Ristic et al., 2007), así como la inactivación de la ribulosa 1-5 bifosfato carboxilasa/oxigenasa (RUBISCO) (Salvucci & Crafts-Brandner, 2004); o por la reducción en la capacidad de tomar CO₂ al presentar un desequilibrio en el punto de compensación térmica (Taiz & Zeiger, 2006).

Figura 3-4: Contenido de Clorofila (SCMR, por sus siglas en inglés), medido en unidades SPAD, en floración (f) y mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra.



3.2.3 Eficiencia Fotosintética

El rendimiento cuántico de la fotosíntesis (F_v'/F_m'), en los dos ciclos de siembra, según la estadística indica que se presentó un incremento en los tratamientos de temperaturas con respecto al tratamiento control, pero este incremento fue menor en el tratamiento +4°C; no se presentó efecto de los genotipos (Tabla 3-2). Al ver la magnitud de los valores (0,5 en promedio) y debido a que el incremento no fue consistente en los dos tratamientos de temperaturas altas, se concluye que biológicamente esta variable no presenta relevancia para este estudio. Similares resultados encontraron Wentworth et al. (2006), los cuales reportan que dos variedades de frijol sometido a 32-35 °C y alta luminosidad no presentan

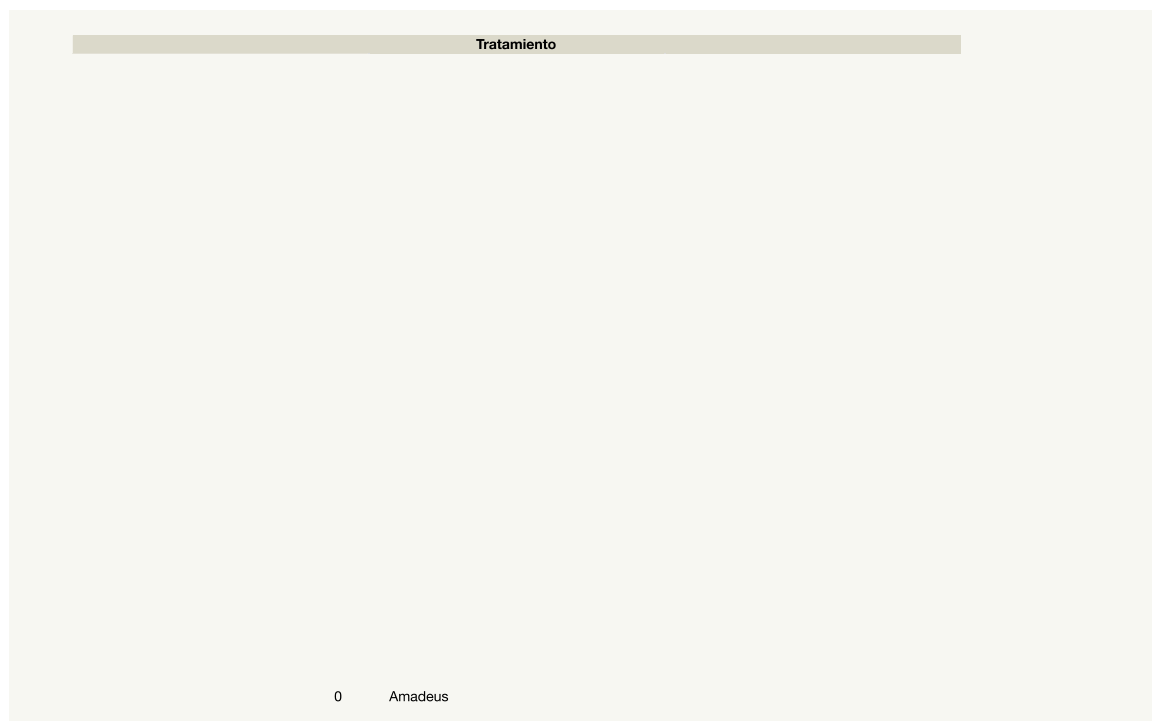
diferencias en los valores de F_v'/F_m' ; igualmente Chaves (2015) encontró que 36 genotipos de frijol sometidos a temperaturas de 19/30 y 22/34 °C (noche/día), no presentaron diferencias en los valores de F_v'/F_m' . Mientras en lenteja las reducciones en la eficiencia fotosintética (F_v'/F_m') se presentaron a temperaturas de 15/33 y 22/38 °C (noche/día) (Bhandari et al., 2016); en trigo se presentan reducciones de los valores F_v'/F_m' a temperaturas de 27/32 °C (Hall, 1992; Law & Crafts-Brandner, 1999); en algodón se presentan reducciones significativas en los valores de F_v'/F_m' a temperaturas de 35 a 45 °C (Law & Crafts-Brandner, 1999), mientras que en maíz se presentan reducciones en los valores de eficiencia fotosintética a temperaturas por encima de 45 °C (Sinsawat et al., 2004).

3.2.4 Conductancia estomática

Los resultados de conductancia estomática indican que, en el primer ciclo, en floración se presentó un incremento en el tratamiento +2°C, respecto al tratamiento control, pero este no fue constante en el tratamiento +4°C; en mitad de llenado, no se presentaron diferencias en los tres tratamientos evaluados. En el segundo ciclo en floración, no se presentaron diferencias en los tratamientos y en mitad de llenado se presentó un incremento de 61% y 103% en los tratamientos +2 y +4 °C, respectivamente. (Tabla 3-2). No se presentó un efecto de las líneas en los tratamientos evaluados (Figura 3-5). Otros estudios como el de Prasaid et al (2002) indican que al someter el frijol común a temperaturas altas (>22/34 °C, noche/día), los valores de conductancia estomática se incrementan; igualmente Tsukaguchi, Kawamitsu, Takeda, Suzuki, & Egawa (2003) reportan que se presenta un incremento en los valores de conductancia estomática, en las horas de la tarde, en frijoles sometidos a temperaturas de 26/32°C, noche/día. Por otro lado Chaves (2015), encontró que el frijol sometido a temperaturas superiores a 22/34°C noche/día reduce en un 65% los valores de conductancia estomática con respecto a temperaturas de 19/30°C noche/día, igualmente en lenteja Bhandari et al. (2016), encontraron que temperaturas por encima de 20/32

°C noche/día, redujeron los valores de conductancia estomática en 66%. Kumar et al. (2006) y Omae et al. (2012) manifiestan que cultivares de frijol tolerantes a temperaturas altas poseen un mejor control de apertura y cierre de estomas dado que se presenta una alta asociación entre la fotosíntesis, el potencial de agua de las hojas y la conductancia estomática.

Figura 3-5: Conductancia estomática ($\text{mmol/m}^2/\text{s}$) en mitad de llenado (m) en tres tratamientos de temperaturas.



3.2.5 Nodulación

Según los resultados, solo se presentó un efecto del calor sobre la nodulación en el segundo ciclo de evaluación debido a que hubo una disminución de 51% y 45% en el número de nódulos, en los tratamientos +2°C y +4°C respecto al tratamiento ambiente. Igualmente se presentó una disminución de 53% y 65% en el peso seco de los nódulos, en los tratamientos +2°C y +4°C respecto al tratamiento

ambiente (Tabla 3-3). SEDA fue el genotipo con mayor número y peso de nódulos, seguido de SEF 60 y AMADEUS respectivamente (Figura 3-6). Estos datos corroboran lo propuesto por Bordeleau & Prévost (1994) y Michiels, Verreth, & Vanderleyden (1994); quienes manifiestan que las altas temperaturas causan efectos en la nodulación de las leguminosas principalmente el desarrollo de nódulos, la estructura de nódulos y en el funcionamiento y por tanto la fijación del nitrógeno por cepas de *Rhizobium*. Se observó un incremento en el número y peso seco de los nódulos en el segundo ciclo de siembra, respecto al primero; el incremento que se presenta en el número de nódulos en el tratamiento ambiente y +2°C fue 53, 45% mientras que el incremento en el peso seco de los nódulos en el tratamiento ambiente +2°C y +4°C fue 87, 75 y 81% respectivamente (Tabla 3-3)

Tabla 3-3: Peso seco de los nódulos (g) y número de nódulos (m²) evaluados en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra

FV	Ciclo 1		Ciclo 2	
	PSNOD (g)	NNOD(m ²)	PSNOD (g)	NNOD(m ²)
Tratamiento	P=0,6134 ns	P=0,1120 ns	P=0,0187 *	P=0,0058 **
Ambiente	0,04	399	0.31 a	864 a
Inv. +2°C	0,03	216	0.12 b	399 b
Inv. +4°C	0,02	389	0.11 b	306 b
Línea	0,184 ns	P=0,018 *	P=0,1508 ns	P=0,0131 *
AMADEUS	0,01	235 b	0,11	345 b
ROJO DE SEDA	0,03	505 a	0,17	830 a
SEF60	0,05	265 b	0,25	394 b
Tto*Línea	P=0,4367 ns	P=0,4195 ns	P=0,7742 ns	P=0,5983 ns

*p< 0.05, **p<0.01, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey $\alpha=0,050$

Figura 3-6: Número de nódulos por metro cuadrado (NNODm) y peso seco de los nódulos (PSNOD) de tres genotipos de frijol evaluados en tres tratamientos de temperaturas



En el análisis de componentes principales se presentan dos factores (componentes principales) que explican el 48% de la variabilidad total. El primer componente recoge 10 variables y representa 31,8% de la variabilidad de los datos; de las 10 variables del primer componente, 6 variables son significativas y están correlacionadas positivamente entre ellas (DEm, CBf, IAFm, SCMRf, CBm, IAFm). En el segundo componente se recogen 4 variables que representan 16%

de la variabilidad total, pero solo 3 variables son significativas y están correlacionadas positivamente (PSNOD, NNOD, SCMRm) (Figura 3-7). Variables como DAF, DAM, SCONDf, no son importantes en el análisis de componentes principales. Debido a que todas las variables fisiológicas presentaron el mismo comportamiento en los dos ciclos de siembra, el análisis de componentes principales fue calculado con base en los datos de los dos ciclos.

Figura 3-7: Análisis de componentes principales donde se evidencian los dos factores o componentes (componente 1 explica el 31.8% de la variabilidad total y el componente 2 explica el 15.9% restante).

3.3 Variables de movilización de carbohidratos

Las variables fisiológicas involucradas en la movilización de carbohidratos (PHI, PPI, HI), no fueron afectadas por el efecto de las temperaturas en los dos ciclos de siembra (Figura 3-8); de igual manera no se observó una correlación entre el

contenido de carbohidratos no estructurales (CTN) y los índices fisiológicos de movilización. En los dos ciclos de siembra se observa una correlación positiva superior a 0.9 altamente significativa entre el índice de cosecha de vainas (PHI) y el índice de partición de vainas (PPI) (Tabla 3-4). Estos datos contrastan con lo encontrado por Chaves (2015) quien indicó que en frijol común las temperaturas por encima de 22/34°C (noche/día) redujeron el PHI, HI, y PPI en 24, 70 y 64% cuando se compararon con temperaturas de 19/30°C (noche/día). Estudios anteriores realizados en frijol común también indican que las temperaturas altas reducen el particionamiento de la materia seca hacia los diferentes órganos en materiales susceptibles al calor, mientras en materiales tolerantes este particionamiento es menos afectado; igualmente una mayor movilización de la biomasa hacia las vainas y mayores vainas por ramas son importantes en la obtención de mayores índices de cosecha (HI) en cultivares tolerantes al calor (Omae et al., 2006, 2012, 2005). Diversos estudios contrastan lo encontrado en esta investigación, por ejemplo en frijol caupí se ha reportado que la reducción del rendimiento cuando este es sometido a temperaturas altas se da principalmente por la reducción en los índices de cosecha e índices de cosecha de vaina (Ismail & Hall, 1999); al igual que en soya también se ha reportado que el índice de cosecha decrece con el incremento de la temperatura (Baker, Allen, Boote, Jones, & Jones, 1989). De igual manera Prasad, Boote, Allen, Sheehy, & Thomas (2006) reportaron que en arroz el incremento en 5°C en la temperatura ambiente nocturna reduce el índice de cosecha en un 57% aproximadamente. Resultados similares fueron reportados en lenteja por Bhandari et al. (2016), quienes manifestaron que temperaturas mayores a 20/32 °C (noche/día) redujeron el índice de cosecha por encima del 50% comparado con temperaturas menores a 20/32 °C; Igualmente Se encontraron diferencias significativas entre los genotipos de trigo en porcentaje de reducción en el rendimiento de grano, peso de grano, la duración del llenado del grano y el índice de cosecha debido a estrés por calor así como también se reporta que se presenta una correlación

negativa significativa entre el índice de cosecha y contenido de CTN (Tahir & Nakata, 2005). Por tanto, este estudio no permite concluir que en frijol común el PHI, HI y PPI no son afectados por el calor.

