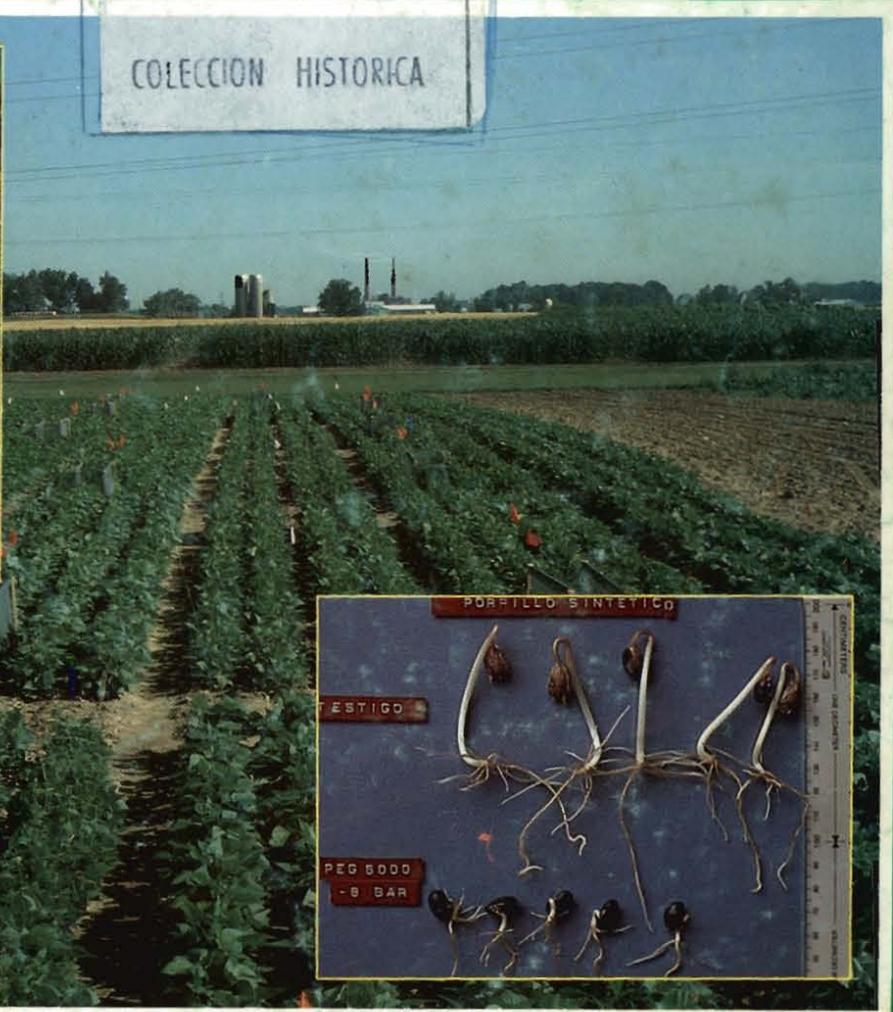


37683 Esp.

RED DE COOPERACION TECNICA EN PRODUCCION DE CULTIVOS ALIMENTICIOS

FRIJOL: Fisiología del Potencial del Rendimiento y la Tolerancia al Estrés.



Phaseolus vulgaris L.



RED DE COOPERACION TECNICA EN PRODUCCION DE CEREALOS ALIMENTICIOS



FRIJOL: Fisiología del Potencial del Rendimiento
y la Tolerancia al Estrés.



Jeffrey W. White
Centro Internacional de
Agricultura Tropical (CIAT)

Juan Izquierdo
Oficina Regional de la FAO para
América Latina y el Caribe (RLAC)

Santiago, Chile
Oficina Regional de la FAO para América Latina
y el Caribe

1989

PED. EXTERIOR

Las denominaciones empleadas en esta publicación y la forma en que aparecen presentados los datos que contiene no implican de parte de la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación, juicio alguno sobre la condición jurídica de países, territorios, ciudades o zonas, o de sus autoridades, ni respecto de la delimitación de sus fronteras o límites.

Prólogo

Este documento fue preparado originalmente en inglés por los señores Jeffrey M. White, Ph.D., Fisiólogo Vegetal, Programa Frijol, Centro Internacional de Agricultura Tropical (CIAT), Apartado Aéreo 6713, Cali, Colombia, y Juan Izquierdo, Ph.D., Fisiólogo de Cultivos, Oficial Regional de Producción Vegetal, Oficina Regional de la FAO para América Latina y el Caribe (RLAC), casilla 10095, Santiago, Chile, como un capítulo del libro titulado Producción y Mejoramiento de Frijol de los Trópicos el cual será publicado por CIAT. Extensas demoras en la preparación de los otros capítulos han limitado hasta el momento la edición e impresión del libro.

Con la finalidad de hacer disponible la información a investigadores y extensionistas que trabajan en este cultivo y que participan en la Red de Cooperación Técnica en Producción de Cultivos Alimenticios de FAO/RLAC y a los cooperadores del Programa de Investigación del Frijol del CIAT, fue decidido publicar en español e inglés el capítulo como un documento conjunto entre CIAT y FAO. La edición en español fue preparada por J. Izquierdo. Se agradece a la Ing. Ag. Rebeca Sinay la colaboración en la preparación del texto para impresión.

A la fecha, julio de 1989, se espera que el libro, ahora titulado Common Bean: Research for Crop Improvement esté disponible en 1990.

CONTENIDO

	Página
I. <u>INTRODUCCION</u>	1
II. <u>PROCESOS FISIOLOGICOS BASICOS</u>	3
A. Procesos del crecimiento	3
1. Fotosíntesis	3
2. Respiración	5
3. Metabolismo del nitrógeno	7
B. Procesos del desarrollo	8
1. Germinación	8
2. Crecimiento vegetativo	9
3. Crecimiento reproductivo	13
4. Senescencia y abscisión	16
III. <u>PROCESOS FISIOLOGICOS INTEGRADOS</u>	19
1. Partición de carbohidratos y de nitrógeno	19
2. El modelo fuente-demanda	20
IV. <u>POTENCIAL DEL RENDIMIENTO</u>	23
A. Introducción	23
1. Estimación del potencial del rendimiento	23
B. Potencial de rendimiento vs. manejo agronómico del cultivo	25
C. Estrategias fisiológicas para aumentar el rendimiento	25
1. Limitaciones de la fuente de asimilados	26
- Longitud del periodo de crecimiento	26
- Fotosíntesis	27
- Respiración	28
- La utilización de la luz	28
2. Limitaciones de la demanda de fotoasimilados	30
- Aborto de flores, semillas y vainas	30
- Tasas de crecimiento de la vaina	35
- Índice de cosecha	35
3. Partición de fotoasimilados	38
4. Componentes del rendimiento	39
5. Estrategias integradas	40
6. Una nueva estrategia	41
7. Problemas especiales	42
- Cultivares con semilla de tamaño mediano a grande	42
- Precocidad o maduración temprana	45
8. Potencial de la biotecnología u otras estrategias en el futuro	48

	Página
V. <u>PRODUCTIVIDAD BAJO CONDICIONES DE ESTRES</u>	51
A. Sequía	51
1. Efectos de la sequía	53
- Respuestas rápidas	53
- Respuestas a las pocas horas	54
- Respuestas en periodos largos	55
- Respuestas a la sequía de otras leguminosas	57
2. Mecanismos de tolerancia a la sequía	57
- Escape a la sequía	58
- Tolerancia a la sequía con alto potencial de agua en la planta	59
- Tolerancia a la sequía con bajo potencial de agua en la planta	63
3. Tolerancia a la sequía a través de la adaptación a condiciones asociadas con la sequía	65
4. Conclusión	68
B. Excesos de agua en el suelo	68
C. Suelos salinos	69
D. Tolerancia generalizada al estrés ambiental: "rusticidad"	70
VI. <u>CONCLUSION</u>	75
REFERENCIAS	77

1. INTRODUCCION

El frijol común (Phaseolus vulgaris L.) tiene pobre reputación en términos de su potencial de rendimiento y su tolerancia a déficits fisiológicos ocasionados por la sequía, la inundación y los suelos salinos. Se considera prioritario aumentar la productividad de este cultivo en vista a su importancia agrícola y alta participación en la dieta de millones de habitantes de América Latina y el Caribe, como así también en otras regiones del mundo.

Mientras que la investigación agrícola progresa sin haber conseguido una brecha en las barreras que restringen el rendimiento del frijol, particularmente bajo condiciones de estrés¹, la productividad regional del cultivo disminuyó en los últimos cuarenta años. En Brasil, el principal país productor, la productividad en las regiones del nordeste es de 400 kg ha⁻¹. (Alves, 1987).²

Algunos programas de investigación han informado sobre rendimientos experimentales superiores a 5 ton ha⁻¹ en frijoles arbustivos, variabilidad genética para potencial de rendimiento y tolerancia al estrés han sido demostradas repetidamente. Sin embargo, estos resultados experimentales no han conducido a un aumento sustancial de la productividad del frijol como ha ocurrido en otros cultivos. Estudios fisiológicos del frijol y de otras leguminosas tales como la soja (Glycine max) y el caupi (Vigna unguiculata), han generado una masa de información útil para guiar el manejo agronómico y sugerir estrategias de mejoramiento varietal. Ciertamente, en la medida de que nuestro conocimiento aumenta, se obtendrán prácticas beneficiosas para la solución de los problemas que afectan al frijol.

Las variedades tradicionales de frijol no responden en general a los dos elementos de manejo agronómico que fueron recomendados por la revolución verde y que hicieron posible el obtener altos rendimientos en otros cultivos: alta densidad de plantación y fertilización. A pesar de esta importante limitante, las variedades tradicionales de frijol contienen sin embargo una abundante y valiosa variabilidad genética la cual es útil a los fitomejoradores en la búsqueda de resistencia a insectos, enfermedades u otras características asociadas con alto rendimiento. La aparición de nuevas variedades de frijol, apropiadas a las tecnologías de manejo de los pequeños productores en los países en desarrollo, es esencial en los próximos años. Dentro de este enfoque la biotecnología puede proveer al mejoramiento genético nuevas alternativas para alcanzar este objetivo. Sin embargo, la adaptación de estas futuras innovaciones a las prácticas de laboreo del pequeño productor y al contexto ecológico en las cuales ellas serían introducidas es primordial. El mejoramiento genético y la fisiología de cultivos deben converger en resultados expresados como nuevas variedades de frijol, más "rústicas" y adaptadas a condiciones marginales. Ellas podrían iniciar la esperada "nueva revolución" en este cultivo. Un claro entendimiento de los procesos y fenómenos fisiológicos que determinan y regulan la expresión del rendimiento es básico para esta nueva etapa.

¹ estrés: definido como situación de un individuo vivo, o de alguno de sus órganos, que por exigir de ellos un rendimiento muy superior al normal los pone en riesgo próximo de enfermar. Diccionario de la Lengua Española, XX Edición. Real Academia Española, 1984.

² Alves, E. 1987. Os desafios de extensao rural brasileira. Mimeograph. (Unpublished).

Debido a la diversidad y complejidad de los eventos fisiológicos que determinan el potencial de rendimiento, los autores han presentado tanto una visión descriptiva e integradora de los procesos fisiológicos del frijol. Dentro del capítulo, primero discuten los procesos fisiológicos básicos que determinan el rendimiento del cultivo para luego aplicar esta información a la fisiología del potencial de rendimiento y de la tolerancia a déficits ambientales. Muchos resultados no publicados obtenidos en recientes trabajos de investigación conducidos en América Latina fueron incluidos para ilustrar y enfatizar fenómenos fisiológicos que no han sido considerados en estudios previos.

Libros y revistas especializadas de fisiología contienen muchos estudios en el rol de los reguladores de crecimiento sobre las plantas de frijol, pero nosotros solamente nos referiremos a tal trabajo solo cuando existan evidencias de efectos procesos fisiológicos especiales. Aunque hay muchos factores desconocidos concernientes a los reguladores de crecimiento, su rol en general aparece ser de transmisión de una información reguladora de un tejido a otro. En relación a los problemas de crecimiento del cultivo, el estudio con reguladores de crecimiento son generalmente de un uso indirecto y esto ha sido expresado por Wit y Penning de Vries (1983); como "Un sistema hormonal es un sistema de comunicación". Dicho sistema debe ser analizado tanto en términos del "hardware" usado o en términos de propósito de los mensajes transferidos. En modelos dinámicos de crecimiento de cultivos el interés debería ser enfocado en este último factor, dado que considerando la existencia del "hardware", el sistema hormonal puede ser asumido como operativo.

Limitaciones de espacio dentro del capítulo impiden una revisión completa de la literatura sobre la fisiología del frijol. Recomendamos a los lectores interesados la búsqueda de información pertinente y complementaria en Graham (1987), Laing, Jones y Davis (1984), Tanaka y Fujita (1979), y Wallace (1985).

II. PROCESOS FISIOLÓGICOS BÁSICOS

Los procesos fisiológicos básicos de una planta pueden ser clasificados en eventos metabólicos, tales como la fotosíntesis y la respiración, y eventos morfogénicos. Los primeros tienen un efecto directo sobre el crecimiento y los segundos afectan el cambio en forma o desarrollo de la planta. Los dos grupos de procesos interactúan fuertemente y serán discutidos separadamente.

A. Procesos del crecimiento

El crecimiento puede ser medido de muchas formas (elongación de tallo, acumulación de número de nudos, expansión de la hoja, etc.), pero aquí hemos dado énfasis a los procesos los cuales afectan la acumulación de peso seco y su reparto dado que el rendimiento es la última expresión de tales procesos. La acumulación de materia seca en las plantas de frijol es la consecuencia directa del balance entre fotosíntesis, respiración y las pérdidas debidas a senescencia y abscisión. El reparto de fotosasimilados por otra parte, establece el equilibrio entre el crecimiento vegetativo y reproductivo integrado sobre el desarrollo del frijol, resultando en un producto final llamado rendimiento.

