

CONCEPTOS BASICOS EN LA FISIOLOGIA DEL FRIJOL

José Restrepo M. I.A.  
Douglas R. Laing, Fisiólogo

INTRODUCCION

El objetivo de esta unidad es el de aportar algunas definiciones básicas de fisiología, haciendo énfasis en la fisiología del cultivo del frijol.

El estudio de los procesos de una planta considerando toda su estructura se llama Fisiología, pero cada proceso está regulado finalmente por genes que componen la estructura básica biológica de todo organismo, el estudio de estos genes y de como se transmiten de generación en generación se llama Genética. La Fisiología entonces no se puede separar de la genética y ambas están ligadas íntimamente con factores del medio ambiente como luz, temperatura, suelo, etc.; factores que de una u otra forma están gobernando la expresión de los genes que componen la estructura básica de la planta.

1. Fisiología

Las plantas germinan, crecen, se desarrollan, maduran se reproducen y mueren. La Fisiología de las plantas es el estudio de estos procesos, de cómo y por qué cada planta va alcanzando cada una de estas fases.

La fisiología es el estudio de la organización y operación de los procesos en la planta que guían su desarrollo y conducta.

Cada planta es producto de su información genética modificada por su medio ambiente y cada parte u órgano de una planta es modificado por el estado fisiológico o medio ambiente interno de la planta del cual ese órgano es una parte. La fisiología de la planta tiene que ver por sí misma con el interjuego de todos estos factores en la vida de la planta.

## 2. Fisiología de los cultivos

Los mejoradores modernos están deseosos de aplicar todos los conocimientos sobre genética fisiológica con el objeto de alcanzar sus objetivos lo más rápido posible y desarrollar variedades que tengan una capacidad fisiológica adecuada para producir superiores rendimientos biológicos de acuerdo a un modelo o arquetipo de planta.

En los últimos años los cultivos básicos de monocotiledoneas (maíz, trigo, arroz) han alcanzado altos rendimientos, debido a que se obtuvieron variedades de alto potencial de rendimiento teniendo como guía la estructura básica de la planta. Por ejemplo, en las variedades de arroz obtenidas por el IRRI en Filipinas, se modificaron algunas caracte-rís-

ticas morfológicas de la planta como fueron el acortamiento drástico del tallo para reducir el acame y la posición de las hojas en el tallo de tal manera que pudieran aprovechar mejor la luz.

### 3. Medio ambiente

El desarrollo y crecimiento de las plantas depende primero de su constitución genética y segundo del ambiente.

El medio ambiente en su más amplio sentido incluye tanto los factores del suelo como los factores climáticos. Sin restarle importancia al factor suelo, nos referimos en esta charla especialmente a los factores que tienen que ver con el proceso de la fotosíntesis haciendo la aclaración de que el estudio del medio ambiente de la planta es muy amplio, no por que existan muchísimos factores, sino porque cada factor por separado está sujeto a un número infinito de variaciones cuantitativas y porque existe una acción recíproca constante entre todos los factores.

### 4. Fotosíntesis

Básicamente la fotosíntesis es la absorción de la ener

gía de la luz y su conversión a un potencial químico estable. Comprende un proceso de tres fases:

1. La absorción de luz y retención de la energía de la luz
2. Conversión de energía de la luz a potencial químico
3. Estabilización y almacenamiento del potencial químico.

Quando un quantum de luz golpea y es absorbido por una molécula de clorofila en la planta, la molécula se excita y un electrón es elevado a un nivel de energía más alto. Sin embargo, en vez de retornar a su estado inicial inmediatamente con la pérdida de toda la energía absorbida como calor, el electrón es mantenido a un nivel de energía alto a través de la síntesis de un enlace químico. Esto resulta en la reducción química de algún compuesto receptor apropiado y la energía que atrajo la molécula de clorofila ha sido convertida dentro de un potencial químico (dentro de un enlace químico). El enlace inicial que se forma puede ser bastante inestable; no obstante por una serie de transformaciones químicas es estabilizado de tal forma que la energía es almacenada y puede después ser liberada en las reacciones de respiración.

## 5. Factores que afectan la fotosíntesis.

### 5-1 Luz

Como puede esperarse de un proceso dependiente de la luz, la intensidad de luz afecta directamente la tasa de fotosíntesis.