Figura 3-8: Índice de cosecha de vainas (PHI), partición (PPI) y cosecha (HI), evaluados en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra.



46 Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en frijol común, *Phaseolus vulgaris* L.

Tabla 3-4: Coeficientes de correlación simple entre el índice de cosecha (HI), partición (PPI) y cosecha de vainas (PHI) y el contenido de CTN y el rendimiento por hectárea (YDHA), evaluado e tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra

Multivariante: Ciclo=1+Tito ambiente								Multivariante: Ciclo=2+Tito ambiente							
Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA	Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA
PHI	-	0,5951ns	0,625ns	0,1646ns	0,7048*	0,2272ns	-0,1028ns	PHI	-	0,7682*	0,8397**	-0,4713ns	-0,3234ns	-0,21ns	0,5785ns
PPI		-	0,9991**	0,4803ns	0,2632ns	0,2254ns	0,2772ns	PPI		-	0,9918**	-0,484ns	-0,1418ns	-0,1777ns	0,8071*
HI			-	0,4622ns	0,295ns	0,2299ns	0,262ns	HI			-	-0,506ns	-0,1691ns	-0,2119ns	0,7909*
CTNPIf				-	-0,1609ns	-0,1248ns	0,4558ns	CTNPIf				-	0,6118ns	0,6612ns	-0,7171*
CTNPIm					-	0,4857ns	-0,3467ns	CTNPIm					-	0,5875ns	-0,2523ns
CTNPIc						-	-0,3914ns	CTNPIc						-	-0,3322ns
YDHA							-	YDHA							-
Multivariante: Ciclo=1+Tito (Inv. +20C)								Multivariante: Ciclo=2+Tito (Inv. +20C)							
Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA	Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA
PHI	-	0,576ns	0,6249ns	-0,0166ns	-0,3677ns	-0,0906ns	0,6193ns	PHI	-	0,507ns	0,5583ns	-0,5949ns	0,1447ns	-0,0891ns	0,0592ns
PPI		-	0,998**	0,079ns	-0,0021ns	0,0211ns	0,4511ns	PPI		-	0,9981**	-0,0804ns	0,3892ns	-0,2861ns	-0,1333ns
HI			-	0,0725ns	-0,0205ns	0,0089ns	0,4715ns	HI			-	-0,1227ns	0,3902ns	0,2769ns	-0,1217ns
CTNPIf				-	-0,0026ns	0,7857*	-0,2797ns	CTNPIf				-	-0,3964ns	0,2442ns	-0,1625ns
CTNPIm					-	-0,207ns	-0,4372ns	CTNPIm					-	-0,0269ns	-0,5432ns
CTNPIc						-	-0,0023ns	CTNPIc						-	0,4818ns
YDHA							-	YDHA							-
Multivariante: Ciclo=1+Tito (Inv. +40C)								Multivariante: Ciclo=2+Tito (Inv. +40C)							
Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA	Correlaciones	PHI	PPI	HI	CTNPIf	CTNPIm	CTNPIc	YDHA
PHI	-	0,5263ns	-0,4884ns	0,3172ns	-0,1945ns	0,4768ns	-0,664ns	PHI	-	0,0687ns	0,2493ns	0,1602ns	-0,1084ns	-0,0487ns	0,6486ns
PPI		-	0,9989**	0,472ns	-0,2987ns	-0,3662ns	0,1987ns	PPI		-	0,9832**	0,2689ns	0,1082ns	0,1842ns	0,4424ns
HI			-	0,51ns	-0,3138ns	-0,3485ns	0,1552ns	HI			-	0,2956ns	0,0819ns	-0,1929ns	0,5468ns
CTNPIf				-	-0,4067ns	0,2227ns	-0,6739*	CTNPIf				-	-0,1862ns	-0,5343ns	0,2455ns
CTNPIm					-	-0,4165ns	0,2557ns	CTNPIm					-	0,4802ns	0,3772ns
CTNPIc						-	-0,0808ns	CTNPIc						-	0,3508ns
YDHA							-	YDHA							-

*, ** Significancia a $p \leq 0,05$ y $p \leq 0,01$ respectivamente.

Las temperaturas altas redujeron el peso seco de las plantas muestreadas en floración, mitad de llenado de vainas y cosecha. En floración, en el primer ciclo de siembra, se presentó una reducción en el peso seco de la planta (PSPIf) de 24 y 34% en los tratamientos +2 y +4°C, respecto al tratamiento control; en el segundo ciclo la reducción fue 37 y 25% respectivamente. En mitad de llenado de vainas (PSPIm) en el primer ciclo de siembra se presentó una reducción de 31 y 33% y en el segundo ciclo de siembra, una reducción de 50 y 37%, respectivamente. En cosecha (PSPIC) la reducción fue de 26 y 9% en el primer ciclo y en el segundo ciclo la reducción fue 40 y 46% (Tabla 3-5). Estos datos contrastan con lo reportado por Omae et al. (2007) quienes manifiestan que temperaturas de 24/20, 27/23, 30/26, y 33/29 °C día/noche no tuvieron un efecto en el total de biomasa seca acumulada del frijol común, por el contrario se presentó un incremento en la biomasa seca de las hojas y los tallos en el tratamiento de 33/29 °C y solo se presentó una pequeña reducción en la materia seca de las vainas en temperaturas de 33/29 °C. En una evaluación realizada en Haba por Siddiqui et al. (2015) se reportaron resultados similares a los encontrados en este estudio, ellos encontraron que en 10 genotipos evaluados en temperaturas de 31 y 37 °C se redujo gradualmente el peso seco de las plantas comparado con la temperatura control (25°C). En maíz también se ha reportado que materiales adaptados a regiones tropicales, cuando son probados en regiones templadas con temperaturas altas reducen la producción de materia seca de las plantas y por ende el rendimiento del cultivo (Giaveno & Ferrero, 2003); lo mismo sucede en tomate, a temperaturas de 20/20 °C se reduce la fotosíntesis, la cual fue reflejada en la producción de materia seca, respecto a temperaturas de 25/15 °C (día/ noche) (Matsuda, Ozawa, & Fujiwara, 2014). Igualmente, en lenteja Bhandari et al. (2016), encontraron que temperaturas por encima de 20/32°C noche/día, redujeron los valores de biomasa seca en aproximadamente 80%. Mientras que en arroz se ha reportado que los incrementos en la temperatura de

28 a 34°C incrementan el peso seco de la planta, en floración, llenado y cosecha, pero a temperaturas extremas (40°C) se reducen el peso seco de la lámina foliar, envoltura foliar, raicillas y granos (Rowland-Bamford, Baker, Allen, & Bowes, 1996).

Los datos de correlación entre el peso seco de las plantas y el contenido de carbohidratos totales no estructurales indican que en el segundo ciclo de siembra se presentó una correlación entre el peso seco de la planta (hojas, tallos, vainas y semilla) y el contenido de carbohidratos totales no estructurales en la planta (hojas, tallos, vainas y semillas), en floración y mitad de llenado de vainas, mientras que en cosecha no se presentó correlación. El peso seco de todos los órganos o peso seco de la planta en floración (PSPIf) y el contenido de carbohidratos totales no estructurales en floración (CTNPIf) presentó una correlación de -0,6521 con $P=0,0003$ indicando que la correlación inversa es estadísticamente significativa; de igual manera el peso seco de la planta en mitad de llenado de vainas (PSPIm) y el contenido de carbohidratos totales no estructurales en mitad de llenado de vainas (CTNPIIm) presentó una correlación de -0,6543 con $P=0,0003$, indicando que la correlación inversa es estadísticamente significativa (Figura 3-9). En el primer ciclo de siembra no se presentó correlación entre las variables evaluadas.

Tabla 3-5: Peso seco de la planta en floración (PSPIf), mitad de llenado de vainas (PSPIm) y cosecha (PSPIC), evaluado en tres tratamientos de temperaturas, en dos ciclos de siembra

FV	Ciclo 1			Ciclo 2		
	PSPIf (gr)	PSPIm (gr)	PSPIC (gr)	PSPIf (gr)	PSPIm (gr)	PSPIC (gr)
Tratamiento	P=0,0032 **	P=0,0016 **	P=0,1317 ns	P=,0234 *	P=0,0008 **	P=0,0013 **
Ambiente	38 a	101 a	201	32 a	70 a	164 a
Inv. +2IIIC	29 b	69 b	147	20 b	35 b	98 b
Inv. +4IIIC	25 b	67 b	182	24 ab	44 b	87 b
Línea	P=0,1685 ns	P=0,4786 ns	P<0,0406 *	P=0,4026 ns	P=0,7262 ns	P=0,0645 ns
AMADEUS	30	72	201	27	50	128
ROJO DE SEDA	34	84	135	27	47	89
SEF60	28	81	194	22	53	131
Tto*Línea	P=0,5071 ns	P=0,5346 ns	P=0,8086 ns	P=0,9368 ns	P=0,9825 ns	P=0,5942 ns

* $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey $\alpha = 0,050$

Figura 3-9: Peso seco de la planta en floración (PSPIf), mitad de llenado de vainas (PSPIm) y cosecha (PSPIC), frente a contenido de carbohidratos totales no estructurales en floración (CTNPIf), mitad de llenado de vainas (CTNPIIm) y cosecha (CTNPIc), segundo ciclo de siembra.

Los datos de contenido de carbohidratos totales no estructurales (CTN) indican que en el primer ciclo de siembra esta variable no fue constante entre los tratamientos evaluados, en este ciclo no se logró determinar el comportamiento de los CTN frente al incremento de las temperaturas (Tabla 3-5). Lo contrario sucedió en el segundo ciclo de siembra, debido a que se observa un incremento significativo en el contenido CTN en los tratamientos de altas temperaturas con respecto al tratamiento control, en las tres épocas de muestreo. En floración se presentó un incremento significativo en el contenido de CTN de las plantas

sometidas a estrés por calor, siendo SEF 60 la línea que mayor incremento presentó con 98 y 94%, seguido de AMADEUS, con un incremento de 72 y 66% y SEDA con un incremento de 55 y 60% en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente (Figura 3-10); Las hojas fueron los tejidos que mayor incremento presentaron especialmente las hojas maduras; los peciolo y los tallos presentaron un incremento, pero este no fue significativo (Tabla 3-6). En mitad de llenado de vainas, igualmente se presentó un incremento significativo en el contenido de CTN en plantas sometidas a estrés por calor, siendo SEDA, la línea que mayor incremento presentó con 47%, seguido de AMADEUS con 43% y SEF 60 con 6% en el tratamiento +2°C; en el tratamiento +4°C, la línea que mayor incremento presentó fue AMADEUS con un 50%, seguido de SEF 60 y SEDA con 41 y 27% respectivamente (Figura 3-11); las hojas jóvenes y maduras fueron los tejidos que mayor incremento presentaron, los peciolo, los tallos, la cáscara y la semilla presentaron un incremento pero no fue significativo (Tabla 3-6). En cosecha, también se presentó un incremento en el contenido de CTN en los tratamientos de temperaturas respecto al tratamiento ambiente (control), siendo AMADEUS el genotipo que mayor incremento presentó con 56 y 94%, seguido de SEF 60 con 25 y 37% y SEDA con 20 y 18% en los tratamientos +2 y +4°C respectivamente (Figura 3-12); las hojas fueron las que mayor incremento presentaron, seguido de los peciolo; los tallos y las cáscaras presentaron incremento pero este no fue significativo; en la semilla, por el contrario se presentó una leve disminución en los tratamientos de temperaturas respecto al tratamiento control (Tabla 3-6). Este estudio permite corroborar lo encontrado por Prasad et al. (2004) quien reporta que en hojas de frijol andino evaluado 42 días después de la siembra (mitad de llenado de vainas) se presenta una reducción en los contenidos de sacarosa, azúcares totales solubles, y almidón, a temperaturas (día/noche) de 31/21, 34/24 °C, pero a temperaturas de 37/27 y 40/30 °C se presenta un incremento significativo respecto a la temperatura control (28/18°C).