1. Fotosíntesis:

De igual forma que en otras leguminosas de grano, los frijoles tiene un mecanismo fotosintético C_3 . Las estimaciones de las tasas máximas de fotosíntesis en la hoja (TMF) a concentraciones ambientales de CO_2 varían entre $12 \text{ mg } CO_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ a $35 \text{ mg } CO_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ (Cuadro 1). Estimaciones recientes resultaron en valores relativamente altos que podrían presumiblemente reflejar una mejora en las técnicas de medición. Sin embargo los valores absolutos son inferiores a las tasas encontradas en soja, las cuales pueden alcanzar 45 a $60 \text{ mg } CO_2 \text{ dm}^{-2}$ (Shible *et. al.*, 1975).

Cuadro 1. Tasas máximas de fotosíntesis en la hoja medidas en condiciones de concentración de CO_2 cercanas a la normal del ambiente.

	Tasa Fotosintética	
	$\text{mg } CO_2 \text{ dm}^{-2} \text{ h}^{-1}$	$\text{g } CH_2O \text{ m}^{-2}$
Austin y MacLean, 1972a	24	1.6
Fraser y Bidwell, 1974	17	1.2
Gaastra, 1962	22	1.4
Hesketh y Moss, 1963	12	0.8
Izhar y Wallace, 1967	15	1.0
Louwerse y Zweerde, 1977	22	1.4
Kueneman <i>et. al.</i> , 1979	31	2.1
Tanaka y Fujita, 1979	35	2.3
Laing <i>et. al.</i> , 1984	34	2.2

TMF varía sustancialmente con la edad de la hoja y las condiciones ambientales. Las hojas aumentan su capacidad fotosintética a medida que ellas se expanden, mantienen un máximo por un periodo muy variable dependiendo de la variedad y de la posición de la hoja y finalmente declinan a

medida que la hoja senesce (Fraser y Bidwell, 1974). Esta declinación en TMF aparecería como resultante primario de una pérdida de la capacidad de fotosíntesis pero también relacionada con un aumento en la resistencia de los estomas (Davis y McCree, 1978). Tanaka y Fujita (1979) determinaron una correlación significativa y positiva entre el contenido de nitrógeno y TMF en hojas que habían pasado la edad en la cual se obtiene la máxima tasa de fotosíntesis. Esto sugiere que la pérdida de la capacidad fotosintética está relacionada a la removilización del nitrógeno. Conclusiones similares han sido establecidas en soja (Lugg y Sinclair, 1981). En este caso, la relación lineal entre TMF y N solamente se mantenía por debajo de un punto crítico de concentración de proteína en la hoja de aproximadamente 12 g de proteína m^{-2} de hoja.

Tasas máximas fotosintéticas en frijoles son alcanzadas a irradiaciones cercanas a los 300 $W.m^{-2}$, siendo este el mismo nivel informado para soja (Shibles *et. al.*, 1975). Burga (1978) encontró evidencias de que en frijoles la tasa de fotosíntesis máxima varía con la posición de la hoja dentro de la canopia y alcanza su máximo al momento inicial del llenado de las vainas. Laing *et. al.* (1984) cita trabajos no publicados de El-Sharkaway demostrando diferencias en la respuesta de la tasa de asimilación neta en dos variedades de frijol cuyos óptimos variaron de 21°C a 31°C. No fue encontrado un efecto marcado del déficit de presión de vapor sobre la tasa de asimilación neta usando 50 klx de iluminación a 22°C (Hesse y Lenz 1982), pero sin embargo El-Sharkaway *et. al.* (1984) encontró que los frijoles tienen un nivel intermedio de sensibilidad cuando se los compara a otros cultivos. Una posible explicación para las diferentes conclusiones yace en los efectos interactivos de la irradiación, la temperatura, y la humedad relativa sobre la apertura del estoma como ha sido explicado para otras especies (Larcher, 1975).

Louwerse y Zweerde (1977) encontraron que la máxima tasa de asimilación neta fue obtenida en plantas que estaban situadas bajo regímenes de radiación alta, y que la tasa de fotosíntesis fue correlacionada positivamente con el grosor de la hoja, con el peso específico foliar y el número de cloroplastos, pero no con el contenido de clorofila. Diferentes fuentes de nitrógeno afectan similarmente la tasa de fotosíntesis, aparentemente a través de un efecto sobre las reacciones luminosas que están ligadas al metabolismo del nitrógeno (Marques *et. al.*, 1983). Diferencias tan simples como el tamaño de la maceta pueden afectar la fotosíntesis de las hojas. Carmi *et. al.* (1983) demostró que plantas que habían sido debilitadas en su crecimiento por ser cultivadas en macetas muy pequeñas mostraron las tasas más altas de fotosíntesis neta.

Una mayor complejidad de estos procesos resulta del hecho de que otros órganos o tejidos de la planta del frijol pueden regular la fotosíntesis de las hojas independientemente de los efectos del agua o de los nutrientes. Carmi y Koller (1978) detectaron efectos de las raíces sobre la fotosíntesis de hojas primarias de frijol. Investigaciones en soja sugiere que si la demanda desde los tejidos en activo crecimiento es insuficiente (ej. como lo que se puede inducir por una remoción de las vainas) la fotosíntesis puede ser inhibida. La acumulación de almidón en los cloroplastos puede jugar un rol fundamental (Chatterton y Silvius, 1979) aunque Carmi y Shower (1979) encontraron que las células del mesófilo del frijol podían acumular grandes cantidades de almidón sin provocar la destrucción de los cloroplastos. En soja se ha encontrado que el contenido de almidón en la hoja está negativamente correlacionado con la actividad de la enzima sucrosa-P sintetasa (Huber e Israel, 1982). Estos informes apoyan el postulado de que la sucrosa-P sintetasa es una enzima fundamental en las leguminosas para la regulación de la biosíntesis de la sacarosa a través de la actividad fotosintética y por lo tanto el almidón, su primer producto metabólico, lo es en si mismo. El rol de esta enzima, directamente relacionada al contenido de nitrógeno parece ser crítico en los procesos metabólicos de las leguminosas.

Las vainas verdes de frijol fijan CO_2 a tasas más bajas que las hojas adyacentes, y la tasa de asimilación disminuye con la edad de la vaina (Tanaka y Fujita, 1979). Las vainas también reciclan cantidades sustanciales de CO_2 que ha sido liberado internamente posiblemente a través de la respiración de los tejidos internos de las vainas, pero esto no constituye una fuente fotosintética importante de materia seca para las semillas en desarrollo (Crookston, O'Toole y Ozbon, 1974a).

Cuando ocurre una alta concentración de O_2 a nivel del mesófilo, situación que se establece cuando los estomas se cierran bajo altas intensidades luminosas y con limitada disponibilidad de agua, el O_2 compete con el CO_2 en su reacción con la RuDP carboxilasa. En esta situación la energía química es gastada y que CO_2 es liberado. Este proceso, denominado fotorespiración, fue primeramente señalado como un proceso tanto superfluo o que permitía la producción de compuestos esenciales para el crecimiento de las plantas. Estas funciones no han sido demostradas y la mayoría de los investigadores favorecen ahora la idea de que la fotorespiración sirve o cumple un rol en la disipación de energía luminosa cuando la fotosíntesis está limitada debido a bajas concentraciones de CO_2 (Powles y Osmond, 1979; Tolbert, 1980) o para mantener niveles de CO_2 relativamente constantes dentro de los tejidos del mesófilo (Leopold and Kriedeman, 1975). A pesar de esto, Ogren (1984) consideró que la ocurrencia de fotorespiración en bacterias anaeróbicas desaprueba la función de protección antes mencionada y concluyó que tasas relativamente bajas de fotorespiración podrían ser mantenidas. Las tasas en frijol se ha demostrado que varían con las condiciones ambientales (Martin et. al., 1971). Wallace et. al. (1976) consideró que esta variabilidad podría causar que las diferencias genotípicas en términos de fotoasimilación fuesen difíciles de explicar.

La eficiencia del proceso fotoasimilativo es severamente afectada por condiciones de microclima a nivel del cultivo. La distribución de la radiación dentro de la comunidad de plantas en cultivo es uno de los más importantes elementos del microclima. La intersección de la luz puede ser aproximada por la función exponencial,

$$I = I_0 \exp(-k \cdot L),$$

donde I_0 es la radiación neta por encima de la canopia de cultivo, I es la radiación al nivel correspondiente de L unidades del índice del área foliar, y k es el coeficiente de extinción, una característica dependiente de la orientación de la hoja y distribución de las mismas dentro de la canopia (Milthorpe y Moorby, 1979). La revisión de los valores de coeficiente de extinción de varios cultivos hecha por Monteitn (1969) indica que k varía desde 1.05 (para hojas horizontales) a 0.24 (para gramíneas con hojas verticales). Los datos informados por Gardiner et. al. (1975) para dos variedades plantadas a 46 y 91 cm entre hileras (Fig. 1) arrojó valores de $k = 0.48$ a 46 cm y $k = 0.56$ a 91 cm. Estos datos sugieren que las hojas de los frijoles son orientadas de una forma horizontal, confirmando la expectativa de que las hojas son más erectas a distancias de plantación más cercanas. La misma tendencia fue encontrada por Burga (1978), el cual también informó de una correlación altamente significativa y negativa entre los valores de k y el ángulo de la hoja lo que reflejaría la habilidad de la planta de frijol de orientar sus hojas respecto a la posición del sol para aumentar de este modo la intersección de luz dentro de la canopia. Nien y Wallace (1973) y Sato y Gotoh (1983) mostraron que la orientación de las hojas responde a la luz, que los sensores para este mecanismo fisiológico están contenidos en los pulvinulos y folíolos y que existen diferencias varietales en el tipo y grado de orientación.

2. Respiración:

Aunque desde el punto de vista bioquímico no hay una separación real, la respiración es mayormente considerada como estar compuesta de dos componentes. Uno de ellos es llamado la "respiración de mantenimiento" y representa el proceso respiratorio atribuible a las actividades asociadas con el mantenimiento de las funciones de los tejidos. La "respiración de crecimiento" es el otro componente y representa la respiración asociada al transporte y biosíntesis en la construcción de nuevos tejidos durante el crecimiento.

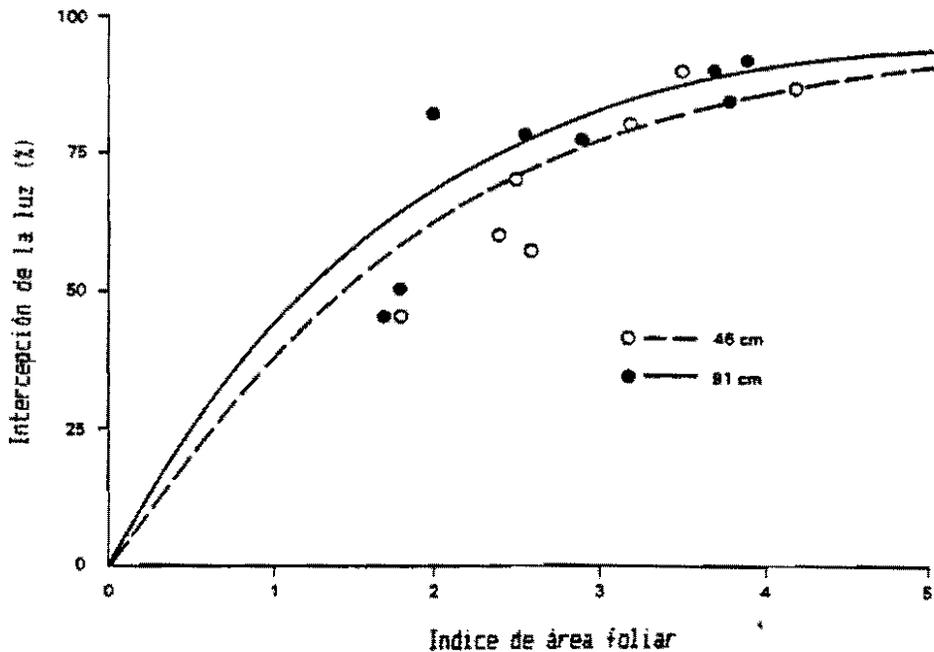


Fig. 1 Relación entre el índice de área foliar y la intercepción de la luz a 46 cm y 81 cm de anchos entre filas. Estimado a partir de datos de Gardiner *et. al.*, 1977.

La respiración de mantenimiento es similar al metabolismo basal en animales y se piensa que varía con la composición del tejido y la temperatura. Austin y McLean (1972a) encontraron que raíces de plantas de frijoles en el estado de primera hoja tenían tasas que doblaban aproximadamente a aquellas de hojas y tallos y que las tasas se duplicaban con un aumento de 10°C en la temperatura. Sale (1975) detectó un nivel similar de sensibilidad para la respiración oscura en hojas de frijol.

Si asumimos que existen diferencias varietales en la estructura de la planta y en la adaptación a la temperatura, podemos inferir que existen también muchas razones para esperar una variabilidad en las tasas de respiración de mantenimiento como ha sido encontrada para la fotosíntesis. Variación genotípica en distintas leguminosas de grano fueron detectadas por Pandey *et. al.* (1976). Este proceso no ha sido estudiado en frijoles excepto en lo que respecta a diferencias en respiración de fase oscura en hojas los cuales han sido determinados en diversos estudios de fotosíntesis (Izhar y Wallace, 1967).

Los estimadores de las tasas de respiración de crecimiento han sido obtenidos a partir de los estudios del costo biosintético de estos mecanismos (Penning de Vries *et. al.*, 1974; de Wit *et. al.*, 1978). Utilizando datos de composición de los tejidos de frijol de varias fuentes los costos aproximados de respiración para raíces, hojas, tallos y vainas fueron calculados (White, 1981). El estudio denotó que las vainas son las más costosas debido a su alto contenido de proteína, mientras que el costo de las raíces y los tallos es mucho menor, debido a su alto contenido de carbohidrato (Cuadro 2).

Desde que la respiración de crecimiento está directamente relacionada a los requerimientos de energía para reacciones específicas de tipo químico, se cree que es relativamente insensible a los cambios de temperatura. Los mecanismos biosintéticos son similares entre muchas especies por lo que, en variabilidad genética para esta característica se la supone baja más allá de las normales diferencias debido a variabilidad en composición de los tejidos de los distintos genotipos. Sin embargo, estimadores de la eficiencia del uso de carbohidratos en la fijación de nitrógeno (la cual es normalmente tomada en cuenta para asunciones acerca de los costos de esta síntesis proteica)

indican diferencias mayores a nivel de variedades (Kipe-Molt, comunicación personal), y efectos ambientales y variabilidad genética en frijoles necesitan una fuerte investigación adicional.