La intensidad de luz muy alta puede ser dañina a las plantas, la solarización es la fotodestrucción de la clorofila por iluminación excesiva. Las plantas de sombra son más susceptibles a la solarización que las plantas de sol.

## 5-2 Dióxido de carbono

Bajo condiciones de campo, la concentración de dióxido de carbono frecuentemente es el factor limitante en la fotosíntesis. La concentración de  $\text{CO}_2$  en la atmósfera es de aproximadamente 330 ppm, la cual está muy por debajo de la saturación del dióxido de carbono para la mayoría de las plantas. Algunas no se saturan hasta que se haya alcanzado una concentración de 10 a 100 veces esto.

Se ha sugerido que la concentración de dióxido de carbono en una alta densidad de plantas puede reducirse a casi la mitad de lo normal, que es suficientemente bajo para restringir la fotosíntesis seriamente en muchas plantas. Aquellas plantas que tienen una compensación nula (eso es, aquellas que faltan de fotorespiración) tienden a absorber dióxido de carbono muy eficientemente a concentraciones bajas de dióxido de carbono y por lo tanto no sufren tanto de los efectos de concentraciones reducidas de dióxido de carbono.

## 5-3 Oxígeno

La fotosíntesis normal se lleva a cabo en la atmósfera altamente oxidante de la tierra que contiene un 21% de oxígeno.

La naturaleza exacta de la inhibición causada por el oxígeno sobre la fotosíntesis no se conoce. El oxígeno pue-

de actuar como aceptor de electrones en el sistema de transporte de los citocromos, conectando los fotosistemas.

En plantas que carecen de fotorespiración, el oxígeno causa una ligera reducción de la fotosíntesis a muy altas concentraciones probablemente como resultado del daño del mecanismo de la fotosíntesis. En las plantas que fotorespiran, el oxígeno ejerce una inhibición competitiva con el  $\text{CO}_2$  a concentraciones desde 0 hasta 70%.

#### 5-4 Temperatura

Esencialmente aunque las reacciones luminosas no son muy afectadas por la temperatura, las reacciones ~~enzimáticas~~ e reacciones oscuras son fuertemente dependientes de la temperatura. A temperaturas por encima de los  $30^\circ\text{C}$ , la fotosíntesis puede incrementarse temporalmente, pero pronto declina a ratas mucho más bajas y se detiene a altas temperaturas.

El efecto de la concentración de  $\text{CO}_2$ , la temperatura y la luz sobre la fotosíntesis están todos interrelacionados en un mayor o menor grado y son dependientes de un número de características fisiológicas o anatómicas. Un ejemplo es la relación que existe entre fotoperiodismo y temperatura de la cual ~~hablaremos~~ hablaremos más adelante.

#### 5-5 Viento

El viento ocasionalmente es un factor en la fotosíntesis. Bajo condiciones de campo, el movimiento del aire lento o moderado puede influenciar considerablemente la fotosíntesis al reemplazar el aire lleno de  $\text{CO}_2$  a lo largo de la superficie de las hojas por aire fresco. Como resultado de esto, las medidas de campo de la capacidad fotosintética a menudo dan resultados más altos que las medidas de laboratorio en las cuales las hojas están en el aire esencialmente quieto.

#### 5-6 Agua

El agua junto con la luz tal vez son los factores que más influyen en la fotosíntesis. El agua está muy relacionado con el mecanismo de apertura y cierre de los estomas. Un estrés severo de agua puede dañar la maquinaria enzimática de la fotosíntesis.

### 6. Fotorespiración

Tejidos no fotosintéticos tal como el tejido conductivo y la epidermis de las hojas probablemente siguen respirando en la luz por el proceso normal de respiración en la oscuridad.

En un tiempo se pensó que la respiración de las células fotosintéticas se detenía en la luz, pero trabajos con isótopos radioactivos de  $\text{CO}_2$  y  $\text{O}_2$  han mostrado que la respiración puede ser muy alta en la luz puesto que los mismos gases están envueltos tanto en la fotosíntesis como en la respiración.