Similares resultados a los encontrados en este estudio fueron reportados en un trabajo realizado en arroz por (Rowland-Bamford et al., 1996), quienes encontraron que en tratamientos de temperaturas altas (34 y 40°C), independientemente del CO₂, se presentaba un incremento significativo en la concentración de CTN en las hojas, panículas y el total de la planta; ellos reportan que en las hojas, el contenido de CTN evaluado a los 36 días después de la siembra (dds) se incrementó en un 211% aproximadamente en los tratamientos 34 y 40°C, respecto al tratamiento control (28°C); igualmente 114 dds se presentó un incremento aproximado de 154% en el tratamiento de 34°C, respecto al tratamiento control. En las panículas a los 79 dds se presentó un incremento en el contenido de CTN en el tratamiento de 34°C, mientras que 94 y 114 dds el incremento no fue significativo; el tratamiento 40°C no permitió evaluar el contenido de CTN en las panículas porque se murieron las plantas. Por otro lado, Allen Bisbal & Boote (1998) encontraron que en soya evaluada en tres tratamientos de temperaturas altas y dos ambientes de CO₂ enriquecido presentaba mayor contenido de carbohidratos totales no estructurales en las hojas que en el tallo, en todos los tratamientos; ellos reportan que el contenido de CTN en las hojas, fue afectado principalmente por el CO₂ y no se presentaron diferencias en los tratamientos de temperaturas, mientras que la magnitud de CTN en el tallo evaluado cercano a la mitad de llenado de semilla presentó una reducción por el efecto de las temperaturas altas, más que por el efecto del CO₂. En otros trabajos donde se ha determinado el contenido de CTN bajo el efecto de las temperaturas, se contrasta lo encontrado en este estudio, por ejemplo, en un trabajo realizado en *Acer rubrum* y *A. saccharum* por Williams, Lincoln, & Norby (2003); Williams, Norby, & Lincoln (2000) y en otro trabajo realizado en *Panicum virgatum* por Ku, Edwards, & Smith (1978) se manifiesta que la concentración de CTN no estaba relacionada con la concentración de CO₂ o con el incremento en la temperatura del aire. Igualmente, Read, Morgan, Chatterton, & Harrison (1997) en *Bouteloua gracilis* y *Pascopyrum smithii* y

Reddy, Robana, Hodges, Liu, & McKinion (1998) en algodón. Tjoelker, Reich, & Oleksyn (1999) en 5 especies de árboles, reportan que el incremento de la temperatura reduce el contenido de CTN. En el más reciente estudio realizado por Li et al. (2016), en 890 plantas presentes en 9 bosques diferentes, se reporta que a medida que se incrementan las temperaturas y la precipitación se reduce el contenido de CTN.

Figura 3-10: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg) (CTN) evaluado en hojas jóvenes (HJ), hojas maduras (HM), peciolo (P) y tallo (T) en floración (25-34 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.

Tratamiento

Figura 3-11: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg) (CTN) evaluado en hojas jóvenes (HJ), hojas maduras (HM), peciolo (P), tallo (T), cascara (C) y semilla (S) en mitad de llenado de vainas (55-55 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.



Tratamiento

Figura 3-12: Contenido de carbohidratos totales no estructurales (mg) (CTN) evaluado en hojas jóvenes (HJ), hojas maduras (HM), peciolo (P), tallo (T), cascara (C) y semilla (S) en cosecha (65-75 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.

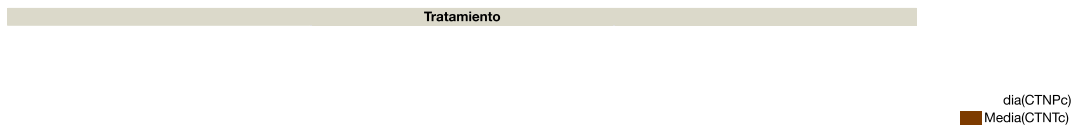


Tabla 3-6: Variables fisiológicas evaluadas en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de siembra, en floración (f), mitad de llenado de vainas (m) y cosecha (c).

Ciclo 1															
FV	CTNHJ (mg)		CTNHM (mg)			CTNP (mg)			CTNT (mg)			CTNC (mg)		CTNS (mg)	
	f	m	f	m	C	f	m	C	f	m	c	m	c	m	c
Tratamiento	P=0,0876ns	P=0,0021**	P=0,111ns	P=0,0121*	P=0,0102*	P=0,0459*	P=0,0001**	P=0,0026**	P=0,928ns	P=0,0001**	P=0,0306*	P=0,1538ns	P=0,2681ns	P=0,009**	P=0,068ns
Ambiente	274	111 a	333	148 ab	68 b	297 ab	121 a	70 b	249	271 a	137 b	185	37	326 b	304
Inv. +2°C	238	109 a	255	176 a	196 a	272 b	79 b	185 a	254	187 b	217 a	148	31	341 b	355
Inv. +4°C	300	66 b	365	83 b	195 a	368 a	63 b	207 a	258	110 c	208 ab	187	37	490 a	350
Línea	P=0,0034**	P=0,1198ns	P=0,0215*	P=0,087ns	P=0,6346ns	P=0,9325ns	P=0,0004**	P=0,5930ns	P=0,1348ns	P=0,8469ns	P=0,1766ns	P=0,0173*	P=0,4149ns	P=0,0013**	P=0,3282ns
AMADEUS	229 b	97	396 a	170	169	320	114 a	142	279	184	155	211 a	38	270 b	355
ROJO DE SEDA	249 b	83	239 b	104	159	306	69 b	145	253	196	197	142 b	32	500 a	333
SEF60	333 a	109	317 ab	131	130	311	80 b	175	229	188	211	168 ab	34	387 ab	321
Tto*Línea	P=0,0013*	P=0,026*	P=0,9023ns	P=0,2343ns	P=0,3882ns	P=0,9011ns	P=0,0226*	P=0,7784ns	P=0,107ns	P=0,0549ns	P=0,5434ns	P=0,635ns	P=0,0627ns	P=0,9805ns	P=0,2295ns
Ciclo 2															
FV	CTNHJ (mg)		CTNHM (mg)			CTNP (mg)			CTNT (mg)			CTNC (mg)		CTNS (mg)	
	f	m	f	m	C	f	m	C	f	m	c	m	c	m	c
Tratamiento	P=0,0165*	P=0,0001**	P=0,0001**	P=0,0005**	P=0,0001**	P=0,1761ns	P=0,74ns	P=0,0001**	P=0,1693ns	P=0,3286ns	P=0,1416ns	P=0,0058**	P=0,18ns	P=0,1638ns	P=0,0102*
Ambiente	82 b	91 b	88 b	131 b	93,0 c	154	163	113 b	121	266	194	221 ab	59	531	599 a
Inv. +2°C	127 a	186 a	310 a	279 a	216,2 b	190	184	247 a	155	322	268	312 a	77	604	541 ab
Inv. +4°C	122 a	231 a	321 a	381 a	274,7 a	179	194	316 a	154	311	296	170 b	74	611	497 b
Línea	P=0,0766ns	P=0,0133*	P=0,0329*	P=0,2055ns	P=0,0227*	P=0,0011**	P=0,9373ns	P=0,0048**	P=0,1427ns	P=0,4195ns	P=0,1286ns	P=0,0515ns	P=0,0385*	P=0,5949ns	P=0,7552ns
AMADEUS	108	171 b	213	320	230,9 a	128 b	187	251 a	120	326	300	293	85 a	564	558
ROJO DE SEDA	93	138 ab	213	189	151,6 b	215 a	173	157 b	154	299	194	209	68 ab	608	543
SEF60	130	199 a	293	282	201,4 a	180 a	182	269 a	156	273	263	202	57 b	574	537
Tto*Línea	P=0,2114ns	P=0,0165*	P=0,4958ns	P=0,3202ns	P=0,0766ns	P=0,5676ns	P=0,5239ns	P=0,1992ns	P=0,9101ns	P=0,5977ns	P=0,8417ns	P=0,7765ns	P=0,9737ns	P=0,0511ns	P=0,2409ns

*p< 0.05, ** p<0.01, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey α=0,0

Los datos de movilización de carbohidratos totales no estructurales que fueron estimados según el contenido de carbohidratos totales en el órgano sumidero, respecto al órgano fuente en términos de porcentaje, indican en el primer ciclo de siembra no se presentó una reducción en los porcentajes de movilización desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero (Tabla 3-7) (Figuras 3-13,14,15). Mientras que en el segundo ciclo se presentó una reducción en la movilización de los carbohidratos en los tratamientos de altas temperaturas en floración, mitad de llenado y cosecha. En floración el calor redujo la movilización de carbohidratos desde las hojas maduras (HM) hacia los peciolos (P), en 64 y 68% y tallos (T), en 66 y 67% en los tratamientos +2 y +4 °C, respectivamente, (Tabla 3-7), siendo SEDA el genotipo que menor reducción presentó (Figura 3-13). En mitad de llenado de vainas (m) las temperaturas altas redujeron el porcentaje de movilización de CTN desde las hojas jóvenes y maduras hacia los peciolos y los tallos (Tabla 3-7), siendo SEDA el genotipo que menor reducción presentó, seguido de SEF 60 y AMADEUS respectivamente (Figura 3-14); no se presentó reducción en la movilización de CTN desde los peciolos y tallos hacia las cascara (C) y semilla (S) (Tabla 3-7). En cosecha (c) el porcentaje de movilización de carbohidratos (CTN) desde las hojas maduras a peciolos y tallos no se vio reducido por el efecto de las temperaturas, mientras que la movilización desde los peciolos hacia los tallos, los tallos hacia las cascara y la cascara hacia la semilla se vio reducida por el calor (Tabla 3-7); no se presentó efecto del genotipo en la reducción de los CTN (Figura 3-15). Similares resultados fueron encontrados por Cuellar-Ortiz et al. (2008) en frijol común sometido a estrés por sequía; ellos indican que la sequía reduce la concentración de azúcares individuales (maltosa, glucosa, fructosa y sacarosa) en las vainas de frijol y que, a la vez, materiales susceptibles a sequía presentan menor movilización de almidón desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero, que materiales tolerantes. Similares resultados fueron reportados en arroz por Rowland-Bamford et al. (1996) quien manifiestan que las temperaturas altas aceleraron el proceso de

movilización de CTN en las panículas de arroz, pero a la vez redujeron el porcentaje de CTN movilizado y redujeron la concentración de sacarosa en las hojas; mientras que Tahir & Nakata (2005) manifiestan que temperaturas de 38°C aumentaron significativamente la eficiencia en la removilización de CTN en arroz.

58 Mecanismos morfofisiológicos asociados con la tolerancia a altas temperaturas en frijol común, *Phaseolus vulgaris* L.

Tabla 3-7: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (CTN) desde las hojas jóvenes (HJ), hojas maduras (HM) hacia los peciolo (P) y tallos (T); desde los peciolo hacia los tallos y desde los tallos hacia las cascara (C), desde la cascara hacia la semilla (S), evaluados en floración, mitad de llenado de vainas y cosecha, en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.