Cuadro 2. Composición de los tejidos de la planta de frijol y costo de la biosíntesis. Datos de composición compilados de Piper y Morse (1923), Jordan y Chibnall (1933), McKee et. al. (1955) y Sinclair y de Wit (1976).

	Hoja	Raíz	Tallo	Vaina
-----% de peso seco-----				
Carbohidratos	61.7	78.9	77.4	60.9
Proteína	20.8	9.5	11.9	30.2
Lípidos	7.7	0.9	0.6	1.5
Lignina	4.0	7.0	7.0	4.0
Cenizas	5.8	3.7	3.2	3.4
-----g CH ₂ O g ⁻¹ tejido-----				
Costo de la biosíntesis*	1.50	1.26	1.32	1.52

* Fuente: White, 1981.

Penning de Vries and van Laar (1977) usaron análisis secuencial de tejido para estimar los costos de respiración en frijoles durante la germinación y el crecimiento temprano de plántulas bajo diferentes regímenes de temperatura.

3. Metabolismo del nitrógeno:

El alto contenido de proteína de las semillas de leguminosas explican la particular importancia del metabolismo del nitrógeno en la fisiología de las leguminosas de grano. En semillas de frijoles un contenido de proteína del 20% al 24% implica un contenido de nitrógeno de aproximadamente 4%, el cual a su vez se transforma en que cada 1000 kg de rendimiento implica la necesidad de 40 kg de nitrógeno no incluyendo las cantidades necesarias para reponer las pérdidas debido al lavado o nitrógeno residual en otros tejidos. Se ha encontrado que hasta el 80% del nitrógeno foliar es removilizado a otras partes de la planta antes de la abscisión de las hojas (Izquierdo, 1981). En este sentido debe ser recordado que el contenido de nitrógeno de las hojas es alto y este contenido varía con la ontogenia (Cuadro 3) y por lo tanto, podría ser mostrada una directa correlación con la tasa de asimilación neta.

Aunque el nitrógeno puede ser introducido a través del follaje, la ruta normal de absorción es a través de las raíces tanto bajo forma de nitrato como bajo forma de N₂, el cual es convertido en los nódulos de las raíces en iones amonio. La fijación de nitrógeno no será considerada en este capítulo. Para nuestros propósitos será suficiente observar que una vez que el nitrógeno es fijado como amonio, dicho nitrógeno es rápidamente convertible a aminoácidos. En el caso del nitrógeno absorbido como nitrato, este es primeramente convertido de nitrato a nitrito por la nitrato reductasa

y entonces de nitrito a amonio por la nitrito reductasa. Los diferentes caminos metabólicos requeridos a partir de fuentes diferentes de nitrógeno parecen tener un efecto sobre la eficiencia del reparto del nitrógeno (Westermann *et. al.*, 1985).

Cuadro 3. Promedio del contenido de nitrógeno para órganos de nueve genotipos de frijol en cuatro estados reproductivos*, East Lansing, USA.

Órgano de la planta	Estado Reproductivo			
	Antesis	Mitad de elongación de la vaina	Mitad del llenado de grano	Madurez fisiológica
-----g m ⁻² -----				
Raíz	.23 ab*	.28 a	.27 ab	.24 ab
Tallo	1.50 ab	3.21 a	3.30 a	1.73 b
Pecíolo	.68 a	.76 a	.81 a	.26 b
Lámina foliar	6.36 b	7.83 a	5.46 b	.87 c
Pared de la vaina	-	-	5.60 a	2.64 b
Semilla	-	-	5.16 b	13.10 a

* Promedios seguidos de la misma letra en filas no difieren significativamente por la prueba de rango múltiple de Duncan al 5%.

* Fuente: Izquierdo, 1981.

En frijoles la actividad de la nitrato reductasa es mayor en los tejidos foliares. Esto permite entonces una reacción de reducción que puede ser acoplada directamente a la energía disponible de la fotosíntesis y esto reduciría el costo energético aparente si lo comparamos con cultivos que tienen mayor actividad de reductasa en las raíces (Hunter *et. al.*, 1982). La actividad de la nitrato reductasa varía sustancialmente con la edad de la hoja y con el estado de crecimiento del cultivo (Franco *et. al.*, 1979), e inclusive la planta mantiene un nivel mínimo de actividad aun cuando el nitrato es excluido como fuente de nitrógeno (Tiempo y Neyra, 1983). En otros cultivos se han realizado esfuerzos considerables para determinar si la nitrato reductasa es determinante o limitante del rendimiento. En este sentido no existen resultados positivos y claros que puedan favorecer dicha presunción (ej. Fakorede y Mock, 1978). La gran plasticidad de la actividad de la nitrogenasa en los tejidos de frijol sugiere que esto podría ser verdad en el caso del frijol.

B. Procesos del desarrollo

A medida que la planta de frijol crece, no solamente se encamina a cambios en tamaño sino también a cambios morfológicos los cuales son asociados a la formación de flores y vainas y eventualmente al rendimiento. Estos cambios son el resultado de procesos del desarrollo tales como la elongación del tallo, la diferenciación de yemas florales y el crecimiento de vainas. Dichos procesos están muy estrechamente ligados al crecimiento general pero, serán aquí considerados independientes para claridad del lector. Las tasas de desarrollo son sensibles al fotoperiodo y a la temperatura.

1. Germinación:

Durante la fase de secado asociada con la maduración de la vaina, la semilla del frijol entra a un estado de actividad metabólica reducido caracterizado por cambios en deshidratación de las

membranas celulares y por una reducción severa en las tasas de respiración. Esta condición es mantenida mientras que la semilla se mantenga a bajos niveles de humedad. Cuando la semilla entra en contacto con un medio que tiene una disponibilidad de agua suficientemente alta, la semilla se embibe y las tasas respiratorias aumentan dramáticamente. Existe variabilidad genotípica para la proporción de agua absorbida a través del micropilo o de la rafia e hilium, mientras que la absorción a través de las cubiertas de la semilla es prácticamente mínima (Korban *et. al.*, 1961). Algunas semillas de frijol presentan la condición de "semilla dura" y en estos casos la absorción de agua es extremadamente restringida. Esto parecería estar relacionado a combinación de factores que incluyen restricciones del micropilo (Kyle y Randall, 1963). Austin y Mac Lean (1972b) observaron que bajo temperaturas relativamente bajas (12°C), las semillas de cultivares de semillas grandes germinaron más rápidamente que la de los cultivares de semilla pequeña.

2. Crecimiento vegetativo:

Aunque los análisis del crecimiento (comprendiendo el uso de muestras secuenciales del peso seco del cultivo y del área foliar para describir el crecimiento) requiere, las aproximaciones inherentes dado que se considera que la acumulación de peso seco y su distribución es producto de la suma de los distintos procesos de desarrollo, tales estudios han demostrado ser útiles en describir la plasticidad del cultivo y su respuesta a cambios ambientales y así también en determinar diferencias entre cultivares.

Después del establecimiento de la plántula, el cultivo de frijol bajo condiciones no deficitarias, generalmente sigue una fase exponencial de crecimiento hasta la ocurrencia del rápido crecimiento de la vaina. El crecimiento en ese momento se reduce, en algunos cultivos inclusive alcanzan a un crecimiento cero. A partir de ese momento comienza un fase de declinación en peso. En algunos cultivos el máximo peso se obtienen, cercano a la madurez (Fig. 2).

Las máximas tasas de crecimiento del cultivo (TCC) informadas para frijol arbustivo varían desde 14 a 18 g m⁻² día⁻¹ (Cuadro 4). Frijoles trepadores sostenidos por soportes artificiales han alcanzado tasas de 20 g m⁻², reflejando presumiblemente una mejor estructura de la canopia del cultivo y una menor inversión en tejido de soporte. Estos valores son menos de la mitad que los valores informados para otros cultivos con metabolismo C₃ (Monteith, 1978).

La tasa de asimilación neta (TAN), calculada como TCC/IAF, usualmente declina con la edad del cultivo. Los valores típicos durante la floración son aproximadamente de 4 a 7 g m⁻² día⁻¹. Valores altos de TAN pueden reflejar un mecanismo compensatorio a la restricción del área foliar (ej. debido a un hábito de crecimiento determinado) más que una alta eficiencia fotosintética, dado que TAN durante la floración e IAF desde la emergencia al momento de la floración, pueden estar negativamente correlacionados entre los distintos cultivares (Fig. 3).

El IAF aumenta con el crecimiento del cultivo, tanto como lo hace la tasa de crecimiento del cultivo. El IAF alcanza el máximo aproximadamente al comienzo del rápido crecimiento de las vainas. Concomitantemente se produce la detención de la producción de hojas debido a una demanda aumentada por nitrógeno de las vainas en crecimiento (Fig. 2). El IAF en frijoles determinados puede detenerse a estados tempranos debido a la falta de nudos para producir hojas adicionales. La mayoría de los frijoles alcanzan una casi completa senescencia foliar antes de la madurez pero hay casos de cultivos "no senescentes". En CIAT-Palmira los cultivos no senescentes usualmente comprenden cultivares con pobre cuajado de flores y, por lo tanto esta falta de senescencia probablemente reflejaría una pobre demanda de fotoasimilados. En regiones templadas este tipo de comportamiento podría estar reflejando problemas de adaptación foto ó termoperiódica, particularmente cuando el crecimiento y el área foliar son detenidos por temperaturas frías (Wallace, 1985).

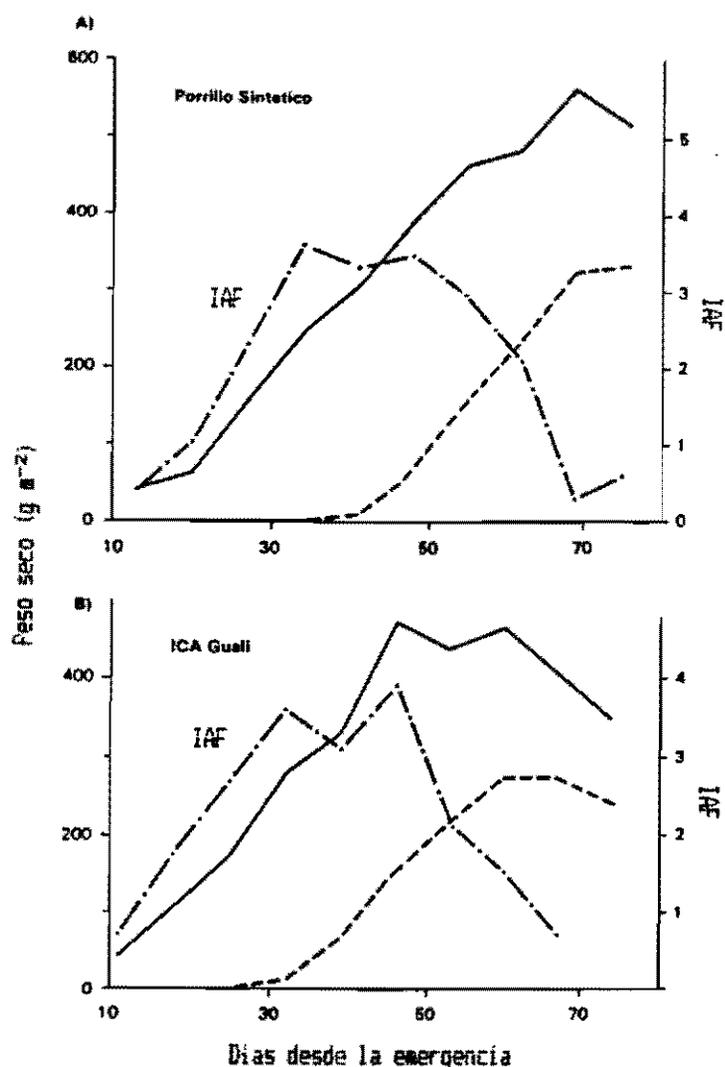


Fig. 2 Cambio en el peso seco total y reproductivo del cultivo en relación al IAF en dos cultivares de frijol: A) Porrillo Sintético; B) ICA Guall. (---: peso seco total); (—: peso seco reproductivo).

Los máximos valores del IAF están a menudo en el rango de 3 a 4 unidades. Estos valores están frecuentemente por debajo del óptimo del IAF estimado como IAF al momento de máxima TCC (Cuadro 5).

El área específica foliar (AEF = área foliar / peso seco del área foliar) usualmente comienza con bajos valores y aumenta hacia un máximo que ocurre cerca de la floración para declinar a través de la madurez (Fig. 4). Las variedades determinadas tiene a menudo valores comparativamente más altos de AEF. Esto presumiblemente reflejaría un mecanismo compensatorio cuando se restringe al IAF.

Cuadro 4. Máxima tasa de crecimiento del cultivo (TCC) e índice de área foliar (IAF) al momento de la máxima TCC.

Cultivar	Hábito de* crecimiento	Máxima TCC	IAF	Fuente
$g\ m^{-2}\ día^{-1}$				
Hawkesbury Wonder	-	18	5.0	Sale, 1974
Michoacan 12-R-3	3	17	5.0	Aguilar <i>et. al.</i> , 1977
Porrillo Sintetico	2	14	3.2	Laing <i>et. al.</i> , 1984
Porrillo Sintetico	2	17	3.3-4.4	CIAT, no publicado
JU 84-7	2	16	-	Rodriguez, 1986
Flor de Mayo	4	21	7.0-8.0	Fanjul <i>et. al.</i> , 1982

* Clasificación CIAT.