#### 6-1 Plantas eficientes o $\text{C}_4$

Se han encontrado que ciertas plantas que no tienen fotorespiración, no producen cantidades medibles de  $\text{CO}_2$  en la luz y pueden reducir la concentración de  $\text{CO}_2$  en una atmósfera cerrada a un punto de compensación de 5 ppm. El punto de compensación de  $\text{CO}_2$  es el nivel de  $\text{CO}_2$  al cual la fotosíntesis es igual a la respiración y no ocurre un intercambio neto de gas. Un ejemplo de estas plantas es el maíz, la caña de azúcar y muchas malezas, las cuales se conocen con el nombre de plantas  $\text{C}_4$  o eficientes.

Las enzimas de las especies  $\text{C}_4$  asimilan  $\text{CO}_2$  con mayor rapidez que las especies  $\text{C}_3$ . Parece que las enzimas se ligan al  $\text{CO}_2$  con gran afinidad y por esto las  $\text{C}_4$  necesitan dos o tres veces menos agua para la producción de un gramo de materia seca.

## 6-2 Plantas ineficientes o $C_3$

En las plantas que tienen fotorespiración, el punto de compensación varía con la luz, temperatura y otros factores, pero generalmente es alrededor de 20 a 60 ppm de  $CO_2$ . Estas plantas se conocen como ineficientes y se encuentran tanto en monocotiledóneas como en dicotiledóneas. Un ejemplo de plantas ineficientes es el frijol y en general muchas legumbres u hortalizas.

La traslocación de azúcares en las plantas  $C_4$  es cerca de dos veces más rápida que en las  $C_3$ . Algunos investigadores piensan que el sistema  $C_4$  está ligado para transportar el azúcar al floema más rápidamente sin disminuir la fijación de  $CO_2$ .

## 7. Fotoperíodo

La longitud del día es conocida como fotoperíodo y la respuesta de la planta a ese fotoperíodo fue publicado por Garner y Allard en 1969.

En sus trabajos, Garner y Allard clasificaron las plantas en tres grupos teniendo en cuenta la respuesta al fotoperíodo:

1. Plantas de días largos
2. Plantas de días cortos

### 3. Plantas de días neutros.

Las plantas de día largo presentaron floración solamente en aquellos días con más de 14 horas de luz. Las de días cortos florecen en días con menos de 10 horas luz y las neutrales pueden florecer bajo cualquier período de iluminación. Experimentos posteriores, sin embargo, demostraron un hecho sorprendente: si una planta requería un cierto número de horas luz para florecer, sometiéndola parcialmente durante el día a la oscuridad, su floración no se interfería; pero si se le proporcionaba luz durante la noche su floración sí era afectada.

La influencia de la cantidad de horas luz sobre el desarrollo de las plantas es a menudo modificado, y algunas veces inhibido por otros factores, particularmente por la temperatura. Muchas plantas no responden al fotoperíodo crítico a menos que sus requisitos térmicos no sean proporcionados. El fotoperiodismo es un factor importante en la distribución natural de las plantas. En general las plantas provenientes de latitudes bajas requieren para su floración días cortos mientras que las de altas latitudes necesitan días largos. Cuando estas pasan a latitudes bajas, generalmente no producen órganos reproductivos. En frijol existe gran variación en las diferentes líneas o cultivariedades por su respuesta al fotoperíodo. Las plantas de frijol a las cuales

se agrega luz en la noche y no se afectan en su floración, son denominadas insensibles al fotoperiodo. Por el contrario, a las que se agrega luz y su floración varía con respecto a la luz normal del día se les denomina sensibles. Cuando hablamos de afectar la floración, nos referimos a que se adelanta o retrasa la época o periodo de floración.

## 8. Adaptación

La habilidad de una variedad para rendir bien a través de un amplio rango de ambientes y sistemas de cultivos es importante en el sentido que facilita a los mejoradores de diferentes localidades el trabajo con esa variedad.

Para el frijol los componentes de adaptación más importantes son:

### a) Insensibilidad al fotoperiodo

La habilidad de una variedad para crecer en un amplio rango de latitudes sin un cambio marcado en el tiempo de sus etapas fenológicas de crecimiento (o sea, floración y madurez) se denomina insensibilidad al fotoperiodo.