Ciclo 1																	
FV	% Mov. CTNHJ-P		% Mov. CTNHJ-T		% Mov. CTNHM-P			% Mov. CTNHM-T			% Mov. CTNP-T			% Mov. CTNT-C		% Mov. CTNC-S	
	f	m	f	m	f	m	C	f	m	C	f	m	C	m	c	m	c
Tratamiento	p=0,5869ns	p=0,0822ns	p=0,1403ns	p=0,06ns	p=0,5946ns	p=0,1111ns	p=0,9059ns	p=0,1841ns	p=0,1581ns	p=0,9059ns	p=0,2777ns	p=0,4225ns	p=0,033*	p=0,0006**	p=0,0014**	p=0,9199ns	p=0,0295*
Ambiente	127	115	109	258	110	91	117	95	213	117	86	234	227	71 b	47 a	266	865 b
Inv. +20C	111	82	104	191	134	54	106	115	132	106	94	259	130	84 b	16 b	260	1198 a
Inv. +40C	121	101	84	174	108	85	120	77	165	120	75	208	134	195 a	18 b	292	999ab
Genotipo	p=0,0059**	p=0,0005**	p=0,0004**	p=0,0657ns	p=0,0396*	p=0,9372ns	p=0,208ns	p=0,065ns	p=0,1465ns	p=0,208ns	p=0,4327ns	p=0,0121*	p=0,464ns	p=0,1794ns	p=0,061ns	p=0,0101*	p=0,3137ns
AMADEUS	143 a	138 a	125 a	203	82 b	80	88	77	126	88	92	163 b	138	145	39	142 b	974
ROJO DE SEDA	131 a	89 b	108 a	253	160 a	73	109	125	210	109	87	292 a	168	92	22	433 a	1123
SEF60	87 b	71 b	64 b	166	110 ab	77	147	85	173	147	77	247 ab	185 a	113	21	242 ab	965
Tlo*Linea	p=0,2129ns	p=0,0219*	p=0,4236ns	p=0,6859ns	p=0,8986ns	p=0,5929ns	p=0,3525ns	p=0,9292ns	p=0,7271ns	p=0,3525ns	p=0,3236ns	p=0,8448ns	p=0,6119ns	p=0,6245ns	p=0,0448*	p=0,8409ns	p=0,0787ns
Ciclo 2																	
FV	% Mov. CTNHJ-P		% Mov. CTNHJ-T		% Mov. CTNHM-P			% Mov. CTNHM-T			% Mov. CTNP-T			% Mov. CTNT-C		% Mov. CTNC-S	
	f	m	f	m	f	m	C	f	m	C	f	m	C	m	c	m	c
Tratamiento	p=0,6687ns	p=0,064ns	p=0,7303ns	p=0,0022**	p=0,0004**	p=0,0125*	p=0,7408ns	p=0,0002**	p=0,036*	p=0,4578ns	p=0,5471ns	p=0,8896ns	p=0,0009**	p=0,0226*	p=0,1587ns	p=0,0161*	p=0,0141*
Ambiente	194	194	152	317 a	194 a	135 a	88	156 a	265 a	150	83	192	185 a	86 ab	45	266 ab	1087 a
Inv. +20C	174	98	136	178 b	70b	96 ab	94	53 b	199 ab	109	82	194	112 b	104 a	33	221 b	741 b
Inv. +40C	168	94	140	153 b	62 b	68 b	105	52 b	97 b	105	90	175	93 b	54 b	28	406 a	731 b
Genotipo	p=0,0019**	p=0,8935ns	p=0,024*	p=0,315ns	p=0,0156*	p=0,2093ns	p=0,4413ns	p=0,1387ns	p=0,4423ns	p=0,6112ns	p=0,0369*	p=0,9131ns	p=0,0922ns	p=0,479ns	p=0,0295*	p=0,0592ns	p=0,0666ns
AMADEUS	126 b	136	117	222	82 b	80	79	80	142	116	95 a	178	155	91	34	211	718
ROJO DE SEDA	252 a	134	179	243	166 a	116	102	112	207	143	72 ab	187	129	71	49	254	821
SEF60	159 b	117	132	180	81 b	103	105	68	211	105	88 b	196	107	83	23	328	1016
Tlo*Linea	p=0,6619ns	p=0,79ns	p=0,6878ns	p=0,8515ns	p=0,2676ns	p=0,8247ns	p=0,3163ns	p=0,7494ns	p=0,6911ns	p=0,7745ns	p=0,2861ns	p=0,6925ns	p=0,1267ns	p=0,7992ns	p=0,8294ns	p=0,734ns	p=0,8402ns

*p< 0.05, ** p<0.01, ns: no significativo; Prueba de medias a partir de la prueba HSD Tukey $\alpha=0,0$

Figura 3-13: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (CTN) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en floración (25-34 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.



Figura 3-14: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (CTN) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en mitad de llenado de vainas (55-55 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.



Figura 3-15: Porcentaje de movilización de carbohidratos totales no estructurales (CTN) desde los órganos fuente hacia los órganos sumidero en cosecha (65-75 DDS), en tres tratamientos de temperaturas, durante dos ciclos de cultivo.



3.4 Variables de rendimiento

El estrés por temperaturas medido como el índice de intensidad del calor (HII) indica que en el primer ciclo de siembra no se presentaron diferencias entre los dos tratamientos de temperaturas +2 y + 4°C, debido a que presentaron un índice similar; en el segundo ciclo de siembra se presentó un efecto de las temperaturas mayor en el tratamiento + 4°C (HII=0,51) que en el tratamiento + 2°C (HII=0,33) (Tabla 3-8). En el primer ciclo de siembra el genotipo que mejores resultados presentó, respecto a la media geométrica (GM), en los dos tratamientos de temperaturas fue AMADEUS, igualmente fue el genotipo que presentó los mayores índices de tolerancia al calor (HTI=0,63 y 0,73), en segundo lugar, se ubicó SEF 60 (HTI=0,52 los dos tratamientos de temperaturas); SEF 60 no

presentó reducción de llenado de grano (GFI) en el tratamiento +2°C y presentó una reducción del 5% en el tratamiento +4°C; SEF 60 presentó menor reducción porcentual del rendimiento (PR) que AMADEUS. SEDA fue el genotipo de menor media geométrica (GM) y menor índice de tolerancia al calor (HTI) en los dos tratamientos de temperaturas, respecto a la reducción de llenado de grano y reducción porcentual del rendimiento, estuvo en segundo lugar antecedido de SEF 60 (Tabla 3-8). En el segundo ciclo de siembra, en los dos tratamientos de temperaturas, el genotipo que mejores resultados presentó respecto a GM y HTI fue SEF 60, seguido de AMADEUS y SEDA. No se presentó reducción en el llenado de grano (GFI) y la reducción porcentual del rendimiento (PR) fue mayor en el tratamiento + 4°C que el tratamiento + 2°C (Tabla 3-8). Los índices de intensidad del calor fueron un poco menores que los reportados por Porch (2006) (HII= 0,66) y Chaves (2015) (HII=0,85), pero de igual manera la reducción en el rendimiento (PR) indica que se presentó un efecto de las temperaturas importante para determinar las variables fisiológicas involucradas en la tolerancia al calor. A pesar que el estrés de calor no redujo el tamaño de la semilla (GFI) se tratará de entender con las demás variables de rendimiento especialmente el número de semillas por vaina el efecto de la reducción en la movilización de CTN por el calor.

Tabla 3-8: Análisis de media geométrica (GM), índices de susceptibilidad al calor (HSI), tolerancia al calor (HTI), intensidad de calor (HII), Porcentaje de llenado de grano (GFI) y reducción porcentual del rendimiento de la semilla (PR), bajo estrés de temperaturas altas (+2 y +4°C) en dos ciclos de siembra.

ciclo 1	Inv. +2°C					Inv. +4°C				
Genotipo	GM (gr)	HSI	HTI	GFI (%)	PR (%)	GM	HSI	HTI	GFI (%)	PR (%)
SEF 60	2428	0.91	0.52	101	43	2435	1.02	0.52	95	42
EAP 9510-77 [Amadeu]	2686	1.11	0.63	95	53	2882	1.09	0.73	89	46
ROJO DE SEDA [G 409]	2161	0.96	0.41	99	46	2345	0.86	0.48	95	37
	HII		0.48			HII		0.43		
ciclo 2	Inv. +2°C					Inv. +4°C				
Genotipo	GM (gr)	HSI	HTI	GFI (%)	PR (%)	GM	HSI	HTI	GFI (%)	PR (%)
SEF 60	2022	0.96	1.00	107	30	1620	1.09	0.64	114	54
EAP 9510-77 [Amadeu]	1810	1.10	0.80	104	32	1583	0.99	0.61	111	47
ROJO DE SEDA [G 409]	1155	0.91	0.33	113	31	1032	0.85	0.26	117	39
	HII		0.33			HII		0.51		

El rendimiento, en kg por hectárea, (YDHA) de los tres genotipos evaluados fue afectado significativamente por el incremento en las temperaturas, en los dos ciclos de siembra. En promedio en el primer ciclo de siembra se presentó una reducción de 48 y 43% en los tratamientos +2 y +4°C respecto al tratamiento ambiente, no se presentó un efecto de los genotipos en la reducción del rendimiento por estrés de temperaturas altas; solo se presentaron diferencias significativas entre los genotipos en el tratamiento ambiente, siendo AMADUES el de mayor rendimiento con 3.939 kg/ha, seguido de SEF 60 con 3.245 kg/ha y SEDA con 2.953 kg/ha (Figura 3-16). En el segundo ciclo se presentó una reducción en promedio de 32 y 52% en los tratamientos +2 y +4°C respecto al tratamiento ambiente; en el tratamiento ambiente el mejor genotipo fue SEF 60 con 2.437 kg/ha, seguido de AMAEUS con 2.260 kg/ha y SEDA con 1.376 kg/ha; en el tratamiento +2°C nuevamente el mejor genotipo fue SEF 60 con 1.677 kg/ha, seguido de AMADEUS con 1.449 kg/ha y SEDA con 969 kg/ha; en el tratamiento +4°C el mejor genotipo fue AMADEUS con 1.108 kg/ha, seguido de

SEF 60 con 1.076 kg/ha y SEDA con 774 kg/ha, en este ciclo solo se presentaron diferencias significativas entre los genotipos en el tratamiento ambiente. En el segundo ciclo se presentó una reducción en el rendimiento en los tres tratamientos de temperaturas respecto al primer ciclo de siembra. En el tratamiento control SEDA fue el genotipo que mayor reducción presentó con 53%, seguido de AMADEUS y SEF 60 con 42 y 24%, respectivamente, en el tratamiento +2 °C el genotipo que mayor reducción presentó fue SEDA con 38%, seguido de AMADEUS y SEF 60 con 21 y 7% respectivamente y en el tratamiento +4 el genotipo que mayor reducción presentó fue SEDA con 58%, seguido de AMDEUS y SEF 60 con 47 y 41% respectivamente (Figura 3-16).

Los resultados encontrados en este estudio corroboran lo encontrado por Chaves (2015), quien encontró que incrementar la temperatura nocturna y diurna en 3 y 4°C respecto a la temperatura media de Palmira (19/30 °C noche/día) redujo en promedio los rendimientos de 36 genotipos de frijol común en 85%. De igual manera diversos estudios han reportado una reducción en el rendimiento del frijol común cuando este es sometido a estrés por incremento en la temperatura del aire, principalmente en materiales susceptibles al calor, (Porch, 2006; Porch & Jahn, 2001; Prasad et al., 2002; Rainey & Griffiths, 2005a; Rosas et al., 2000; Suzuki et al., 2001), igualmente se ha reportado reducción por el incremento de las temperaturas en genotipos de frijol caupi (Ismail & Hall, 1999; Nielsen & Hall, 1985), en frijol tepary (Federici, Ehdaie, & Waines, 1990; Rainey & Griffiths, 2005b).

Figura 3-16. Rendimiento (kg/ha) (YDHA) de los genotipos evaluados, por tratamiento de temperaturas (ambiente, +2 y +4°C).

Tratamiento

a SEF 60

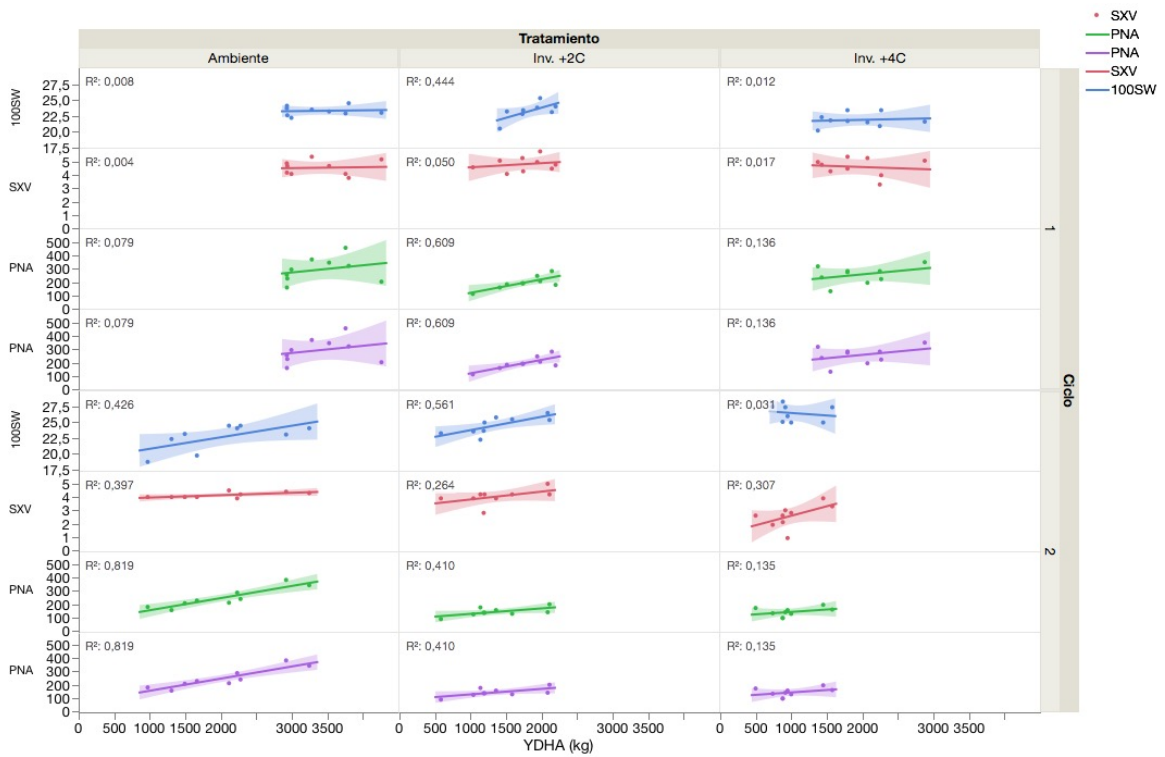
Las temperaturas altas afectaron otros componentes de rendimiento como el peso de 100 semillas (100SW) (Figura 3-17b), número de semillas por vaina (SXV) (Figura 3-17a), número de semillas por m² (SNA) (Figura 3-17c), número de vainas por m² (PNA) (Figura 3-17d). En el primer ciclo de siembra en el tratamiento +2 °C se presentó una reducción de 28 y 33% en las variables PNA y SNA; en el tratamiento +4 °C, se presentó una reducción de 6% en el peso de cien semillas, 10 y 12 % en las variables PNA y SNA; la variable SXV se vio reducido por el efecto del calor, pero este no fue significativo. En el segundo ciclo de siembra en los tratamientos + 2 y +4 se presentó una reducción de 43 y 41 % en PNA, 41% en SNA y 2 y 37% en SXV, respectivamente (Figura 3-17 a-d). Aunque no se presentó un efecto significativo de los genotipos, frente a los tratamientos evaluados, se observa que SEDA fue el genotipo que presentó