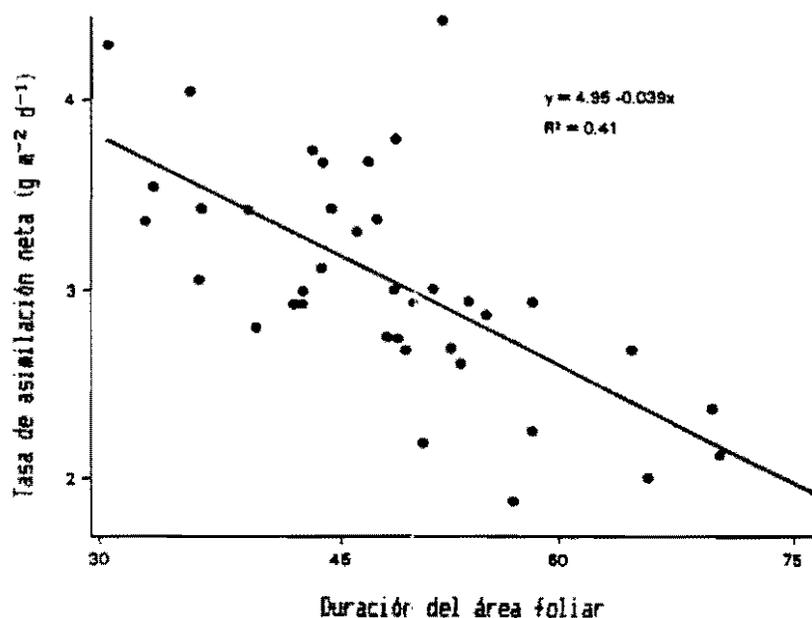


Fig. 3 Relación entre la duración del área foliar desde la emergencia a la floración y la tasa de asimilación neta desde floración a floración más 10 días, para 38 líneas de frijol arbustivo. CIAT-Palmira, 1978.

Bajo condiciones no deficitarias, la iniciación y expansión de las hojas del tallo principal ocurre prácticamente a tasas lineales (Fig. 5). La iniciación de las hojas y las tasas de expansión varían entre cultivares (Cuadro 6). La ocurrencia de la iniciación de las flores ha sido detectada en momentos tan tempranos como a los 10 días de la plantación (Wallace, 1985).

Cuadro 5. Comparación del IAF máximo y el óptimo, calculado como el IAF estimado al momento de alcanzarse la máxima TCC para 11 conjuntos de datos del cv. Porrillo Sintético en el CIAT.

Máximo IAF	IAF Óptimo	Rendimiento
		g m ⁻²
3.1	3.0	219
3.3	3.1	227
3.1	2.8	277
3.4	4.8	277
2.0	2.2	295
3.0	3.7	298
3.4	2.6	312
3.5	5.1	347
4.1	3.3	355
2.7	2.6	365
4.6	5.4	412
Promedio 3.2	3.5	308

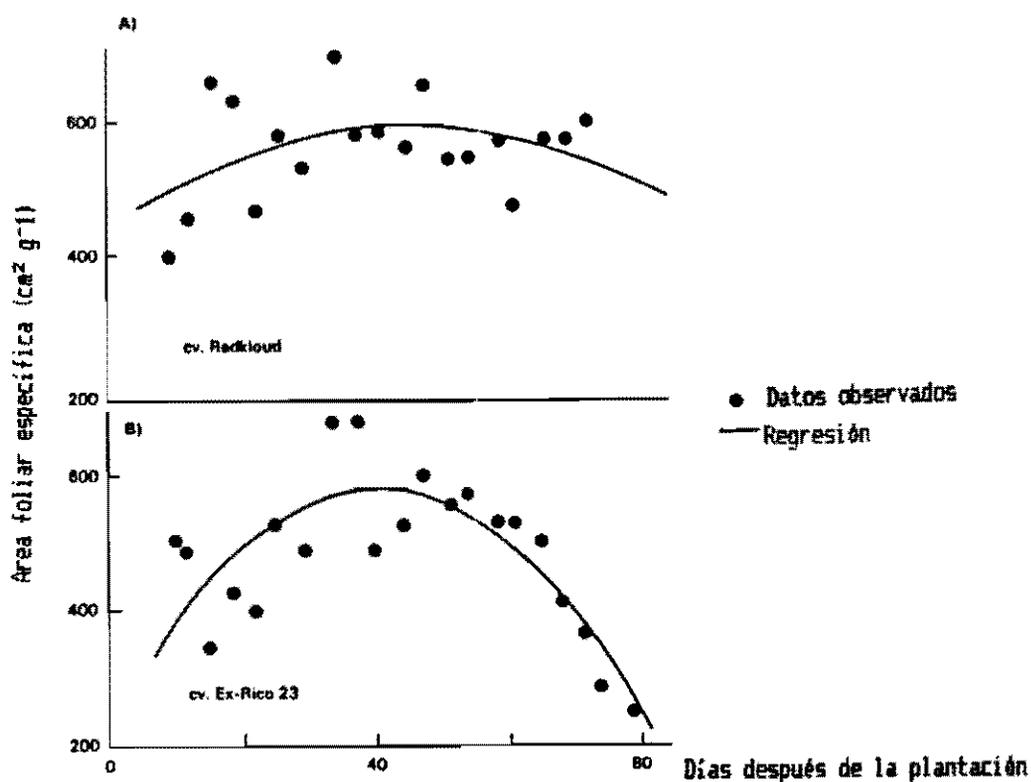


Fig. 4 Cambio a través del tiempo del área foliar específica a través del tiempo de dos cultivares de frijol: A) Redcloud; B) Ex-Rico 23. Fuente: White, 1981.

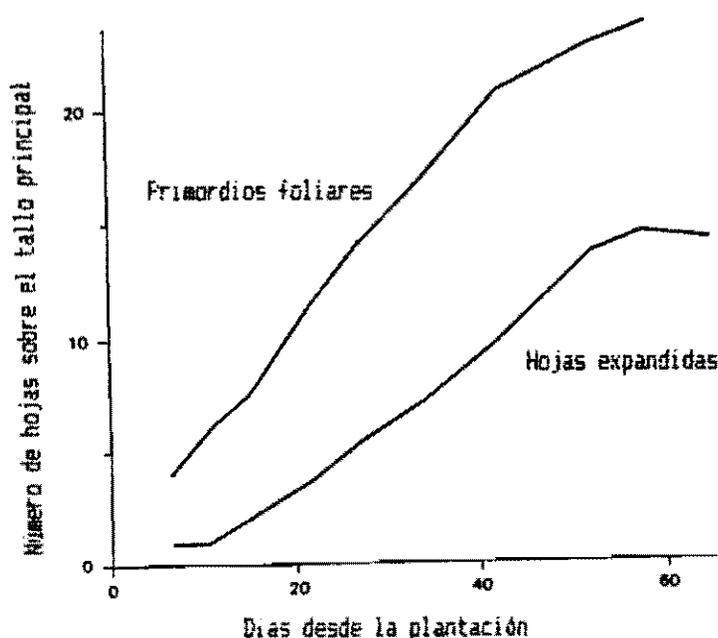


Fig. 5 Iniciación de hojas sobre el tallo principal y tasas de expansión de hojas del cv. ICA Fijao en condiciones de campo. CIAT-Palmira, 1977.

3. Crecimiento reproductivo:

Los frijoles usualmente se autopolinizan. En general el modelo de la apertura de las flores es bien conocido. La dehiscencia de las anteras ocurre inmediatamente antes de la apertura de la flor y usualmente este proceso ocurre en la noche. En *Ph. acutifolius* la dehiscencia de las anteras es precedida por la aparición de secreciones estigmáticas compuestas primariamente por carbohidratos y lípidos. Dichas secreciones causarían la ruptura de la cutícula del estigma (Lord y Kohorn, 1986). Los tubos polínicos crecen dentro del orificio del estilo y la fertilización ocurre dentro de las 12 horas de la polinización. Los óvulos más cercanos al estilo son los que son fertilizados primero.

El modelo general de crecimiento de las vainas puede ser esquematizado en tres fases bien características: crecimiento de la pared de la vaina, crecimiento de la semilla y desecación (Dure, 1975). En vainas de frijoles que alcanzan su madurez aproximadamente a los 48 días después de la apertura de las flores, el máximo de longitud de la vaina es alcanzado en 34 días, mientras que el peso fresco de la vaina declina en los últimos 6 a 8 días y el peso de las semillas continúa aumentando durante la última fase (Oliker et. al., 1978). La figura 6 ilustra el crecimiento de la vaina y de la semilla en frijoles negros. El patrón de crecimiento de vainas individuales aparece ser relativamente insensible a las manipulaciones entre la fuente y la demanda (Fig. 7). En concordancia con lo que sería esperado en un cultivo de tal diversidad en fenología y tamaño de semilla, la tasa de desarrollo de las vainas varía significativamente entre distintos cultivares (Cuadro 7), pero no está correlacionado con otras variables (Cuadro 8). La composición de la vaina varía significativamente a través del tiempo y entre los cultivares de frijol para vaina verde (Stark y Mahoney, 1942; Guyer y Kramer, 1952).

Se han encontrado diferencias genéticas entre cultivares y líneas de mejoramiento para la tasa o velocidad del llenado y para el periodo de llenado de la semilla en diversos cultivos tales como arroz (Jones et. al., 1979), soja (Kaplan y Koller, 1974), maíz (Daynard et. al., 1971; Duncan, 1980; y Johnson y Tanner, 1972), y caupi (Wien y Ackah, 1978). Varios estudios han mostrado que la

duración del período llenado de la semilla está más relacionado al rendimiento que la tasa del llenado. Otros trabajos (Egli y Leggett, 1976; Sofield *et. al.*, 1977) concuerdan que la tasa de llenado fue más relacionada a diferencias entre los cultivares en términos de peso final del grano.

En frijoles una correlación no significativa y negativa entre la tasa del llenado lineal y el rendimiento ha sido informado (Izquierdo y Hosfield, 1983). Sin embargo en el mismo trabajo, correlaciones positivas y significativas fueron encontradas tanto para la duración de la fase lineal del llenado como la duración del llenado efectivo con el rendimiento, número de semillas por vaina, semillas por metro cuadrado, y peso de 100 semillas entre cultivares y líneas que diferían en la arquitectura de la planta. Similar correlación fué encontrada entre la duración de la fase lineal del llenado de la semilla y rendimiento (Farede 1986).

Se han realizado una cantidad considerable de investigaciones en relación a aspectos del crecimiento de la semilla de frijol y a la bioquímica de la misma (Loewenberg, 1955; Carr y Skene, 1961; Sussex y Dale, 1979), sin embargo tales trabajos no han agregado conocimientos sobre los factores que regulan el crecimiento de la vaina y su madurez.

Cuadro 6. Iniciación de hojas del tallo principal y tasas de expansión para cultivares de diferentes hábitos de crecimiento. Falaira, 1977.

Cultivar	Hábito	Peso de 100 semillas	Tasa de iniciación de hojas	Tasa de expansión de hojas
		mg	primordios día ⁻¹	hojas día ⁻¹
G 3807	I	18	0.45	0.30
G 4498	I	16	0.42	0.32
G 3816	I	60	0.20	0.21
G 1540	I	27	0.25	0.18
G 1995	II	18	0.54	0.32
G 3645	II	17	0.56	0.33
G 4495	II	15	0.48	0.27
G 4525	II	19	0.48	0.26
G 3046	III	22	0.50	0.33
G 2006	III	23	0.43	0.29
G 3353	III	27	0.50	0.32
G 4122	III	22	0.45	0.26
G 1093	IV	30	0.52	0.31
G 2327	IV	23	0.60	0.29
G 2540	IV	19	0.65	0.33
G 2525	IV	20	0.60	0.37
Promedio			0.48	0.29

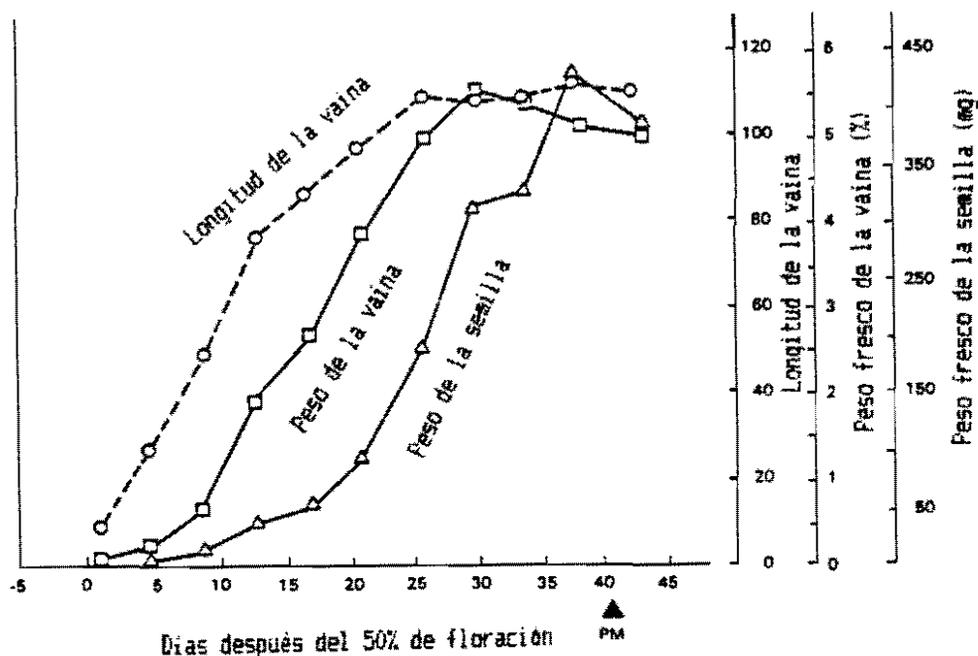


Fig. 6 Crecimiento de la vaina y de la semilla del cv. "Black Turtle Soup". Fuente: Izquierdo, 1981.