### b) Estabilidad en el hábito de crecimiento

En el frijol se presenta un amplio rango de hábitos de crecimiento; muchas variedades que presentan un hábito

estable en alguna región o localidad varían cuando son llevados a otras regiones. Por ejemplo, algunas variedades de tipo arbustivo o de mata cambian a frijol trepador o voluble cuando son llevadas a otras regiones.

c) Insensibilidad de temperatura en la floración

Algunas variedades muestran un desarrollo anormal de flores y absición o aborto a temperaturas diferentes a su zona de adaptación. Esto es particularmente cierto cuando son sembrados a temperaturas mayores. Otro aspecto de la adaptación está relacionado con la sensibilidad de un rango diario mayor en la temperatura.

d) Tolerancia a la sequía

La habilidad que tiene una variedad para rendir relativamente bien en ambientes sub óptimos de agua, puede ser dividida en dos aspectos: 1) la habilidad para resistir a la absición de flores directamente o 2) la habilidad para escapar a deficits periódicos de agua al tener un período de floración largo.

e) Tolerancia al exceso de agua

Se define como la habilidad de una variedad para rendir relativamente bien bajo condiciones donde los niveles de agua del suelo son altos, debido a excesiva lluvia o mal drenaje o donde una precipitación fuerte puede causar daño en la raíz durante períodos de crecimiento especiales.

## 9. Hábitos de crecimiento en frijol

Las variedades de frijol pueden ser determinadas o indeterminadas de acuerdo a su hábito de crecimiento. La clasificación utilizada en CIAT comprende cuatro hábitos básicos de crecimiento.

- I Determinado: No posee guía y su tallo principal termina en un botón floral. Su mayor producción o número de vainas se concentra en las ramas.
- II Indeterminado: Presentan ramas erectas y guía corta, la mayoría de las vainas se presentan en el tallo principal
- III Indeterminado semitrepador: Presentan ramas postradas y guía más larga que el anterior pero no lo suficiente fuerte para enredar. La mayor parte de sus vainas se presentan en las ramas.
- IV Indeterminado trepador: Se diferencia de las anteriores porque posee una guía larga que enreda o trepa sobre un soporte. Su producción o número de vainas se concentra sobre el tallo principal

La diferencia entre las variedades de hábito de crecimiento determinado e indeterminado radica básicamente en que las variedades determinadas no producen más nudos al comenzar la etapa de floración y las variedades de hábito indeterminado continúan produciendo nudos después de haberse (iniciado, después de haberse) iniciado la etapa de floración.

## 10. Crecimiento y desarrollo

En fisiología los conceptos de crecimiento y desarrollo se definen por separado reservando el término crecimiento para denotar incremento o aumento de la planta en longitud o volumen. Generalmente el crecimiento es medido como incremento en volumen masa o peso (peso fresco o seco).

El desarrollo puede ser definido como un cambio ordenado hacia un más alto o complejo estado. En la planta el proceso en el cual toma lugar la diferenciación de tejidos reproductivos comenzando por la iniciación de la floración, apertura de flores, fertilización, desarrollo de la vaina y desarrollo del grano es el ejemplo más claro de lo que es desarrollo.

### 10-1 Etapas de crecimiento

En la mayoría de los cultivos es importante conocer las diferentes etapas de crecimiento para poder hacer evaluaciones de tipo agronómico o fisiológico. En frijol las más importantes son:

### 10-2 Emergencia

Número de días contabilizados desde la siembra (teniendo en cuenta el primer riego o lluvia efectiva) hasta que el

50% de las plantas en una sección definida del surco tienen los dos cotiledones arriba de la superficie del suelo.

#### 10-3 Aparición de la primera hoja trifoliada

Número de días contabilizados desde la siembra (teniendo en cuenta el primer riego o lluvia efectiva) hasta cuando por lo menos el 50% de las plantas en una sección definida del surco tienen enrollada la primera hoja trifoliada

#### 10-4 Floración

Número de días contabilizados desde la emergencia hasta cuando por lo menos el 50% de las plantas en la población tienen una flor por planta.

#### 10-5 Floración completa

Número de días contabilizados desde la emergencia hasta cuando el 50% de las plantas en la población tienen una floración significativa en cada planta.

#### 10-6 Comienzo de la formación de vainas

Número de días contabilizados desde la emergencia hasta cuando el 50% de las plantas en la población ha comenzado una elongación de la vaina mayor de 20 mm.

#### 10-7 Desarrollo del grano

Número de días contabilizados desde la emergencia hasta cuando el 50% de las plantas en la población se empieza a desarrollar el grano en la vaina.