menor SXV, SNA y PNA, mientras que AMADEUS presentó los valores más bajos de 100SW (Figura 3-17 a-d). Otros estudios en frijol evaluado bajo estrés de altas temperaturas reportan una reducción en las variables de rendimiento, por ejemplo, Gross & Kigel (1994); Prasad et al. 2002; Omae et al. (2006); reportan una reducción diferencial entre genotipos susceptibles y tolerantes en el número de semillas por vaina, mientras que Prasad et al. 2002 y Chaves (2015) reportan una reducción en el tamaño de la semilla o peso de cien semillas. En frijol caupi, Ismail & Hall (1999) reportan que el número de vainas por pedúnculo fue significativamente mayor en las líneas tolerantes al calor que las susceptibles, mientras que el peso de la semilla y el número de semillas, presentaron una reducción similar en las líneas tolerantes y susceptibles en el tratamiento de altas temperaturas frente al tratamiento control.

Figura 3-17. a) número de semillas por vaina (SXV), b) peso de 100 semillas (100SW), c) número de semillas por m² (SNA), d) número de vainas por m² (PNA), evaluados en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra.

Los componentes de rendimiento (100SW, PNA, SNA, SXV) que presentaron mayor correlación con el rendimiento de grano por hectárea (YDHA), fueron el número de semillas y vainas por m² (SNA y PNA). En el primer ciclo de siembra, se presentó una correlación positiva significativa en el tratamiento +2°C entre PNA y SNA ($R^2= 0,6$) respecto a YDHA; no se presentó correlación en los demás componentes de rendimiento. En el segundo ciclo de siembra las variables PNA y SNA fueron correlacionadas positivamente en el tratamiento ambiente ($R^2=0,8$) y +2°C ($R^2=0,4$). Aunque se presenta una tendencia positiva en los demás componentes de rendimiento y el rendimiento, en todos los tratamientos, estas no presentan significancia en la correlación (Figura 3-18).

Figura 3-18. Peso de 100 semillas (100SW), número de semillas por m² (SNA), número de vainas por m² (PNA) y número de semillas por vaina (SXV) frente a rendimiento por (YDHA) evaluado en tres tratamientos de temperaturas por dos ciclos de siembra.



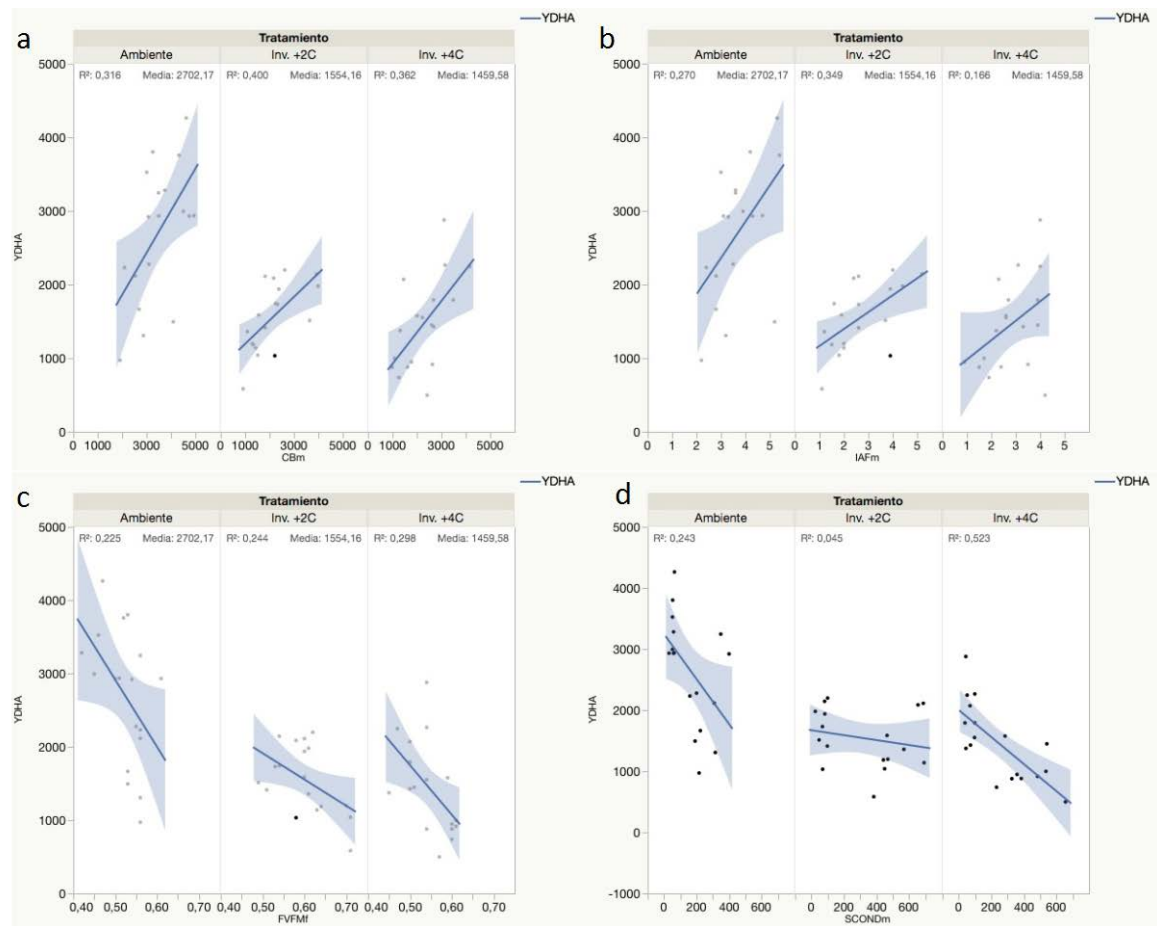
Para tratar de entender cuál de las variables fisiológicas explica de mejor manera el rendimiento de los genotipos se hicieron correlaciones simples entre las variables fisiológicas y el rendimiento de grano. Los resultados indican que las variables fisiológicas que presentaron una correlación significativa con el rendimiento por hectárea (YDHA), en los tres tratamientos de temperaturas fueron la biomasa de la copa en mitad de llenado (CBm), el índice de área foliar en mitad de llenado (IAFm), la eficiencia fotosintética en floración ($F_v'/F_m'f$) y la conductancia estomática en mitad de llenado (SCONDm) (Tabla 3-9). La biomasa de la copa y el índice de área foliar, en mitad de llenado indican que hubo una correlación positiva y significativa en los tres tratamientos de temperaturas, por tanto a mayor contenido de biomasa e índice de área foliar, el rendimiento será mayor (Figura 3-19ab), por otro lado las variables eficiencia fotosintética en floración y conductancia estomática en mitad de llenado presentaron una correlación negativa significativa con el rendimiento de los genotipos, por tanto a menor contenido de $F_v'/F_m'f$, y menor conductancia, será mayor el rendimiento (Figura 3-19cd). A pesar que se presentó significancia en algunas otras variables (IAFf, SCRMfm,) estas no fueron constantes en los tres tratamientos evaluados (Tabla 3-9), por tanto, no se consideran importantes para explicar el rendimiento de los genotipos.

Tabla 3-9: coeficientes de correlación simple (r) entre el rendimiento de grano de frijol en kg/ha (YDHA) y variables fisiológicas determinadas en floración (f) y mitad de llenado de grano (m) bajo estrés de temperaturas y ambiente control

Característica	Época muestreo	Coeficiente de correlación simple (R) con rendimiento (YDHA)		
		Ambiente	+2 °C	+4 °C
CB (kg/ha)	f	0,2731ns	0,3265ns	0,2339ns
	m	0,5618*	0,6322**	0,6016**
IAF (m² m⁻²)	f	0,202ns	0,5791*	0,0622ns
	m	0,5198*	0,5909**	0,4077 *
SCMR (SPAD)	f	-0,4877*	0,2664ns	0,8074**
	m	-0,6004**	0,0116ns	-0,4836*
TC (C)	f	-0,5964**	0,367ns	0,444ns
	m	-0,1444ns	0,1695ns	0,0552ns
(Fv'/Fm')	f	-0,4741*	-0,4937*	-0,5456*
	m	0,1309ns	-0,1165ns	-0,2555ns
SCOND (mmol m² s⁻¹)	f	0,1016ns	0,3912ns	-0,3323ns
	m	-0,4971 *	-0,2074 *	-0,7233**

ns, no significativo; *, ** Significancia a p≤0,05 y p≤0,01 respectivamente.

Figura 3-19: Coeficientes de correlación entre el rendimiento por hectárea expresado en kg (YDHA) y a biomasa de la copa (CBm), índice de área foliar (IAFm), y rendimiento cuántico de la fotosíntesis (Fv'/Fm'f), conductancia estomática (SCONDm), determinado en tres tratamientos de temperaturas.



4. Análisis y discusión de resultados

4.1 Variables fenológicas y rendimiento

Respeto a las variables de desarrollo se puede observar Los genotipos que rápidamente presentaron floración como SEF 60 y SEDA tuvieron menos días de exposición a las temperaturas altas, debido a la sincronización en la floración. Porch (2006), manifiesta que genotipos de frijol que tienen menor tiempo de exposición en floración a temperaturas altas presentan ventaja frente a genotipos que tienen mayor tiempo de exposición. SEDA fue uno de los genotipos con mayor precocidad en cuanto a DEm, DAF y DAM, este no responde positivamente a esa precocidad en cuanto al rendimiento, pero caso contrario sucedió con SEF 60, quien también es un material precoz y presenta buenos rendimientos en los tres tratamientos de temperaturas, siendo posiblemente uno de los mecanismos para tolerar las temperaturas altas. En muchos cultivos la maduración temprana es estrechamente correlacionada con menores pérdidas de rendimiento bajo altas temperaturas, el cual puede ser un atributo para la participación de un mecanismo de escape al calor (Wahid, 2007).

4.2 Variables morfofisiológicas y rendimiento

Debido a que se presentó un efecto de fertilización diferencial entre los dos ciclos de siembra, se presentaron diferencias en las variables fisiológicas, pero las diferencias observadas son de magnitud de la variable y no en comportamiento de la variable; en el primer ciclo los genotipos presentaron mayor biomasa e IAF que el segundo, siendo más marcada la diferencia en mitad de llenado que en

floración; las variables como SPAD, Quantum yield, y SCOND, lo mismo que las variables de desarrollo (DEM, DAF, DAM), fueron insensibles a la fertilización. A pesar que hay una reducción marcada en la mayoría de variables morfofisiológicas producto del calor, no se observa efecto de los genotipos, por tanto, no fue posible determinar las variables que están aportando en mayor o menor medida a la tolerancia a las temperaturas altas, pero es claro que materiales que presenten menor reducción en la biomasa e IAF, serán materiales que tengan mayor potencial para tolerar las temperaturas altas. La reducción de la biomasa toma mayor significancia en etapa de mitad de llenado de vainas, tal como lo manifiestan Rosas et al., (2000) y Chaves (2015).