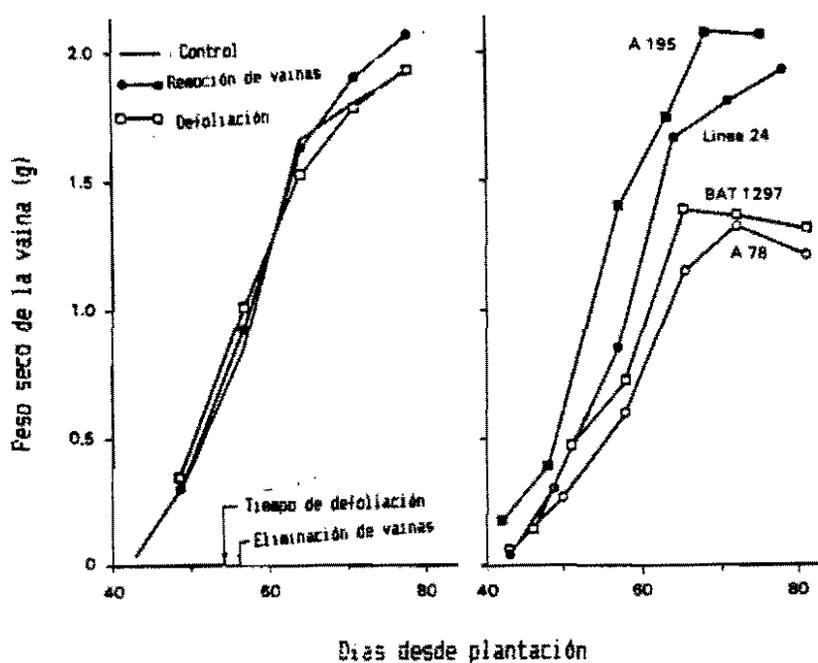


Fig. 7 Crecimiento (peso seco) de vainas individuales: A) afectadas por defoliación y remoción de vainas en línea ICA Línea 24; B) bajo condiciones normales para cuatro líneas de frijol.

Cuadro 7. Rendimiento, tasa de crecimiento máxima de la vaina, y otros parámetros del crecimiento de vainas en 20 líneas de frijol. Palaira, 1985a.

Línea	Rendi- miento	Días a la floración	Días a la madurez	Rendi- miento diario	Peso de 100 semillas	Promedio de peso seco de la vaina	Tasa máxima de crecimiento de la vaina
	$g\ m^{-2}$			$g\ day^{-1}$	g	$g\ vaina^{-1}$	$g\ m^{-2}\ day$
G 4495	2400	40	78	30.8	19.6	1.33	0.125
RAB 24	2370	42	82	29.1	21.0	1.04	0.088
BAT 477	2360	45	77	30.6	20.0	1.16	0.119
A 149	2350	48	84	27.8	36.3	1.30	0.093
BAT 271	2290	42	81	27.8	19.1	1.21	0.092
G 4000	2200	44	83	26.6	17.0	1.05	0.097
G 5059	2190	40	80	27.4	19.2	1.13	0.105
BAT 85	2020	42	79	25.6	20.0	1.26	0.130
G 4446	1830	44	84	22.1	22.7	0.93	0.091
A 54	1830	43	83	22.0	21.2	1.27	0.106
G 13922	1820	45	82	22.2	38.9	1.44	0.093
BAT 304	1810	37	70	25.7	14.3	1.04	0.110
G 4498	1760	40	74	23.8	18.1	0.93	0.078
BAT 41	1740	33	68	25.6	15.2	0.89	0.094
G 3807	1650	31	71	23.5	14.4	0.72	0.077
XAN 146	1570	38	73	21.6	22.5	1.04	0.107
G 76	1510	38	70	21.6	39.4	1.39	0.117
G 4494	1410	40	74	19.1	41.9	1.30	0.102
G 3017	1110	28	58	19.0	14.8	0.79	0.113
G 1540	850	36	68	12.2	17.1	0.78	0.064
Promedio	1850		76	24.2	22.6	1.10	0.101
E.E.	150		1	2.0	3.3	0.12	0.015

4. Senescencia y abscisión:

Después de la fotosíntesis y la respiración, los procesos de senescencia y abscisión juegan los roles más importantes en la determinación del crecimiento de las plantas. Todo tejido está sujeto a la senescencia y en tejidos que se originan a partir de tallos, especialmente folíolos, pecíolos, flores y vainas, este proceso usualmente está regido por un modelo o programa de abscisión. Las hojas, flores y vainas, son los órganos en donde la senescencia ocurre con la mayor importancia. Las hipótesis que se han establecido sobre el rol de la senescencia y de la abscisión siguen en general tres líneas de pensamiento.

La hipótesis más frecuentemente citada para las leguminosas es que tejidos que tienen una desventaja en términos competitivos por fotoasimilados tanto desde la fuente o de la demanda son eliminados manteniéndose de esta forma la eficiencia general de la planta. Las hojas son eliminadas cuando ellas no fijan suficiente cantidad de CO_2 (o están muy cerca del punto de compensación). Este proceso podría resultar como consecuencia en una pérdida neta del nitrógeno de las hojas que sería removilizado hacia las vainas en crecimiento o por una pérdida de eficiencia de las hojas

sería removilizado hacia las vainas en crecimiento o por una pérdida de eficiencia de las hojas debido al sombreado por hojas situadas superiormente en la canopia de la planta.

Cuadro B. Correlaciones entre rendimiento, tasa de crecimiento de la vaina, y otros parámetros medidos en 20 líneas de frijol. Palmira, 1985a.

	Rendimiento	Días a la madurez	Rendimiento diario	Peso de 100 de la vaina	Peso de la vaina
Días a la madurez	.74**				
Rendimiento/día	.95**	.50*			
Peso de 100 semillas	-.03	.26	-.15		
Peso de la vaina	.45*	.53*	.33	.71**	
Tasa de crecimiento de la vaina	.26	-.04	.37	.06	.50
Tasa de crecimiento de la vaina (excluyendo G 1540)	-.02	-.20	.08	-.02	.39

*,** p < 0.05 y p < 0.01 respectivamente.

Flores anormales (Yañez *et. al.* 1984), y fallas de la polinización o fertilización pueden ser asociados a aborto de flores y vainas pequeñas. Sin embargo, contrariamente, ha sido demostrado que basta un solo óvulo fertilizado para que ello prevenga o detenga la abscisión de las vainas. La abscisión de vainas causada por déficits ambientales no fue correlacionada a fracasos en fertilización. En tal sentido Harterlein *et. al.*, 1980 encontró que estos datos soportan lo informado para soja en relación a la caída de órganos reproductivos (Abernathy *et. al.*, 1977; Wiebold *et. al.*, 1981). Estudios del momento de abscisión de flores y vainas de frijol han mostrado que la abscisión de vainas puede continuar hasta 45 días después de la antesis (Izquierdo y Hosfield, 1981b). También ha sido establecido que las vainas más maduras pueden caer si la fuente de fotoasimilados no está disponible es insuficiente (Tanaka y Fujita, 1979). Dado que las leguminosas demandan un alto contenido de nitrógeno durante el llenado de la vaina, la senescencia que resulta de la competencia por nitrógeno realizada por órganos en activo crecimiento implicaría la existencia de un mecanismo "autodestructivo" en estos cultivos (Sinclair y de Wit, 1976).

Una segunda hipótesis definida por Leopold en (1980) es que la senescencia es un proceso programado de deterioro que conduce a la muerte de la planta y que dicho proceso ocurre aunque el balance fuente-demanda de fotoasimilados sea apropiado. Este mecanismo es más fácilmente imaginable como operativo en plantas perennes y en ambientes con severos déficits ambientales tales como los periodos de heladas en climas templados. Sin embargo, los procesos pueden persistir como una característica relictual en los cultivos anuales y han sido demostrados en arvejas (Lockhart y Gottschall, 1961), frijol (Wareing y Seth, 1967), y soja (Lindoo y Nooden, 1977). Este tipo de proceso puede ser útil para demostrar la existencia de relaciones entre el cuajado de flores, el crecimiento de la vaina y la producción de una señal general de senescencia. Esta señal podría ser inhibitoria o estimulante dependiente del estado de crecimiento de la vaina.

El último grupo de hipótesis consideran a la senescencia como un desorden fisiológico que se desencadena por imbalances de reguladores de crecimiento endógenos. El aumento, repetidamente

informado, del contenido de ácido abscísico (ABA) durante la senescencia, hace de este regulador un candidato muy atractivo como inductor general de senescencia. Sin embargo no todos los estudios realizados soportan esta hipótesis. En el caso de los frijoles, niveles muy variables de ABA fueron encontrados durante y después de la senescencia de las hojas (Colquhoun e Hillman, 1975). Por otro lado si la senescencia de las hojas a la madurez es despertado por el etileno, producido en vainas maduras, una caída rápida de hojas podrían reflejar nada más que una excesiva sensibilidad de las hojas al etileno y no una relación de causa y efecto.

El argumento más fuerte que soporta la hipótesis de las relaciones entre oferta y demanda por fotoasimilados proviene de estudios que consideran la remoción de vainas y defoliación. La remoción continua de vainas tanto por medio artificiales o a través de déficits fisiológicos que causan la caída de flores y vainas, resultan generalmente en una postergación de la caída de las hojas (Tanaka y Fujita, 1979). En estos casos el echo de que la senescencia ocurre finalmente (una observación usada para apoyar el segundo grupo de hipótesis; Noodén, 1980) puede estar relacionada a una depresión eventual de las reservas de nutrientes (particularmente con la remoción artificial de vainas), acumulación de enfermedades y pestes, cambios en condiciones agronómicas tales como temperaturas más frías, fallas en mantener los tratamientos de riego, o efectos deletéreos de una gran acumulación de almidón en las hojas.

Una segunda línea de evidencia proviene a partir de estudios de removilización de carbohidratos y nitrógeno y tasas de fotosíntesis foliar. En ellos la senescencia y las relaciones entre el contenido de nitrógeno y la TME concuerdan con la idea de que el balance fuente-demanda determina el patron de senescencia. Aparentemente el conjunto de evidencias parece favorecer la relación entre fuente-demanda y senescencia, sin embargo este problema está muy lejos de ser completamente entendido. Thimann (1980) y Noodén (1980) han escrito largas revisiones defendiendo otros mecanismos.

III. PROCESOS FISIOLÓGICOS INTEGRADOS

1. Partición de carbohidratos y de nitrógeno:

Estudios sobre la distribución de ^{14}C en frijol (Seth y Wareing, 1967; Lukas *et. al.*, 1976; Tanaka y Fujita, 1979; Water *et. al.*, 1980) han suministrado un extensivo y completo análisis de los modelos cualitativos de la distribución de carbohidratos durante el crecimiento del cultivo. Las hojas jóvenes tienen su propia demanda e incorporan todo el carbono que ha sido fijado por las láminas foliares. A medida que la hoja se expande, hasta el 80% aproximadamente del carbono fijado es exportado hacia otros tejidos. Cuando la hoja se acerca a la senescencia, la exportación se reduce a medida que la capacidad fotosintética declina y los costos respiratorios aumentan. En frijol una "unidad fisiológica" de fuente-demanda constituida por la hoja, el racimo axilar y el internudo inferior, fue propuesta. Esta unidad, inicialmente denominada "la unidad nutricional" (Adams, 1967), fue subsecuentemente denominada la "unidad fitomérica" (Adams, 1981) debido a su gran significado fisiológico en el balance de la distribución de los fotoasimilados. La exportación de fotoasimilados a otras partes de la planta desde la "unidad fitomérica", varía con el hábito de crecimiento, la posición de la hoja y el estado de crecimiento de la planta. Stephenson y Wilson (1977), estudiando la remobilización de ^{14}C en soja, mostró que esta unidad podría ser responsable de hasta del 70% de la distribución de fotoasimilados.

Aunque la unidad fitomérica es una muy aproximación útil, ella simplifica las diferencias entre las actividades fisiológicas de las hojas. Las hojas inferiores exportan mayor proporción de fotoasimilados hacia las raíces, mientras que hojas ubicadas en los nudos superiores de plantas indeterminadas exportan una gran proporción a los nudos inferiores. La remoción del racimo en un nudo resulta en una mayor exportación de fotoasimilados a los nudos adyacentes superiores e inferiores. Asimismo, tejidos vegetativos pueden servir como sitios de acumulación o reserva de fotoasimilados. La remoción de vainas puede aumentar las reservas mientras que la defoliación o el estrés hídrico desencadenan la remobilización de fotoasimilados y de nitrógeno (Cuadro 9).

Cuadro 9. Efectos del estrés hídrico y de 33% de defoliación* sobre la remobilización de materia seca y N del tallo en 16 genotipos de frijol negro, Chillán. Hernandez, 1984.

Tratamiento	Remobilización en el tallo(-)"	
	Materia seca	Nitrógeno
	g planta ⁻¹	mg g ⁻¹
33% defoliación	21.63	2.27
Estrés hídrico	20.32	2.55
Testigo	18.86	1.83
Bayes LSD5%	-	0.42

* El estrés hídrico y el 33% de defoliación fueron aplicados al 50% de floración.

" Cambios en materia seca y N de los tallos desde el 50% de la floración a la madurez fisiológica.

Los estudios de la distribución del nitrógeno no nos han provisto todavía con un análisis completo de tales procesos debido fundamentalmente a la falta de una técnica tan conveniente como el uso de ^{14}C . Sin embargo los estudios de acumulación y removilización del nitrógeno, determinados a través de análisis de nitrógeno de los tejidos, sugieren un patrón similar a la removilización de carbono, debido a que el nitrógeno entra en la planta a través de las raíces y debido a que hay elevados requerimientos de nitrógeno en hojas y vainas (Westerman *et. al.*, 1985).

El patrón de distribución del carbono y del nitrógeno en el frijol son probablemente idénticos a los informados para otras leguminosas (Shibles *et. al.*, 1975; Pate, 1975), y es consistente con la idea de que la mayor parte del crecimiento de una planta de frijol y su posterior desarrollo, está regulado a través de la competencia entre la fuente y la demanda por dichos asimilados. El tamaño, la actividad metabólica y la proximidad a la fuente de fotoasimilados aparecen ser los primeros determinantes de la habilidad de un órgano demandante para competir contra otros órganos.