#### 10-8 Madurez

Número de días contabilizados desde la emergencia hasta cuando el total de las vainas tienen una humedad adecuada para ser recolectados (generalmente 16%)

### 11. Componentes de rendimiento

Se considera componentes de rendimiento a los factores morfológicos y fisiológicos que directa o indirectamente intervienen en el rendimiento.

#### 11-1 Componentes morfológicos

En frijol, los componentes morfológicos más importantes son: número de ramas por planta, número de nudos por planta, número de vainas por planta, número de semillas por vaina, peso seco individual de tallos, ramas, vainas y semillas.

## 11-2 Componentes fisiológicos

Para Wallace et al (1972), los componentes fisiológicos son: área foliar por unidad de peso, intercambio neto de  $CO_2$  y eficiencia en la traslocación de fotosintatos. Considerando que el área foliar está proporcionada por el número y tamaño promedio de hojas, Watson establece que el tamaño y duración del área foliar son los factores fisiológicos más importantes del rendimiento.

## 11-3 Area foliar

Se determina midiendo el área total de las hojas de una submuestra (generalmente dos plantas) utilizando un integrador de área. Una vez determinado el área, las hojas se secan en una estufa a  $70^\circ C$ , luego se saca una relación o constante de área foliar de la siguiente manera:

$$K = \frac{A}{P}$$

A = area total de las hojas de 2 plantas

P = peso seco total de las hojas

Para calcular el índice de área foliar se **multiplica por el peso** seco total de la muestra (hojas secas de 25-30 plantas/ $m^2$ ). por la constante obtenida (K)

#### 11-4 Duración del área foliar

La duración del área foliar (DAF) es importante en la determinación del rendimiento, y depende principalmente de los factores climáticos.

En frijol, Mortojos y Magalhaes (1971) indican que existe una relación positiva entre rendimiento en materia seca y DAF de floración a madurez fisiológica.

El estado nutricional de la planta se considera como el principal factor que determina el DAF. En casos de deficiencias, sobre todo de nitrógeno y potasio, estos sufren una traslocación hacia las hojas jóvenes principalmente.

#### 12. Análisis de crecimiento simplificado

### 12-1 Rendimiento biológico

Se considera como el peso seco total de las diferentes partes de la planta y se expresa en  $\text{gr/m}^2$

### 12-2 Rendimiento económico

Es dado por el peso de la semilla obtenida al momento de cosecharse y es expresado en ton/ha. En frijol se toma como base que la semilla tenga 14% de humedad.

### 12-3 Análisis de crecimiento

Debido a lo difícil que es coleccionar todo el sistema radicular de una planta que crece normalmente en el suelo y con el objeto de conocer todo el rendimiento biológico para obtener el coeficiente de efectividad o "índice de cosecha", varios investigadores han aceptado usar el procedimiento simplificado para el análisis de crecimiento. De esta manera se piensa que estos datos puedan servir como un índice para comparar, bajo las mismas condiciones, un elevado número de líneas o variedades en forma preliminar y luego ir seleccionando el material más promisorio poder realizar otro tipo de estudios más detallados.

La mayoría de las selecciones de plantas, realizadas en diferentes lugares y tiempos, se han hecho considerando

mayormente la producción económica o rendimiento útil final; lo cual considera solamente uno de los productos finales y no el rendimiento biológico total. Con el método propuesto, se puede reunir información del mismo material repetido en varias ocasiones y lugares facilitando muchos tipos de estudio y comparando la respuesta del material bajo diferentes condiciones.

Los datos que se necesitan obtener para este estudio son:

1. Días a madurez fisiológica
2. Rendimiento biológico
3. Rendimiento económico

Con estos datos se pueden hacer los siguientes cálculos:

$$\text{Índice de cosecha} = \frac{\text{Rendimiento económico}}{\text{Rendimiento biológico}} \times 100$$

$$\text{Rendimiento biológico} \times \text{día} = \frac{\text{Rendimiento biológico}}{\text{Días a madurez fisiológica}}$$

$$\text{Rendimiento económico} \times \text{día} = \frac{\text{Rendimiento económico}}{\text{Días a madurez fisiológica}}$$

El uso de estos índices es bien conocido, y de esta manera se pueden fácilmente identificar genotipos superiores o con potencial genético para altos rendimientos.