Mientras que la nodulación presentó un efecto contrario a lo encontrado en CB e IAF; en el segundo ciclo de siembra se observa un incremento en el número y peso seco de los nódulos en los tres tratamientos de temperaturas lo que indica que la fertilización reduce la capacidad de producción de nódulos, debido a que la planta tiene suministro externo de nutrientes. SEDA fue uno de los materiales que mayor nodulación presentó en el segundo ciclo de siembra, pero en este caso esta variable no presentó mayor efecto en el rendimiento del material.

4.3 Rendimiento y componentes de rendimiento

En el primer ciclo de siembra se presentaron mayores rendimientos en todos los tratamientos en los tres genotipos, respecto al segundo ciclo, esto se dio por el efecto de los residuos de fertilización, lo cual no permitió discriminar entre los materiales tolerantes y el material susceptible, indicando de esta manera que SEDA es un material que responde bien a la fertilización bajo estrés de temperaturas, llegando a igualar la respuesta de los materiales tolerantes. Por otro lado, AMADEUS, la línea de mayor rendimiento en este ciclo en el tratamiento ambiente permite suponer que mientras no se presente efecto de calor este material responde bien a la fertilización externa, mientras que SEF 60 se mantuvo constante es decir que es un material insensible a la fertilización.

A pesar que la estadística indica que no se presentó un efecto significativo de los genotipos cuando se evaluaron en los tratamientos de altas temperaturas, se puede concluir que en el segundo ciclo de siembra en el tratamiento +2°C los rendimientos de los genotipos tolerantes SEF 60 y AMADEUS (1677 y 1449 kg/ha) son económicamente significativos con el rendimiento del genotipo susceptible (969 kg/ha), dado que se presenta una diferencia de 708 kg/ha entre SEF 60 y SEDA; lo mismo sucedió en el tratamiento +4°C pues se observa una diferencia entre el genotipo susceptible y los genotipos tolerantes de casi 400 kg/ha. Es claro que a medida que se incrementa la temperatura la brecha de rendimiento entre los genotipos tolerantes y el genotipo susceptible se reduce, pero aun así con una diferencia de 7°C el encontrar rendimientos por encima de 1 ton/ha en condiciones experimentales, permite inferir que se ha avanzado en la búsqueda de materiales tolerantes al calor. En el trabajo realizado por (Chaves, 2015) SEF 60 fue uno de los genotipos encontrados como tolerante a temperaturas altas, a pesar que presentó una reducción del 72%, el rendimiento en Armero (22/34°C noche/día) fue 905 kg/ha, lo que indica que este material es un material promisorio para tolerar los efectos del estrés por calor. Es importante indicar que SEF 60 es una línea derivada de padres que fueron producto de cruces interespecíficos entre el frijol tepary y el frijol común, por tanto, este material dentro de su pedigrí tiene genes de tepary, una de las especies que mayor tolerancia presenta a sequía (Medina, 2016; Rao et al., 2013) y altas temperaturas (observación personal) (Chaves, 2015; Rainey & Griffiths, 2005b). SEDA fue el material que presentó los valores más bajos en los componentes de rendimiento (PNA, SNA, SXV) indicando que estas variables son claves a la hora de discriminar entre materiales susceptibles y tolerantes al calor, mientras que AMADEUS a pesar de tener una buena respuesta en el rendimiento bajo estrés de temperaturas fue el que menor 100SW presentó, por tanto, este material tolera las temperaturas, pero la calidad de grano se ve afectada.

4.4 Movilización de carbohidratos y rendimiento

Aunque los datos de PHI, HI y PPI no permitieron determinar el comportamiento de los fotoasimilados y la correlación con el rendimiento Omae et al. (2012) manifiestan que la movilización de asimilados determinada a partir de materia seca está influenciada por la obtención de mayores contenidos de biomasa en las vainas y mayor número de vainas en las ramas, pero esto puede variar según el cultivar y la temperatura jugando un rol importante en la obtención de mayores índices de cosecha en materiales tolerantes que materiales susceptibles al calor.

En el primer ciclo de siembra no se presentó un efecto claro sobre el contenido de CTN y es porque el efecto de la fertilización residual incrementó considerablemente la biomasa de los tres genotipos, siendo SEDA el que mayor respuesta presentó al incremento de la fertilización, por ende, a mayor biomasa, mayor capacidad de fotosintetizar, lo cual no permitió discriminar el comportamiento de los CTN bajo estrés de temperaturas en este ciclo. Mientras que en el segundo ciclo cuando ya no hubo efecto residual de fertilización se presentó incremento del contenido de CTN en las hojas frente al calor. Para tratar de asociar lo encontrado con el rendimiento se puede indicar que fisiológicamente el rendimiento de los cultivos depende de la relación entre el tejido fuente y el sumidero ya que el almidón almacenado en la semilla es en realidad el resultado de la conversión de fotosintatos en la materia seca en la semilla (Saripalli & Gupta, 2015). Esto explica que Wahid et al. (2007) indicaran que en condiciones de baja a moderado estrés de calor se puede presentar una reducción en las actividades de los tejidos fuente/sumidero, lo que conduce a reducción grave del índice de cosecha y el rendimiento. A partir de tales resultados, el aumento de la eficiencia de movilización de las reservas de las hojas, tallo u otras partes de la planta se ha sugerido como una posible estrategia para mejorar el llenado del grano y el rendimiento bajo estrés por calor. Igualmente Read et al. (1997) indican que la capacidad de sintetizar fructanos en las vacuolas de las células en las que no interferirán con el aparato fotosintético, es un mecanismo que tiende a estabilizar

los niveles de almidón y otros hidratos de carbono en condiciones que pueden resultar en la elevación temporal de hidratos de carbono de la hoja. Esta adaptación presumiblemente impide, o reduce al mínimo, la inhibición del producto final de la fotosíntesis cuando las temperaturas son suficientemente bajas como para reducir temporalmente la utilización de hidratos de carbono para el crecimiento.

A pesar que SEDA fue uno de los materiales con mejor movilización de CTN, esta característica no fue consistente con la producción y eso es posiblemente explicado por la reducción en el número de semillas, dado que a menor número de semillas menor va a ser el esfuerzo en la movilización de asimilados. Por otro lado, la foto respiración está asociada a la susceptibilidad de las plantas al calor y tanto la fotosíntesis como la respiración se inhiben a temperaturas altas, pero las tasas fotosintéticas disminuyen más rápido que las tasas respiratorias (Taiz & Zeiger, 2006; Breeze & Elston, 1978) y por ende se supone un mayor contenido de CO₂, por tanto, mayores sustratos a la hora de producir foto asimilados puesto que; pero sucede que igualmente la biomasa se reduce y se presenta una mayor gasto de energía el cual no compensa el poco incremento en el CO₂ producto de la foto respiración.

Los tejidos como tallos y peciolo no se vieron afectados por el incremento en las temperaturas, mientras que la cascara presentó un gran contenido de CTN en mitad de llenado, este fue reducido considerablemente en cosecha indicando que la cascara es un tejido clave en la movilización de asimilados. Estos resultados contrastan lo reportado (Tanaka & Fujita, 1973) quienes encontraron que el contenido de CTN fue más alto en los tallos que en los órganos reproductivos, e indican que los tallos son órganos de almacenamiento de CTN. Igualmente manifiestan que las paredes de las vainas tenían un incremento en el contenido de carbohidratos antes del rápido crecimiento de grano y luego decrece durante en crecimiento de grano, concordando con este estudio, en que las vainas sirven como almacenamiento temporal de carbohidratos que se translocan de los

órganos vegetativos a las semillas. Los datos de CTN en la semilla no son claros dado que en la semilla no solo se presentan carbohidratos que se movilizan desde la planta hacia la semilla, sino que también se sintetizan CTN como almidón y proteínas lo cual no permite determinar exactamente cuál fue la proporción de CTN movilizada y cual la sintetizada.

5. Conclusiones

Se identificaron 2 características morfo fisiológicas que son importantes en la evaluación de materiales de frijol sometido al estrés por calor, que son la biomasa de la copa, el índice de área foliar, el resto de variables morfo fisiológicas no permite hacer inferencias sobre la relación que tienen con el efecto de temperaturas, dado que no fueron constantes.

Las variables que mayor sensibilidad presentaron al efecto de la fertilización residual fueron la CB, el IAF, PSNOD y NNOD

Los carbohidratos totales no estructurales presentes en las hojas se incrementaron a medida que se aumentaba el efecto del calor, mientras que los demás tejidos fueron insensibles al calor.

El contenido de CTN en la semilla no permitió determinar la movilización de los CTN, lo cual indica que se debe discriminar entre la suma de CTN y los azúcares individuales movilizados.

Como era de esperarse los dos materiales tolerantes al calor respondieron al incremento de las temperaturas, siendo SEF 60 una línea nueva, se presenta como un material promisorio para hacerle frente a los efectos del cambio climático, no solo por la capacidad de tolerar el calor, sino también por la capacidad de movilizar foto asimilados lo cual supone mejor calidad de grano. Por ende, nos anima a seguir trabajando en la búsqueda de nuevas fuentes genéticas, especialmente la introgresión de genes de frijol tepary

Bibliografía

- Acosta-Gallegos, J. A., Kelly, J. D., & Gepts, P. (2007). Prebreeding in common bean and use of genetic diversity from wild germplasm. *Crop Science*, 47(SUPPL. DEC.). <http://doi.org/10.2135/cropsci2007.04.0008IPBS>
- Allen, L. H., Bisbal, E. C., & Boote, K. J. (1998). Nonstructural carbohydrates of soybean plants grown in subambient and superambient levels of CO₂. *Photosynthesis Research*, 56, 143–155.
- Babu, N. (2008). Southern Cross Journals © 2008 High temperature and salt stress response in French bean (*Phaseolus vulgaris*), 2(2), 40–48.
- Baker, J. T., Allen, L. H., Boote, K. J., Jones, P., & Jones, J. W. (1989). Response of Soybean to Air Temperature and Carbon Dioxide Concentration. *Crop Sci.*, 29(1), 98–105. <http://doi.org/10.2135/cropsci1989.0011183X002900010024x>
- Beebe, S. E. (2012). Common Bean Breeding in the Tropics. *Plant Breeding Reviews*, 36, 357–427.
- Beebe, S. E., Ramirez, J., Jarvis, A., Rao, I. M., Mosquera, G., Bueno, J. M., & Blair, M. W. (2011). Genetic Improvement of Common Beans and the Challenges of Climate Change. In *Crop Adaptation to Climate Change* (pp. 356–369). Wiley-Blackwell.
- Beebe, S. E., Rao, I. M., Blair, M. W., & Acosta-Gallegos, J. a. (2013). Phenotyping common beans for adaptation to drought. *Frontiers in Physiology*, 4 MAR(March), 1–20. <http://doi.org/10.3389/fphys.2013.00035>
- Beebe, S. E., Rao, I. M., Cajiao, C. H., & Grajales, M. (2008). Selection for Drought Resistance in Common Bean Also Improves Yield in Phosphorus Limited and Favorable Environments. *Crop Science*, 48, 582–592. <http://doi.org/10.2135/cropsci2007.07.0404>
- Beebe, S. E., Skroch, P. W., Tohme, J., Duque, M. C., Pedraza, F., & Nienhuis, J. (2000). Structure of genetic diversity among common bean landraces of Mesoamerican origin based on Correspondence Analysis of RAPD. *Crop Science*, 40, 227–264. <http://doi.org/10.2135/cropsci2000.401264x>
- Bhandari, K., Siddique, K. H. M., Turner, N. C., Kaur, J., Singh, S., Agrawal, S. K., & Nayyar, H. (2016). Heat Stress at Reproductive Stage Disrupts Leaf Carbohydrate Metabolism, Impairs Reproductive Function, and Severely Reduces Seed Yield in