A pesar de que el modelo cualitativo anterior es interesante para entender la fisiología del crecimiento del cultivo, datos cuantitativos adicionales son necesarios para determinar si los procesos de distribución pueden limitar el rendimiento del frijol. Adams *et. al.* (1978) mostró diferencias de acumulación de sustancias similares al almidón entre diferentes cultivares, pero sin embargo no estableció si dichas diferencias eran debidas a variabilidad específicamente relacionadas a removilización u otros factores tales como el vigor de la planta, el cual podría indirectamente controlar la cantidad de carbohidrato disponible para removiliación. La técnica utilizada por los autores citados fue solamente apropiada para realizar separaciones groseras entre genotipos. Dichos métodos no tienen alta correlación con datos de análisis cuantitativo de almidón realizado por Izquierdo *et. al.*, 1985.

2. El modelo fuente-demanda:

Después de la revisión de varios de los componentes del proceso de crecimiento y desarrollo del frijol resulta evidente la necesidad de integrar dichos componentes en un modelo general de funcionamiento fisiológico. El modelo más satisfactorio asume que los procesos básicos están integrados a través de la competencia entre tejidos demandantes de recursos limitados y que las proporciones relativas de dichos recursos, que van a ser distribuidos a los diferentes órganos, depende de lo que Drouwer (1963), describió como un "balance funcional". Una reducida disponibilidad de agua o de nutrientes reduce el reparto hacia la hoja en activo crecimiento, pero aumenta el reparto hacia las raíces (Fig. 8). La defoliación también resulta en una excesiva capacidad de las raíces en relación al área foliar (una relación raíz/tallo muy alta), y el reparto favorecería el crecimiento de la hoja hasta que el balance funcional fuese reestablecido. En forma central al modelo se asume que los recursos, usualmente carbohidratos o nitrógeno, son limitados. Sin embargo esta premisa, no ha sido generalmente aceptada y las dudas sobre ella acreditan continuar su discusión.

La inhibición de la fotosíntesis debido a insuficiencias en la demanda es uno de los argumentos más sólidos y contrarios al modelo anterior. Si esta condición ocurre, entonces se podría concluir que los recursos no son limitantes. Evidencias de este efecto aparecen primariamente a apartir de manipulaciones experimentales que crean cambios abruptos en las relaciones fuente-demanda (ej. a través de la remoción vainas). En ellas, a pesar de la ocurrencia de una limitación de la demanda por fotoasimilados, uno podría arguir que ello no es un factor de importancia en la mayoría de las condiciones de campo. En oposición, se ha encontrado hasta 35 g m⁻² de carbohidratos (no estructurales) no removilizados en tallos de frijoles del Tipo II cultivados en monocultivo con una densidad normal de plantas a la madurez fisiológica (Izquierdo, 1981). Esto podría indicar una falta en el uso de reservas disponibles debido a que el tamaño de la demanda es pequeño o a que la planta tiene una senescencia postergada asociada a una prolongada y alta TAN.

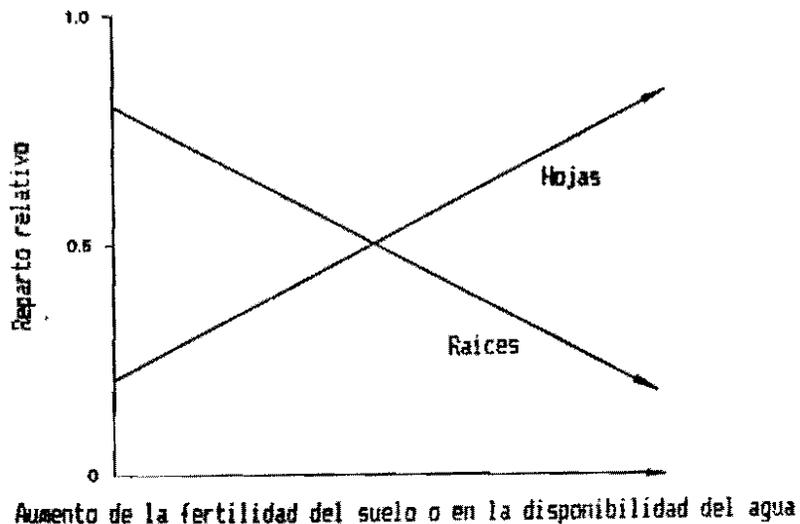


Fig. 8 Ilustración del "balance funcional" (Grouwer, 1963) entre reparto relativo para el crecimiento en hojas o en raíces, afectado por la disponibilidad de la fertilidad del suelo o del agua.

La inhibición de la fotosíntesis debido a insuficiencias en la demanda es uno de los argumentos más sólidos y contrarios al modelo anterior. Si esta condición ocurre, entonces se podría concluir que los recursos no son limitantes. Evidencias de este efecto aparecen principalmente a partir de manipulaciones experimentales que crean cambios abruptos en las relaciones fuente-demanda (ej. a través de la remoción vainas). En ellas, a pesar de la ocurrencia de una limitación de la demanda por fotoasimilados, uno podría arguir que ello no es un factor de importancia en la mayoría de las condiciones de campo. En oposición, se ha encontrado hasta 35 g m⁻² de carbohidratos (no estructurales) no removilizados en tallos de frijoles del Tipo II cultivados en monocultivo con una densidad normal de plantas a la madurez fisiológica (Izquierdo, 1981). Esto podría indicar una falta en el uso de reservas disponibles debido a que el tamaño de la demanda es pequeño o a que la planta tiene una senescencia postergada asociada a una prolongada y alta TAN.

Otra línea de crítica proviene del trabajo realizado principalmente por Lambers (1979, 1982, y 1984) sobre la respiración resistente al cianuro. Este tipo de respiración utiliza un camino biosintético independiente de aquellos mencionados previamente y sus productos metabólicos no son considerados esenciales para el crecimiento del cultivo. En general se concuerda de que el principal rol y efecto es un consumo de carbohidratos y la generación de energía. Este proceso, que parece estar distribuido en forma casi universal en todas las especies de plantas, también ocurre en frijol (Azcon-Bieto y Lambers, 1983). Este tipo de actividad respiratoria ha sido considerada por Lambers (1983) como superflua, y es inconsistente con cualquier teoría que asuma que los recursos son limitantes. En este particular, el mejor argumento contra estas críticas es el hecho de que los modelos que asumen recursos limitados son remarcablemente buenos cuando se los utiliza para predecir el crecimiento del cultivo (ej. SOYGRD por Wilkerson *et. al.*, 1983). Asimismo la investigación en la respiración resistente a cianuro es muy nueva y las técnicas con las cuales ella se determina son difíciles de establecer y no permiten definir su rol fisiológico.

Una tercera línea de críticas proviene de los informes que indican que las raíces pueden eliminar grandes cantidades de carbohidratos y aminoácidos al suelo, con la finalidad de estimular una actividad microbiana (Russell, 1977). Bajo condiciones de déficit de nutrientes o en la presencia de patógenos del suelo, este tipo de actividad podría beneficiar a la planta a través de la estimulación de organismos beneficiosos tales como hongos micorríticos o bacterias que podrían inhibir a dichos patógenos. Sin embargo, dichas secreciones ocurren en condiciones en las cuales las mismas podrían no cumplir con ninguna función específica.

IV. POTENCIAL DEL RENDIMIENTO

A. Introducción

Los máximos rendimientos obtenidos en frijoles arbustivos oscilan de 5 a 6 ton ha⁻¹ (Cuadro 10). Datos ocasionales de rendimientos superiores han sido informados pero son usualmente atribuidos a parcelas pequeñas con fuertes efectos de borde. Frijoles trepadores sobre soportes artificiales han producido rendimientos de 8 ton ha⁻¹ (Fanjul *et. al.*, 1982), pero la comparación con frijoles arbustivos no es muy válida desde que los soportes eliminan el vuelco del cultivo y por lo tanto reducen la necesidad de disponer de fotoasimilados en tejidos necesarios para el soporte mecánico. Aunque los rendimientos de 5 a 6 ton ha⁻¹ son realmente impresionantes (cerca de 10 veces el rendimiento promedio de América Latina), ellos son tan infrecuentemente obtenidos, que los mejoradores han realizado un considerable esfuerzo de investigación para encontrar caminos y formas de maximizar los rendimientos en el frijol.

Trabajar en investigación del "potencial del rendimiento", como es denominado, asume generalmente que dado un determinado régimen climático, fertilidad del suelo, y disponibilidad de agua, el cultivo es manejado para proveer las mejores condiciones de crecimiento y que los efectos de las plagas y las enfermedades son minimizados o están completamente ausentes. En forma teórica las prácticas agronómicas deberían ser óptimas, considerando inclusive el uso de fertilización con CO₂, radiación suplementaria y soporte mecánico.

La mayoría de los estudios sobre potencial del rendimiento se han hecho dentro del contexto de los sistemas de labranza existentes tanto para frijoles arbustivos como para los trepadores. Nosotros, considerando estos antecedentes, enfatizaremos los casos de frijoles arbustivos en monocultivo, sin asumir limitaciones en prácticas tales como densidad de plantas, distancia entre filas, riego, o aplicaciones de fertilizantes.

1. Estimación del potencial del rendimiento:

Los máximos rendimientos del frijol (Cuadro 10) proveen una estimación del potencial del rendimiento del cultivo. Rendimientos superiores a 5 ton ha⁻¹ a partir del IB/AN en Chile ilustran la importancia de considerar el ambiente de producción. La localidad de Graneros tiene suelos profundos y fértiles, riego adecuado, alta radiación, reducida nubosidad y larga duración del día (de hasta 15 hrs en su latitud de 34°S), noches frías (10°C a 13°C como mínimo), y ausencia de enfermedades o plagas. Los efectos del fotoperíodo pueden proveer beneficios adicionales desde que los días largos retrasan la floración y la madurez. Mientras que altos rendimientos pueden ser obtenidos en los trópicos, uno no debería esperar que en una localidad tropical con noches largas y calurosas, menor radiación, y una miríada de problemas fitopatológicos, los rendimientos pudiesen superar a las 6 ton ha⁻¹.

Considerando los rendimientos máximos de otros cultivos de leguminosas (Cuadro 11), los rendimientos de frijol son similares en términos de su rendimiento diario. Datos de cultivos de especies no leguminosas sugieren que es necesario dar un considerable salto en el rendimiento y especialmente en frijol (Cuadro 11).

Algunos estimadores indirectos del potencial del rendimiento del frijol están disponibles. Asumiendo que a través del mejoramiento fuesen obtenidos una mayor resistencia al vuelco y madurez tardía, los rendimientos de frijoles arbustivos podrían aproximar el potencial del rendimiento de los frijoles trepadores. La floración y la madurez han sido retrasada en Forrillo Sintético con una extensión del fotoperíodo a través de luces artificiales, llegando a establecerse un máximo de 18 horas día⁻¹. Los aumentos del rendimiento fueron de 48 kg ha⁻¹ para cada día de retraso en la madurez (Cuadro 12).

Cuadro 10. Rendimientos experimentales máximos para frijol arbustivo informados en el Vivero Internacional de Rendimiento y Adaptación, CIAT, 1976-1984.

Año	Localidad	Variedad	Duración del cultivo	
			Rendimiento kg ha ⁻¹	días ⁻¹
1976	Santiago, Chile	Fuebla 158	3705	113
1977	Graneros, Chile	Pinto Dorado	5500	94
1978	Graneros, Chile	ICA Pijao	4400	95
1979	Palmira, Colombia	BAT 85	4600	75
1980	Graneros, Chile	Jamapa	4400	-
1981	Graneros, Chile	BAT 58	5100	101
1982	Graneros, Chile	Jamapa	4900	90
1983	Graneros, Chile	XAN 109	5000	93
1984	Papayan, Colombia	ZAV B306	5100	108

Cuadro 11. Estimación del rendimiento potencial de leguminosas de grano y otros cultivos.

Cultivo	Rendimiento (kg/ha)	Duración del cultivo (días)	Referencia
Leguminosas			
Garbanzos	4000		Saxena, 1984
Caupi	4200		Wien and Summerfield, 1984
Mani	5900		Ashley, 1984
Guandul	4500	110	Sheldrake, 1984
Soja	5600		Shibles <i>et. al.</i> , 1975
No-leguminosas			
Maiz	12000	132	Milthorpe and Moorby, 1979
Arroz	12000	190	Milthorpe and Moorby, 1979
Sorgo	7300		Miller and Kebede, 1984
Trigo	14100		Evans <i>et. al.</i> , 1975
Papa (mat. sec. tubérculo)	19000		Milthorpe and Moorby, 1979
Remolacha azucarera	29000	300	Milthorpe and Moorby, 1979

Cuadro 12. Rendimiento del cv. Porrillo Sintético bajo cuatro regímenes de fotoperiodo provistos a través de un gradiente de luz que establecen un fotoperiodo de 18 horas. CIAT-Palmira.

Distancia desde las lámparas	Días a floración	Días a madurez	Rendimiento de semilla	Biomasa total	DAF
			-----kg ha ⁻¹ -----		
3	51	95	4100	7000	23
9	43	84	3500	5600	16
15	36	71	3000	4700	12
21	36	69	2900	4100	11

Estudios de los efectos de la heterosis pueden proveer otras fuentes de estimación. Sutiérrez y Singh (1985) obtuvieron rendimientos en híbridos F₁ de 28 a 47% superiores al porcentaje promedio de los padres, pero ningún cruzamiento rindió significativamente mejor que el mejor padre.

Otras estimaciones del potencial del rendimiento se derivan de estudios relacionados con la abscisión de flores y vainas. Para un cultivo de frijol produciendo 250 vainas m⁻², cada vaina comprende 1.2 g de semilla (6 semillas pesando 200 mg c/u), un 20% de aumento en el cuajado de las vainas sin un cambio en el rendimiento por vaina, debería por simple algebra, dar un aumento del rendimiento del 20%, o sea de 3 a 3.6 ton ha⁻¹. Considerando que las tasas de abscisión de flores y de vainas son frecuentemente del orden del 60% al 80%, el rendimiento debería aproximarse a 5.4 ton ha⁻¹. Mayores detalles de la estimación del potencial del rendimiento considerando a la abscisión reproductiva, serán discutidos en el tema de aumento de la demanda reproductiva como estrategia para incentivar al rendimiento.