### 13. Absición

En frijol como en otras plantas, el rendimiento está

afectado severamente por la caída tanto de flores y yemas florales como de los frutos antes de completar su desarrollo (fruto es el ovario desarrollado con todo su contenido). El fenómeno de la caída de flores o abscisión es un factor importante en el rendimiento. En Phaseolus vulgaris se ha verificado que bajo condiciones óptimas de crecimiento y desarrollo, la caída de órganos reproductivos alcanza un promedio del 75%.

Se considera que la planta produce más flores que las que puede llevar hasta su total desarrollo. Por lo tanto, es importante conocer en detalle en que parte de la planta es que se presenta mayor porcentaje de abortos para tratar de explicarse dicho fenómeno.

### 13-1 Mapas de plantas

Una guía que se usa en frijol para averiguar en que parte de la planta se presenta mayor número de abortos, son los mapas de planta, los cuales se elaboran de la siguiente manera: Se escoge una muestra representativa de cada variedad (generalmente ocho plantas) las cuales son marcadas en el campo y se registra un mapa para cada planta. El mapa se elabora en base a la distribución de los nudos del tallo principal y de las ramas. En cada nudo se anota la fecha en la

cual aparece la flor, de la misma manera la fecha en la cual la flor aborta o de lo contrario la fecha en que se forma la vaina y por último la fecha si la vaina aborta o llega a conservarse como tal.

El porcentaje de abscisión se calcula de la siguiente manera:

$$\text{Vainas } < 3 \text{ cm } \% \text{ abscisión} = \frac{\text{No. vainas abortadas } < 3 \text{ cm}}{\text{No. flores abiertas}}$$

$$\text{Vainas } > 3 \text{ cm } \% \text{ abscisión} = \frac{\text{No. vainas abortadas } > 3 \text{ cm}}{\text{No. flores abiertas}}$$

#### 14. Idiotipo de planta

En frijol, al igual que en otros cultivos como arroz y trigo, se ha visto la necesidad de seleccionar uno o más modelos de planta con el fin de darle orientación al fitomejorador en la selección de progenitores de alto potencial de rendimiento.

Este enfoque involucra los siguientes pasos:

a) identificación de los componentes morfológicos y fisiológicos relacionados con el rendimiento para los cuales exista variación genética.

b) Mediante la experiencia directa o realizando experimentos se alcanza una comprensión de las funciones que la planta de-

be ejecutar en uno o más ambientes preseleccionados y con base en esa comprensión se formulan uno o más modelos de planta-tipo factibles de lograr

c) Construir ideotipos factibles por medio de procesos de fitomejoramiento apropiados.

d) Probar estos ideotipos en los medios apropiados comparándolos con variedades normales.

e) Después de probarlos, evaluar de nuevo los modelos para determinar si es necesario efectuar algunos ajustes en componentes particulares para alcanzar un mejor comportamiento.

Es bastante improbable que un ideotipo dado sea ideal para muchos ambientes. Por ejemplo, en la costa peruana encontramos dos medios ambientales que seguramente requieren ideotipos diferentes: la estación corta (verano), de temperaturas más elevadas y alta intensidad lumínica, y la estación larga (invierno) con temperaturas más bajas e intensidad lumínica menor. El tipo apropiado para un monocultivo altamente mecanizado y tecnológicamente avanzado seguramente necesitará cambios significativos en sus componentes para convertirlo en un tipo adecuado para el cultivo asociado con maíz, en las pequeñas fincas de terrenos quebrados en Brasil, Guatemala y Colombia.

Teniendo en cuenta lo anterior, en CIAT se han propuesto tres ideotipos para el cultivo del frijol:

- 1) Un ideotipo adaptado a un amplio rango de ambientes y con alto potencial de rendimiento cuando se suministra un nivel razonable de insumos para sistemas de producción de tipo comercial.
- 2) Un ideotipo adaptado a períodos de crecimiento muy cortos donde la precipitación es a veces limitante hacia el final de la época de crecimiento o donde un período corto entre otros cultivos puede ser utilizadoa efectivamente con un cultivo de frijol de corta época.
- 3) Un ideotipo adaptado a condiciones de precipitación altamente variable donde la estabilidad de rendimiento es una alta prioridad, pero donde la respuesta del rendimiento a buenas condiciones de crecimiento puede esperarse.