- Lentil. *Journal of Crop Improvement*, 30(2), 118–151.
<http://doi.org/10.1080/15427528.2015.1134744>
- Blair, M. W., Giraldo, M. C., Buendia, H., Tovar, E., Duque, M. C., & Beebe, S. E. (2006). Microsatellite marker diversity in common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 113, 100–109.
- Bordeleau, L. M., & Prévost, D. (1994). Nodulation and nitrogen fixation in extreme environments. *Plant and Soil*, 161(1), 115–125.
- Breeze, V., & Elston, J. (1978). Some Effects of Temperature and Substrate Content upon Respiration and the Carbon Balance of Field Beans (*Vicia faba* L.). *Annals of Botany*, 42(4), 863–876. Retrieved from
<http://aob.oxfordjournals.org/cgi/content/abstract/42/4/863>
- Brigide, P., Ataide, T. da R., Canniatti-Brazaca, S. G., Baptista, A. S., Abdalla, A. L., Filho, V. F. N., ... Sant'Ana, A. E. G. (2014). Iron bioavailability of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) intrinsically labeled with (59)Fe. *Journal of Trace Elements in Medicine and Biology: Organ of the Society for Minerals and Trace Elements (GMS)*, 28(3), 260–5. <http://doi.org/10.1016/j.jtemb.2014.03.001>
- Broughton, W. J., Hern, G., Blair, M. W., Beebe, S. E., Gepts, P., & Vanderleyden, J. (2003). Beans (*Phaseolus* spp .) – model food legumes, 55–128.
- Butare, L., Rao, I., Lepoivre, P., Cajiao, C. H., Polania, J., Cuasquer, J. B., & Beebe, S. E. (2012). Phenotypic evaluation of interspecific recombinant inbred lines (RILs) of *Phaseolus* species for aluminium resistance and shoot and root growth response to aluminium – toxic acid soil. *Euphytica*, (186), 715–730.
<http://doi.org/10.1007/s10681-011-0564-1>
- Chaves, N. F. (2015). *Caracterización fisiológica y agronómica de líneas de frijol con genes de Phaseolus vulgaris L., P. coccineus L.y P. acutifolius A. Gray por su tolerancia a alta temperatura*. Universidad Nacional de Colombia.
- Cuellar-Ortiz, S. M., De La Paz Arrieta-Montiel, M., Acosta-Gallegos, J. A., & Covarrubias, A. (2008). Relationship between carbohydrate partitioning and drought resistance in common bean. *Plant, Cell & Environment*, 31(10), 1399–409.
<http://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2008.01853.x>
- De Ron, M. A., Papa, R., Bitocchi, E., González, M. A., Debouck, G. D., Brick, A. M., ... Casquero, A. P. (2015). Grain Legumes. In M. A. De Ron (Ed.) (pp. 1–36). inbook, New York, NY: Springer New York. http://doi.org/10.1007/978-1-4939-2797-5_1
- Dickson, M. H., & Petzoldt, R. (1989). Heat tolerance and pod set in green beans. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 114(5).
- Dietze, M. C., Sala, A., Carbone, M. S., Czimczik, C. I., Mantooth, J. A., Richardson, A. D., & Vargas, R. (2014). Nonstructural Carbon in Woody Plants. *Annual Review of Plant Biology*, 65(1), 667–687. Retrieved from
<http://www.annualreviews.org/doi/abs/10.1146/annurev-arplant-050213-040054>

- Easterling, D. R., Horton, B., Jones, P. D., Peterson, T. C., Karl, T. R., Parker, D. E., ... Folland, C. K. (1997). Maximum and Minimum Temperature Trends for the Globe. *Science*, 277(5324), 364–367. Retrieved from <http://www.sciencemag.org/content/277/5324/364.full>
- Federici, C. T., Ehdaie, B., & Waines, J. G. (1990). Domesticated and Wild Tepary Bean: Field Performance with and without Drought-Stress. *Agronomy Journal*, 82, 896–900. JOUR. <http://doi.org/10.2134/agronj1990.00021962008200050010x>
- Fernández, F., Gepts, P., & López, M. (1985). Etapas de desarrollo en la planta de frijol. In F. Fernández, M. López, & A. Van Schoonhoven (Eds.), *Frijol: investigación y producción* (pp. 61–78). Cali, Colombia.
- Gepts, P., & Debouck, G. D. (1991). Origin, Domestication, and Evolution of Common Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). In A. van Schoonhoven & O. Voysest (Eds.), *Common beans: Research for crop improvement* (pp. 7–43). Wallingford, UK.: CAB International and CIAT.
- Giaveno, C., & Ferrero, J. (2003). Introduction of tropical maize genotypes to increase silage production in the central area of Santa Fe, Argentina. *Crop Breeding and Applied Biotechnology*, 3(2), 89–94. Retrieved from <http://www.sbmp.org.br/cbab/siscbab/uploads/c8128f42-9c4b-0b4f.pdf>
- Graham, R. D., Welch, R. M., Saunders, D. A., Ortiz-Monasterio, I., Bouis, H. E., Bonierbale, M., ... Twomlow, S. (2007). Nutritious Subsistence Food Systems. *Advances in Agronomy*.
- Gross, Y., & Kigel, J. (1994). Differential sensitivity to high temperature of stages in the reproductive development of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Field Crops Research*, 36(3), 201–212. [http://doi.org/10.1016/0378-4290\(94\)90112-0](http://doi.org/10.1016/0378-4290(94)90112-0)
- Hall, A. E. (1992). Breeding for Heat Tolerance. *Plant Breeding Reviews*, 10, 129–168. <http://doi.org/10.1002/9780470650011.ch5>
- Howeler, R. H. (1986). *Los suelos del Centro Internacional de Agricultura Tropical en Palmira, Colombia*.
- Iba, K. (2002). Acclimative response to temperature stress in higher plants: approaches of gene engineering for temperature tolerance. *Annual Review of Plant Biology*, 53, 225–45. <http://doi.org/10.1146/annurev.arplant.53.100201.160729>
- Ismail, A. M., & Hall, A. E. (1999). Reproductive-stage heat tolerance, leaf membrane thermostability and plant morphology in cowpea. *Crop Science*, 39, 1762–1768.
- Kami, J. A., & Gepts, P. (1994). Phaseolin nucleotide sequence diversity in *Phaseolus*. I. Intraspecific diversity in *Phaseolus vulgaris*. *Genome*, 37, 751–757.
- Kang, J. H., & Brink, G. E. (1995). White clover morphology and physiology in response to defoliation interval. *Crop Science*, 35(1), 264–269. Retrieved from <http://www.scopus.com/inward/record.url?eid=2-s2.0->

0029104181&partnerID=tZOtx3y1

- Klaedtke, S. M., Cajiao, C. H., Grajales, M., Polanía, J., Borrero, G., Guerrero, A., ... León, J. (2012). Photosynthate remobilization capacity from drought- adapted common bean (*Phaseolus vulgaris* L .) lines can improve yield potential of interspecific populations within the secondary gene pool. *Journal of Plant Breeding and Crop Science*, 4(4), 49–61. <http://doi.org/10.5897/JPBCS11.087>
- Ku, S. B., Edwards, G. E., & Smith, D. (1978). Photosynthesis and nonstructural carbohydrate concentration in leaf blades of *Panicum virgatum* as affected by night temperature. *Canadian Journal of Botany*, 56(1), 63–68. <http://doi.org/10.1139/b78-006>
- Kumar, A., Omae, H., Egawa, Y., Kashiwaba, K., & Shono, M. (2006). Adaptation to heat and drought stresses in snap bean (*Phaseolus vulgaris*) during the reproductive stage of development. *Japan Agricultural Research Quarterly*, 40(December 2005), 213–216.
- Law, R. D., & Crafts-Brandner, S. J. (1999). Inhibition and Acclimation of Photosynthesis to Heat Stress Is Closely Correlated with Activation of Ribulose-1,5-Bisphosphate Carboxylase/Oxygenase. *Plant Physiology*, 120(1), 173–182. <http://doi.org/10.1104/pp.120.1.173>
- Li, N., He, N., Yu, G., Wang, Q., & Sun, J. (2016). Leaf non-structural carbohydrates regulated by plant functional groups and climate: Evidences from a tropical to cold-temperate forest transect. *Ecological Indicators*, 62, 22–31. <http://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.11.017>
- Lobell, D. B., Burke, M. B., Tebaldi, C., Mastrandrea, M. D., Falcon, W. P., & Naylor, R. L. (2008). Prioritizing climate change adaptation needs for food security in 2030. *Science (New York, N.Y.)*, 319(5863), 607–610.
- Long, S. P., & Ort, D. R. (2010). More than taking the heat: Crops and global change. *Current Opinion in Plant Biology*, 13(3), 241–248. Retrieved from <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1369526610000518>
- Matsuda, R., Ozawa, N., & Fujiwara, K. (2014). Leaf photosynthesis, plant growth, and carbohydrate accumulation of tomato under different photoperiods and diurnal temperature differences. *Scientia Horticulturae*, 170, 150–158. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2014.03.014>
- Medina, V. (2016). *Drought physiology of beans: dissection of drought response mechanisms in soybean (Glycine max), tepary (Phaseolus acutifolius), lima (P. lunatus) and common bean (P. 3 vulgaris)*. Universidad de California, Davis.
- Mejia-Jimenez, A., Muñoz, C., Jacobsen, H. J., Roca, W., & Singh, S. P. (1994). Interspecific hybridization between common and tepary beans: increased hybrid embryo growth, fertility, and efficiency of hybridization through recurrent and congruity backcrossing. *Theoretical and Applied Genetics*, 88, 324–331.
- Mlchiels, J., Verreth, C., & Vanderleyden, J. (1994). Effects of temperature stress on

- Bean-nodulating Rhizobium Strains. *Applied and Environmental Microbiology* 1, 60(4), 1206–1212.
- Morton, J. F. (2007). The impact of climate change on smallholder and subsistence agriculture. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 104(50), 19680–19685.
- Muñoz, L. C., Blair, M. W., Duque, M. C., Tohme, J., & Roca, W. (2004). Introgression in common bean x tepary bean interspecific congruity-backcross lines as measured by AFLP markers. *Crop Science*, 44(2), 637–645.
- Nielsen, C. L., & Hall, A. E. (1985). Responses of cowpea (*Vigna unguiculata* (L.) Walp.) in the field to high night air temperature during flowering. II. Plant responses. *Field Crops Research*, 10(C), 181–196. [http://doi.org/10.1016/0378-4290\(85\)90025-5](http://doi.org/10.1016/0378-4290(85)90025-5)
- Nigam, S. N., & Aruna, R. (2008). Stability of soil plant analytical development (SPAD) chlorophyll meter reading (SCMR) and specific leaf area (SLA) and their association across varying soil moisture stress conditions in groundnut (*Arachis hypogaea* L.). *Euphytica*, 160(1), 111–117. article. <http://doi.org/10.1007/s10681-007-9581-5>
- Omae, H., Kumar, A., Kashiwaba, K., & Shono, M. (2006). Influence of High Temperature on Morphological Characters, Biomass Allocation, and Yield Components in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, 9(3), 200–205. <http://doi.org/10.1626/pps.9.200>
- Omae, H., Kumar, A., Kashiwaba, K., & Shono, M. (2007). Influence of Temperature Shift after Flowering on Dry Matter Partitioning in Two Cultivars of Snap Bean (*Phaseolus vulgaris*) that Differ in Heat Tolerance. *Plant Production Science*, 10(1), 14–19. <http://doi.org/10.1626/pps.10.14>
- Omae, H., Kumar, A., & Shono, M. (2012). Adaptation to high temperature and water deficit in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) during the reproductive period. *Journal of Botany*, Article-803413. <http://doi.org/10.1155/2012/803413>
- Omae, H., Okinawa, J., & Station, S. (2005). Influence of Level and Duration of High Temperature Treatments Plant Water Status in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.) Snap bean (*Phaseolus vulgaris* L.) was introduced in the subtropical islands of Okinawa, Japan, to supply green vegetables througho. *Japanese Journal of Tropical Agriculture*, 49(3), 238–242.
- Polanía, J. A. (2011). *Identificación de características morfofisiológicas asociadas a la adaptación a sequía para ser usadas como criterios de selección en mejoramiento de frijol común Phaseolus vulgaris L.* Universidad Nacional de Colombia.
- Polanía, J. A., Rao, I. M., & Beebe, S. (2009). Desarrollo y distribución de raíces bajo estrés por sequía en frijol común (*Phaseolus vulgaris* L.) en un sistema de tubos con suelo. *Agronomía Colombiana*, 27(1), 25–32.
- Polanía, J. A., Rao, I. M., Mejía, S., Beebe, S. E., & Cajiao, C. H. (2012). Morpho-physiological characteristics of common bean (*Phaseolus vulgaris* L.) related to