B. Potencial de rendimiento vs. manejo agrónomo del cultivo

Antes de revisar algunas estrategias para aumentar el rendimiento potencial, el rol del manejo agrónomo acredita nuestra atención. Aunque algunas propuestas usualmente asumen condiciones agrónomicas "cercanas al óptimo", una pregunta se mantiene en relación a si las prácticas agrónomicas realmente se aproximan a las verdaderamente necesarias para obtener los máximos rendimientos. Por ejemplo, si cuatro factores independientes (i.e. densidad de plantación, manejo del agua, aplicación de fertilizantes y compactación del suelo), están a 95% de su óptimo, esto resulta en una reducción del 19% del rendimiento (100(1 - .95⁴)), suficiente para reducir el rendimiento hipotético de 6 ton ha⁻¹ a 4.6 ton ha⁻¹.

C. Estrategias fisiológicas para aumentar el rendimiento

En la discusión que sigue hemos revisado estrategias específicas dirigidas a aumentar el rendimiento potencial. Comenzaremos por estrategias tendientes a aumentar la fuente de fotosintetizados y/o la demanda desde las estructuras reproductivas. Como conclusión los autores proponen un ideotipo para maximizar el rendimiento. El problema de precocidad y tamaño de semilla y algunas otras estrategias no convencionales también son discutidas.

1. Limitaciones de la fuente de asimilados:

Muchas estrategias están basadas en la asunción de que para aumentar el rendimiento potencial es necesario un aumento del tamaño de la fuente de fotoasimilados. Repetidamente ha sido observado, en ensayos varietales, que los mayores rendimientos están asociados con un "mayor" crecimiento medido tanto como peso del cultivo, duración del área foliar, u otros parámetros relacionados al tamaño (Cuadro 13). La reducción del rendimiento por el sombreado (Escalante, 1980) y aumentos del rendimiento por fertilización con CO₂ (Laing, et. al., 1984) apoyan también la asunción de que el tamaño de la fuente de fotoasimilados, limita el rendimiento.

Cuadro 13. Correlaciones del rendimiento con el índice de cosecha, biomasa, días a la madurez y duración del área de la hoja en varios estudios.

Prueba	Índice de cosecha	Biomasa	Días a la madurez	Duración del área foliar	Fuente
10 líneas					
Hábitos 1 y 2	.51	.94**	.75**	.85**	White, 1981
38 líneas					
Hábitos 1, 2, y 3	.46**	.87**	.41**	.42**	White, 1981
Forrillo Sintético					
12 experimentos	.28	.96**	.85**	.87**	Laing et. al., 1984
9 especies de leguminosas de grano	.50	.91**	.86**	.93**	Laing et. al., 1984

Longitud del período de crecimiento

La estrategia más simple para aumentar la fuente de fotoasimilados es simplemente extender la longitud del ciclo de crecimiento. En pruebas de variedades conducidas para obtener altos rendimientos en áreas tropicales, el rendimiento fué significativamente correlacionado con el tiempo a la madurez (Cuadro 13). El retraso de la madurez causado por un largo fotoperíodo concuerda con lo anterior. Similarmente el rendimiento de 6 líneas que fueron cultivadas bajo 3 regimenes fotoperiódicos fueron modificadas por el largo del día (Cuadro 14). Wallace (1985) informó, que a mayor latitud, el rendimiento está negativamente correlacionado con tardicidad, dado aparentemente a que los materiales más tardíos maduran pobremente por limitaciones del crecimiento asociadas a bajas temperaturas. En esta área se ha realizado un trabajo considerable sobre el control genético del momento de floración y de la madurez (Wallace, 1985), y se han seleccionado líneas tardías. Sin embargo los esperados aumentos de rendimiento no han sido obtenidos. Un problema adicional ha sido que la selección por tardicidad ha resultado en selección de materiales tardíos con pobre adaptación foto y termoperiódica, sin tener sin embargo un mayor vigor o una mayor capacidad de la fuente de asimilados.

Cuadro 14. Rendimiento de semilla para 8 líneas de frijol cultivadas bajo 3 largos de duraciones del día con y sin soporte mecánico. Palмира, 1985b.

Cultivar	Largo del día (hr)		
	12.5	13.5	14.5
-----kg ha ⁻¹ -----			
SIN SOPORTE MECANICO			
JU 78-12	2185	1985	1692
G 1764B	1550	1236	873
BAT 450	2338	2439	2413
JU 80-13	2046	2225	2154
DOR 49	2335	2398	2649
XAN 112	2038	1686	2041
G 2959	2333	2307	2178
G 3807	1590	1785	1992
Promedio	2052	2008	1999
CON SOPORTE MECANICO			
JU 78-12	2694	3200	3168
G 1764B	1882	2913	1556
BAT 450	2324	2598	2190
JU 80-13	2073	2121	2444
DOR 49	2304	2381	3041
XAN 112	2043	2106	2446
G 2059	1912	2800	2538
G 3807	1731	1562	2144
Promedio	2115	2460	2416

Fotosíntesis

Otra estrategia para aumentar la capacidad de la fuente es aumentar la capacidad fotosintética del cultivo. Como en la mayoría de los cultivos, correlaciones consistentes y positivas entre el máximo supuesto para tasas fotosintéticas y rendimientos, no han sido encontradas (Kueneman *et. al.*, 1979). Esta falla resulta probablemente de la interacción de distintos factores que determinan la eficiencia de la fotosíntesis a nivel del cultivo. La comparación de tasas fotosintéticas en 20 líneas de frijol mungo (Chandra, *et. al.*, 1985) apoya esta aseveración. Mientras que las tasas de fotosíntesis máximas fueron no correlacionadas con rendimiento, las tasas que ocurrieron durante el llenado de la vaina (las cuales fueron solamente el 50 a 60% de la tasa máxima) tuvieron una correlación $r = 0.66$ con rendimiento (significativo al 0.01 de probabilidad). Las tasas de fotosíntesis declinan rápidamente durante el llenado del grano. Ello es debido probablemente a la

alta removilización de nitrógeno desde las hojas a las vainas en crecimiento. Ello (partición del nitrógeno) constituye un problema crítico, que relaciona a la fotosíntesis con el rendimiento durante el crecimiento reproductivo y será discutido posteriormente.

Respiración

Una reducción de la respiración implica un aumento directo de la disponibilidad de asimilados y también un aumento indirecto, a través de un mayor índice de área foliar óptimo. Sin embargo dado que la respiración de crecimiento depende de la composición de la planta, ella determina que la selección por menor respiración de crecimiento sería muy difícil de realizar y podría resultar en un menor contenido de proteína de las semillas. Selección por una menor respiración de mantenimiento parece más prometedor. Trabajos de investigación en ryegrass y festuca (Wilson y Jones, 1982; Volenec, *et. al.*, 1984) han resultado en una identificación exitosa de líneas con respiración reducida a temperaturas intermedias, y estas diferencias fueron asociadas a aumento en los rendimientos. Gifford y Evans (1981), en una revisión de las relaciones entre fotosíntesis y el reparto de fotoasimilados, concluyen que tales resultados representan el único caso conocido donde la selección por una característica fotosintética o respiratoria había sido finalmente asociada al rendimiento. Sin embargo, y hasta el momento, la investigación sobre los costos de respiración han recibido una mínima atención comparados con los estudios en fotosíntesis.

En frijoles como en otros cultivos, se ha realizado un esfuerzo considerable tratando de identificar líneas que combinan una reducida fotorespiración con un mayor rendimiento (Wallace *et. al.*, 1976). Los resultados de tales investigaciones han sido negativos, y apoyan la conclusión de que la fotorespiración es una consecuencia inevitable de un aumento de las concentraciones de O_2 en presencia de la RBP-carboxilasa (Powles y Osmond, 1979; Tolbert, 1980).

La utilización de la luz

Dado que las tasas de fotosíntesis del cultivo dependen de características de la intercepción de la luz, el rendimiento potencial podría variar con la estructura de la canopia del cultivo. Hojas relativamente horizontales, detectadas en frijol en estudios de intercepción de luz, implican una pérdida de eficiencia debido a una excesiva iluminación de las hojas superiores y a un sombreado de las inferiores. Como en muchos otros cultivos y biotipos, en frijol se sugiere a menudo el seleccionar por una orientación erecta de las hojas. Nien y Wallace (1973), y Sato y Gotoh (1979 y 1983) detectaron diferencias varietales en el movimiento y orientación de los folíolos, pero los resultados no fueron extendidos a los efectos sobre la estructura de la canopia.

Argumentos geométricos simples sugieren que para un índice de área foliar determinado, hojas más pequeñas y una mayor separación vertical de las hojas podrían resultar en más penetración de la luz dentro de la canopia (Loomis y Williams, 1969). Reducir el tamaño de la hoja no constituye un problema, pero se debe considerar al Principio de Similitud (Thompson, 1942) que dicta que cuanto más alta es una planta cantidad de recursos deben ser invertidos en tejidos de soporte (ej. en tallos o pecíolos). De lo anterior, uno podría concluir que para un conjunto determinado de condiciones de crecimiento, existe una altura óptima de la planta. Estimadores cuantitativos del óptimo son escasos, pero en cereales, altura reducida de planta ha sido asociada a altos rendimientos (Chandler, 1967).

El vuelco del cultivo es comúnmente observado en frijoles arbustivos y a menudo reduce severamente el crecimiento de la planta (Fig. 9). El efecto negativo es usualmente atribuible al daño mecánico y a las subsecuentes infecciones por enfermedades que afectan hojas y vainas. Asimismo la pérdida de altura de las plantas reduce la eficiencia de la intercepción de luz y por lo tanto la resistencia al vuelco, es otro de los mecanismos de eficiencia fotosintética. Aunque el uso de soportes puede reducir el reparto de fotoasimilados hacia tejidos de soporte, y por lo tanto liberar fotoasimilados adicionales para el crecimiento de las vainas, es instructivo considerar datos de

rendimiento con y sin apoyo mecánico en relación a otras manipulaciones experimentales.

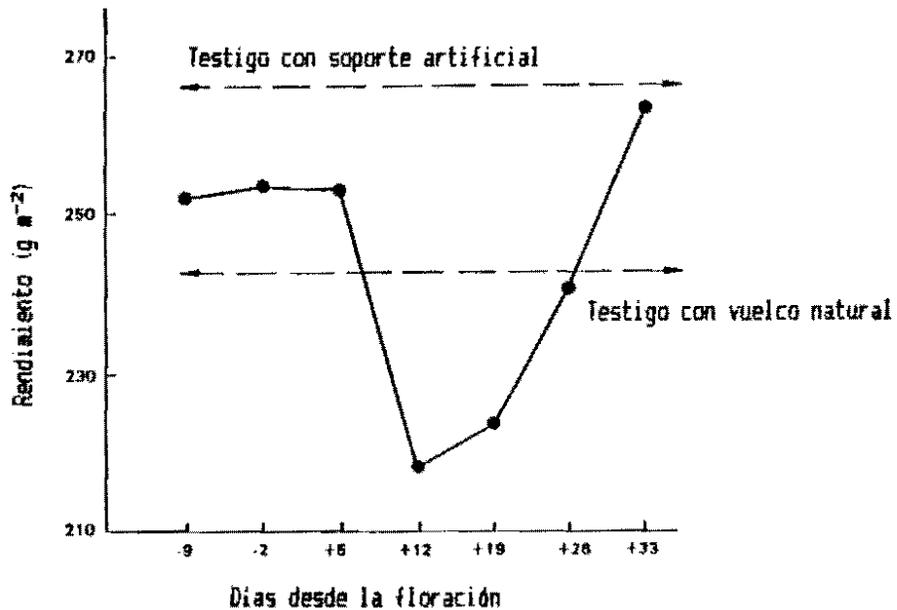


Fig. 9 Efecto del vuelco artificial a diferentes fechas desde la floración sobre el rendimiento de semilla del cv. Porrillo Sintético. El vuelco se realizó arrollando una estaca de bambú sobre el cultivo. CIAT-Palmira, 1975.

Como fuera citado anteriormente, una extensión de la madurez a través del aumento del fotoperíodo, resultó en un aumento del rendimiento cuando soportes mecánicos fueron provistos. Sin embargo un efecto sobre el rendimiento no fue detectado en las parcelas sin apoyo mecánico. Stofella *et. al.* (1979) informaron de que existían variaciones morfológicas en las raíces de frijoles negros y que esas variaciones estaban asociadas con resistencia al vuelco y al rendimiento de semillas. Ello indicó que una raíz de mayor tamaño reduciría el vuelco y aumentaría el rendimiento.

Considerando que un mayor IAF máximo no sería necesariamente beneficioso dado que una mayor área foliar podría resultar, por sí misma, en mayor costo respiratorio y adicionalmente, en una reducción de la intensidad de luz a nivel de las capas inferiores de la canopia. Sin embargo, en el caso de que la respiración pudiera ser reducida o la eficiencia de la intercepción de luz aumentada, un mayor IAF máximo podría ser muy beneficioso.

Un aumento de la duración del área foliar es deseable siempre y cuando no signifique exceder el óptimo IAF. Sin embargo el obtener mayores índices de duración del área foliar parece ser muy difícil. Las prácticas de manejo favorecen generalmente el rápido establecimiento de la canopia del cultivo (espaciamiento estrecho entre filas y altas poblaciones de plantas) y ello ayuda a establecer temprano un cultivo eficiente. Otra posibilidad es reducir la tasa de senescencia de las hojas durante el período de llenado de la vaina. Supuestamente se conocen líneas de frijol que no son senescentes, sin embargo sus rendimientos no son altos dado que esta característica es alcanzada a través de un reducido crecimiento reproductivo.

2. Limitaciones de la demanda de fotoasimilados:

La mayoría de los estudios sobre la importancia relativa de la fuente o de la demanda de fotoasimilados destacan que limitaciones de la fuente son más importantes en la determinación del potencial del rendimiento. Las limitaciones de la demanda conocidas generalmente como excesivo aborto floral o reproductivo han sido repetidamente informadas. Adicionalmente, la inhibición de la fotosíntesis por los órganos demandantes podría hacer pensar que la fuente de asimilados fuera la limitante dado que su actividad resulta de una demanda con fuerza insuficiente. Las posibles causas de una baja demanda de fotoasimilados puede ser clasificada tanto como un número insuficiente de órganos reproductivos o una baja demanda individual de cada órgano.