- drought adaptation. *Acta Agronómica*.
- Porch, T. G. (2006). Application of stress indices for heat tolerance screening of common bean. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 192(5), 390–394.
- Porch, T. G., Beaver, J., Debouck, D., Jackson, S., Kelly, J., & Dempewolf, H. (2013). Use of Wild Relatives and Closely Related Species to Adapt Common Bean to Climate Change. *Agronomy*, 3(2), 433–461. <http://doi.org/10.3390/agronomy3020433>
- Porch, T. G., & Hall, A. E. (2013). Heat Tolerance. In C. Kole (Ed.), *Genomics and Breeding for Climate-Resilient Crops* (Vol. 2, pp. 167–202). Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. <http://doi.org/10.1007/978-3-642-37048-9>
- Porch, T. G., & Jahn, M. (2001). Effects of high-temperature stress on microsporogenesis in heat-sensitive and heat-tolerant genotypes of *Phaseolus vulgaris*. *Plant, Cell and Environment*, 24(7), 723–731. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2001.00716.x>
- Porter, J. R. (2005). Rising temperatures are likely to reduce crop yields. *Nature*, 436(7048), 174. Retrieved from <http://www.nature.com/nature/journal/v436/n7048/full/436174b.html>
- Prasad, P. V., Boote, K. J., Allen, L. H., Sheehy, J. E., & Thomas, J. M. G. (2006). Species, ecotype and cultivar differences in spikelet fertility and harvest index of rice in response to high temperature stress. *Field Crops Research*, 95(2–3), 398–411. <http://doi.org/10.1016/j.fcr.2005.04.008>
- Prasad, P. V., Boote, K. J., Allen Jr., L. H. A., & Thomas, J. M. G. (2002). Effects of elevated temperature and carbon dioxide on seed-set and yield of kidney bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Global Change Biology*, 8, 710–721. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2002.00508.x>
- Prasad, P. V., Boote, K. J., Vu, J. C. V., & Allen, L. H. (2004). The carbohydrate metabolism enzymes sucrose-P synthase and ADG-pyrophosphorylase in phaseolus bean leaves are up-regulated at elevated growth carbon dioxide and temperature. *Plant Science*, 166(6), 1565–1573. <http://doi.org/10.1016/j.plantsci.2004.02.009>
- Rainey, K. M., & Griffiths, P. D. (2005a). Differential Response of Common Bean Genotypes to High Temperature. *Journal of American Society for Horticultural Science*, 130(1), 18–23.
- Rainey, K. M., & Griffiths, P. D. (2005b). Evaluation of *Phaseolus acutifolius* A. Gray plant introductions under high temperatures in a controlled environment. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 52(Singh 2001), 117–120.
- Rainey, K. M., & Griffiths, P. D. (2005c). Inheritance of Heat Tolerance during Reproductive Development in Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Journal of American Society for Horticultural Science*, 130(5), 700–706.
- Rao, I. M. (2001). Role of Physiology in Improving Crop Adaptation to Abiotic Stresses in

- the Tropics. In *Handbook of Plant and Crop Physiology*. CHAP, CRC Press.
<http://doi.org/doi:10.1201/9780203908426.ch29>
- Rao, I. M. (2014). Advances in Improving Adaptation of Common bean and Brachiaria Forage Grasses to Abiotic Stresses in the Tropics. In *Handbook of Plant and Crop Physiology* (pp. 847–890). <http://doi.org/10.1201/b16675-49>
- Rao, I. M., Beebe, S. E., Polanía, J., Ricaurte, J., Cajiao, C. H., Garcia, R., & Rivera, M. (2013). CAN TEPARY BEAN BE A MODEL FOR IMPROVEMENT OF DROUGHT RESISTANCE. *African Crop Science*, 21(4), 265–281.
- Read, J. J., Morgan, J. a, Chatterton, N. J., & Harrison, P. a. (1997). Gas Exchange and Carbohydrate and Nitrogen Concentrations in Leaves of *Paspopyrum smithii* (C3) and *Bouteloua gracilis* (C4) at Different Carbon Dioxide Concentrations and Temperatures. *Annals of Botany*, 79(2), 197–206.
<http://doi.org/10.1006/anbo.1996.0331>
- Reddy, K. R., Robana, R. R., Hodges, H. F., Liu, X. J., & McKinion, J. M. (1998). Interactions of CO₂ enrichment and temperature on cotton growth and leaf characteristics. *Environmental and Experimental Botany*, 39(2), 117–129.
[http://doi.org/10.1016/S0098-8472\(97\)00028-2](http://doi.org/10.1016/S0098-8472(97)00028-2)
- Rippke, U., Ramirez-Villegas, J., Jarvis, A., Vermeulen, S. J., Parker, L., Mer, F., ... Howden, M. (2016). Timescales of transformational climate change adaptation in sub-Saharan African agriculture. *Nature Climate Change*, advance on(6), 605–609. Retrieved from
<http://www.nature.com/doi/10.1038/nclimate2947>
<http://www.nature.com/nclimate/journal/vaop/ncurrent/full/nclimate2947.html>
<http://www.nature.com/nclimate/journal/vaop/ncurrent/pdf/nclimate2947.pdf>
- Ristic, Z., Bukovnik, U., & Prasad, P. V. (2007). Correlation between heat stability of thylakoid membranes and loss of chlorophyll in winter wheat under heat stress. *Crop Science*, 47(5), 2067–2073. <http://doi.org/10.2135/cropsci2006.10.0674>
- Rosas, J. C., Beaver, J. S., Escoto, D., Pérez, C. A., Llano, A., Hernández-Salazar, J. C., & Araya-Villalobos, R. (2004). Registration of “Amadeus 77” small red common bean. *Crop Science (USA)*, 44, 1867–1868.
- Rosas, J. C., Castro, A., Beaver, J. S., Perez, C., Morales, A., & Lepiz, R. (2000). Mejoramiento genético para la tolerancia a altas temperaturas y resistencia a Mosaico Dorado en Frijol comun. *Agronomía Mesoamerica*, 11(1), 1–10.
- Rowland-Bamford, A. J., Baker, J. T., Allen, L. H., & Bowes, G. (1996). Interactions of CO₂ enrichment and temperature on carbohydrate accumulation and partitioning in rice. *Environmental and Experimental Botany*, 36(1), 111–124.
[http://doi.org/10.1016/0098-8472\(95\)00025-9](http://doi.org/10.1016/0098-8472(95)00025-9)
- Salvucci, M. E., & Crafts-Brandner, S. J. (2004). Mechanism for deactivation of Rubisco under moderate heat stress. *Physiologia Plantarum*, 122(4), 513–519.
<http://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2004.00419.x>

- Saripalli, G., & Gupta, P. K. (2015). AGPase: its role in crop productivity with emphasis on heat tolerance in cereals. *Theoretical and Applied Genetics*, 128(10), 1893–1916. <http://doi.org/10.1007/s00122-015-2565-2>
- Schwacke, R., Grallath, S., Breikreuz, K. E., Stransky, E., Stransky, H., Frommer, W. B., & Rentsch, D. (1999). LeProT1, a transporter for proline, glycine betaine, and gamma-amino butyric acid in tomato pollen. *The Plant Cell*, 11(3), 377–392.
- Shonnard, G. C., & Gepts, P. (1994). Genetics of Heat Tolerance during Reproductive Development in Common Bean. *Crop Science*, 34, 1168–1175.
- Siddiqui, M. H., Al-Khaishany, M. Y., Al-Qutami, M. a., Al-Wahaibi, M. H., Grover, A., Ali, H. M., & Al-Wahibi, M. S. (2015). Morphological and physiological characterization of different genotypes of faba bean under heat stress. *Saudi Journal of Biological Sciences*. <http://doi.org/10.1016/j.sjbs.2015.06.002>
- Singh, S. P. (2001). Broadening the genetic base of common bean cultivars: A review. *Crop Science*.
- Singh, S. P., Gepts, P., Gutierrez, J., Molina, A., & Urrea, C. (1991). Genetic diversity in cultivated common bean. II. Marker-based analysis of morphological and agronomic traits. *Crop Science (USA)*, 31, 23–29.
- Sinsawat, V., Leipner, J., Stamp, P., & Fracheboud, Y. (2004). Effect of heat stress on the photosynthetic apparatus in maize (*Zea mays* L.) grown at control or high temperature. *Environmental and Experimental Botany*, 52(2), 123–129. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2004.01.010>
- Suzuki, K., Tsukaguchi, T., Takeda, H., & Egawa, Y. (2001). Decrease of Pollen Stainability of Green Bean at High Temperatures and Relationship to Heat Tolerance, 126(5), 571–574.
- Tahir, I. S. A., & Nakata, N. (2005). Remobilization of nitrogen and carbohydrate from stems of bread wheat in response to heat stress during grain filling. *Journal of Agronomy and Crop Science*, 191(2), 106–115.
- Taiz, L., & Zeiger, E. (2006). *Plant Physiology. Annals of Botany* (Vol. 132). <http://doi.org/10.1104/pp.900074>
- Tanaka, A., & Fujita, K. (1973). GROWTH , PHOTOSYNTHESIS AND YIELD COMPONENTS IN RELATION TO GRAIN YIELD OF THE FIELD BEAN. *Journal of Faculty of Agriculture Faculty of Agriculture*, 59(2), 145–238.
- Tjoelker, M. G., Reich, P. B., & Oleksyn, J. (1999). Changes in leaf nitrogen and carbohydrates underlie temperature and CO₂ acclimation of dark respiration in five boreal tree species. *Plant, Cell and Environment*, 22(7), 767–778. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3040.1999.00435.x>
- Tofiño, A. A., Mauricio, H., & Hernán, R. Y. (2006). Artículo Científico Autores: Adriana Tofiño¹, Hernán Mauricio Romero² Y Hernán Ceballos³ Efecto Del Estrés Abiótico Sobre La Síntesis Y Degradación De Almidón Effect Of Abiotic Stress On Starch

Synthesis And Degradation.

- Tohme, J., González, D., Beebe, S. E., & Duque, M. C. (1996). AFLP analysis of gene pools of a wild bean core collection. *Crop Science (USA)*, *36*, 1375–1384.
- Tsukaguchi, T., Kawamitsu, Y., Takeda, H., Suzuki, K., & Egawa, Y. (2003). Water Status of Flower Buds and Leaves as Affected by High Temperature in Heat-Tolerant and Heat-Sensitive Cultivars of Snap Bean (*Phaseolus vulgaris* L.). *Plant Production Science*, *6*(1), 24–27. <http://doi.org/10.1626/ppp.6.24>
- Van Schoonhoven, A., & Voysest, O. (Eds.). (1991). *Common Beans: Research for Crop Improvement*. Wallingford, UK.: CAB International and CIAT.
- Wahid, A. (2007). Physiological implications of metabolite biosynthesis for net assimilation and heat-stress tolerance of sugarcane (*Saccharum officinarum*) sprouts. *Journal of Plant Research*, *120*(2), 219–228.
- Wahid, A., Gelani, S., Ashraf, M., & Foolad, M. (2007). Heat tolerance in plants: An overview. *Environmental and Experimental Botany*, *61*(3), 199–223. <http://doi.org/10.1016/j.envexpbot.2007.05.011>
- Wentworth, M., Murchie, E. H., Gray, J. E., Villegas, D., Pastenes, C., Pinto, M., & Horton, P. (2006). Differential adaptation of two varieties of common bean to abiotic stress II. Acclimation of photosynthesis. *Journal of Experimental Botany*, *57*(3), 699–709. <http://doi.org/10.1093/jxb/erj061>
- Williams, R. S., Lincoln, D. E., & Norby, R. J. (2003). Development of gypsy moth larvae feeding on red maple saplings at elevated CO₂ and temperature. *Oecologia*, *137*(1), 114–122. <http://doi.org/10.1007/s00442-003-1327-z>
- Williams, R. S., Norby, R. J., & Lincoln, D. E. (2000). Effects of elevated CO₂ and temperature-grown red and sugar maple on gypsy moth performance. *Global Change Biology*, *6*(6), 685–695. <http://doi.org/10.1046/j.1365-2486.2000.00343.x>
- Yamada, M., Hidaka, T., & Fukamachi, H. (1996). Heat tolerance in leaves of tropical fruit crops as measured by chlorophyll fluorescence. *Scientia Horticulturae*, *67*(1–2), 39–48. [http://doi.org/10.1016/S0304-4238\(96\)00931-4](http://doi.org/10.1016/S0304-4238(96)00931-4)