Aborto de flores, semillas y vainas

El cuajado de las flores y la retención de las vainas sucede acropetalmente en las leguminosas. La abscisión de flores o vainas pequeñas ocurre prácticamente en cada racimo floral de la planta y, existe evidencia de que las vainas basales, y más viejas, regulan la abscisión tanto de las flores nuevas como la de las vainas pequeñas. Esto ha sido confirmado en caupí (Ojehomon, 1972); lupino (Van Steveninck, 1957); frijol lima (Cordner, 1933); haba (Jaquierey y Keller, 1980); soja (Wiebold *et. al.*, 1981); guandul (Ariyanayagan, 1980); y frijol común (Subhadrabandhu, 1976 y Tamas, 1976).

La abscisión de órganos reproductivos durante la floración y fructificación en leguminosas de grano es a menudo mayor al 50%. Binkley (1932) mostró que la caída de las flores de seis variedades de frijoles eran superior al 76% mientras que un rango del 42% al 54% de abscisión reproductiva fueron encontrados en nueve genotipos comprendiendo cuatro clases arquitecturales (Izquierdo, 1981a). La caída de las vainas representa alrededor del 82% de las estructuras reproductivas que abscisionan, mientras que la caída de vainas pequeñas de menos de 10 mm de longitud representa la mayoría de este total (Izquierdo, 1981b).

Existen varias líneas de evidencia que en el frijol sugieren que la caída de órganos reproductivos puede ser prevenida o disminuida y por lo tanto los rendimientos pueden ser aumentados (Subhadrabandhu *et. al.* 1978; y Tucker *et. al.*, 1985). Un potencial de rendimiento superior a 6200 kg ha⁻¹ ha sido estimado si el rendimiento perdido por abscisión fuese sumado al rendimiento actual. (Cuadro 15). Patrones y tasas de abscisión de flores y vainas difieren significativamente entre genotipos con distintas arquitecturas de plantas y hábitos de crecimiento (Fig. 10). Dado que la caída de vainas ocurre en estados muy tempranos del desarrollo uno podría sugerir que la falta de fertilización podría ser la causa de la abscisión pero sin embargo la evidencia es contradictoria. Yañez y coautores (1984) encontraron que yemas florales con alta probabilidad de abscisionar mostraban un amplio rango de anomalías que incluían un alto número de óvulos con necrosis y hasta un 15% de las yemas florales con sacos embrionarios faltantes.

La mayoría de los investigadores han asumido que el proceso de autopolinización se realiza a una tasa suficientemente alta como para considerar que la misma sea un factor limitante. El hecho de que la polinización ocurra por sí misma y en ausencia de agentes polinizantes, no establece que tenga suficiente eficiencia como para maximizar el potencial de rendimiento. Una interrupción artificial de las flores lo cual simula el efecto de la visita de abejas, aumentó el cuajado de semillas por vaina y el número de vainas por inflorescencia, pero el efecto fue condicionado por el genotipo y la estación de crecimiento (Cuadro 16). Esta variación explica probablemente porque las manipulaciones artificiales han resultado en aumentos del rendimiento para algunas líneas de frijol (en otras no) con flores en estado de anthesis (en los primeros siete días después de la floración) y que fueron artificialmente manipuladas (Cuadro 17). Desafortunadamente estos resultados no establecen todavía si la polinización limita el potencial de rendimiento. La ineficiencia de la polinización podría ser una característica de líneas con bajo rendimiento potencial, mientras que los materiales de mayor rendimiento podrían tener, naturalmente, una buena polinización.

Cuadro 15. Pérdidas estimadas en rendimiento debido a la abscisión, rendimiento actual y rendimiento potencial de 9 genotipos de frijol comprendiendo 4 grupos arquitecturales, East Lansing, 1981.

Forma arquitectural y genotipo	Pérdida estimada del rendimiento debido a la abscisión*	Rendimiento actual	Rendimiento potencial ^y
-----kg ha ⁻¹ -----			
Arquetipo			
61380	2661	3577 a*	6239
61356	3185	3076 ab	6262
61618	3188	2949 b	6137
Clásico II			
BTS	2904	2589 bcd	5494
Nep-2	2798	2845 b	5644
Arbustivo pequeño			
Seafarer	3496	2569 bcd	5066
Sanilac	3443	1823 e	5266
Tuscola	3822	2162 de	4984
Arbustivo pequeño y erecto			
C-14	3027	2366 cd	5394

- * (abscisión reproductiva/m²)*(semilla/vainas)*(peso de semillas)
- ^y Potencial de rendimiento: Pérdida estimada de rendimiento debido a la abscisión + el rendimiento actual.
- * Separación de los promedios en las columnas por rango múltiple de Duncan, al 5%.

Fuente: Izquierdo, 1981.

Halterlein *et. al.* 1980 estableció que solo era necesario un óvulo fertilizado para prevenir la caída de la vaina. Pechan y Webster (1986) encontraron que la abscisión ocurre asimismo en flores fertilizadas de frijoles Red Kidney. Resultados similares también han sido encontrados en soja (Abernathy *et. al.*, 1977; Wiedbold *et. al.*, 1981).

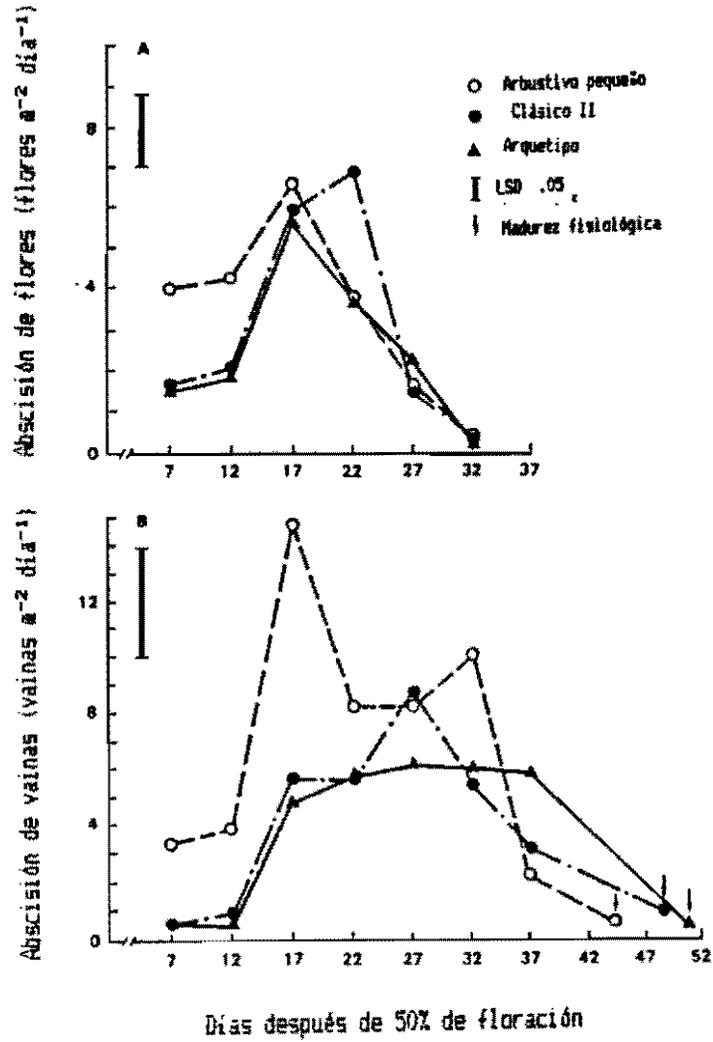


Fig. 10 Patrones y tasas promedio de abscisión reproductiva (Flores: a y vainas: b) de nueve genotipos de frijol con diferentes arquitecturas y hábitos de crecimiento. Frijoles arbustivos: cvs. "Seafarer", "Sanilac" y "Tuscola" (navies, hábito de crecimiento I); clásico II: cvs. "Black Turtle Soup" y "Nep-1" (hábito de crecimiento II); y arquetipos (erecto, ramas reducidas y perfil de la canopia angosto): líneas de mejoramiento 61380, 61356, y 61618 (hábito de crecimiento II). Fuente: Izquierdo, 1981.

Cuadro 16. Efecto de la manipulación artificial de las flores de frijol sobre el cuajado de la vaina y la semilla en 10 cultivares. Palmira, 1984.

Cultivar	Vaina/Inflorescencia		Semillas/Vaina	
	Control	Manipulado	Control	Manipulado
A 120	1.30	0.75	4.2	4.4
A 200	1.31	1.22	4.9	4.6
A 227	0.84	0.93	3.1	4.1
A 429	0.89	1.68	4.5	4.8
A 463	0.32	0.55	2.8	6.4
A 488	0.22	0.41	5.0	5.9
BAT 202	0.14	0.37	2.9	3.8
BAT 1061	1.42	1.70	5.9	5.8
BAT 1281	0.96	0.92	5.0	5.0
BAT 1670	0.98	0.87	2.9	2.5
Promedio	0.64	0.94	4.1	4.7

Cuadro 17. Efecto de la manipulación artificial de flores de frijol sobre rendimiento de semilla en cuatro cultivares. Palmira, 1985.

Cultivar	Rendimiento		Semillas Vaina ⁻¹		Semillas m ⁻²	
	Control	Manipulado	Control	Manipulado	Control	Manipulado
-----ton ha ⁻¹ -----						
BAT 477	2.43	2.45	5.4	5.4	210	250
BAT 1481	2.51	2.89	5.3	6.2	280	260
Calima	1.36	1.57	2.0	2.0	95	103
G 1540	1.40	1.39	4.2	4.1	164	191
F Tratamiento	7.8*		0.9		1.2	
Cultivar x Trt.	2.9		1.2		0.8	

* Significativo a $p = 0.5$

El mejor camino para conciliar estos diferentes puntos de vista es quizás asumir que las causas de la abscisión varían con las condiciones de crecimiento y con el genotipo. La abscisión puede resultar de un estrés hídrico o de la competencia entre órganos (vainas) en desarrollo por el nitrógeno, otros nutrientes y carbohidratos. La caída de órganos reproductivos está probablemente relacionada a una regulación hormonal de la abscisión de las vainas pequeñas, en desarrollo dentro del racimo y principalmente debido al "efecto" de las vainas más antiguas. Dicho control regulatorio podría ser ejercido a través de la disponibilidad de hormonas o por la inhibición hormonal de la movilización de fotoasimilados hacia semillas en desarrollo. Diferencias entre cultivares en relación a la producción de etileno en estructuras reproductivas ha sido informada por Izquierdo y Hosfield (1980), y relacionada a niveles de abscisión reproductiva. El-Beltagy y Hall (1975) sugirieron que el etileno es la causa de la abscisión en habas y que existían respuestas específicas al etileno por células que actuaban como "blanco" y que estaban localizadas en los pedúnculos de las vainas. Esta zona específica ha sido descrita por Osborne, 1977 y Webster, 1975.

Otra explicación probable y que explicaría un bajo cuajado de vainas, asumiría que otros órganos o vainas más viejas compiten por fotoasimilados más exitosamente que flores y vainas pequeñas. Wiebold (1981) especuló que una abscisión en aumento en aquellas regiones de la canopia que reciben baja irradiancia debería ser consecuencia de una baja disponibilidad de fotoasimilados en los racimos. Una competencia localizada entre vainas, jóvenes y viejas, en cada "unidad fitomérica" podría causar una abscisión localizada en frijol. La disponibilidad de carbohidratos y el nivel del mismo fue estudiado como agente regulador en la abscisión. Subhradrabandhu (1976) informó que el enriquecimiento con CO₂ y días largos durante la fase reproductiva disminuyeron la abscisión de vainas debido a una alta acumulación de carbohidratos en los tallos del cultivar "Black Turtle Soup". Altos valores de IKI-almidón han sido asociados con una mayor retención de vainas y mayor rendimiento de los cultivares "Nep-2" y "Black Turtle Soup" sobre el cultivar "Tuscola" (Izquierdo et. al., 1980).

Dentro de este mismo contexto, un modelo basado en limitaciones vasculares ha sido postulado en guandul *Cajanus cajan* L. (Rawson y Constable, 1981). Esta explicación asume que los fotoasimilados no podrían ser movidos en cantidad suficiente hacia las flores y vainas pequeñas debido a que el sistema vascular del pedicelo no es todavía totalmente operacional. Las flores axilares (con pedicelos cortos y de mayor sección transversal) asociadas a hojas grandes, cercanas a la fuente podrían aumentar el potencial de rendimiento mediante la reducción de la resistencia al movimiento de fotoasimilados. En trigo la capacidad del floema aparece ser plástica y existen grandes diferencias entre especies de este cultivo que varían hasta 10 veces en el área transversal del floema. Esta variación ha sido asociada a la capacidad de la demanda reproductiva y a causado confusión al considerarse que la translocación no es un factor limitante (Evans et. al., 1970). Sin embargo las mediciones de las tasas de traslocación son difíciles de revisar y los problemas no han sido resueltos (Evans, 1975).

Usualmente se da gran énfasis a la pérdidas de la capacidad de la demanda debida a la abscisión de flores y vainas, pero el aborto de óvulos individuales o de embriones en desarrollo pueden también reducir sustancialmente la capacidad de la demanda. Desafortunadamente datos de aborto de embriones son muy raros dado que la determinación del número de óvulos requiere tediosas disecciones de ovarios individuales. El Cuadro 18 compara el número de semillas por vaina a la cosecha y el número máximo de semillas por vaina encontrada en la muestra analizada. Si nosotros asumimos que el número de óvulos indica el potencial del número de semillas, un 20% o más de pérdida del potencial de rendimiento puede ser explicada como aborto de embriones. Falta sin embargo, demostrarse si tal tipo de aborto refleja defectos del desarrollo o es debida simplemente a insuficiencias de fotoasimilados.

Cuadro 18. Tasa de aborto de embriones, número promedio y máximo de semillas por vaina, número promedio de óvulos por vaina, y peso de las semillas en 5 líneas (White, 1981).

Línea	Tasa de ¹ aborto de embriones	No. promedio semillas/vaina	No. máximo semillas/vaina	Promedio Óvulos/semilla	Peso de la semilla
					mg
6 122	44%	3.5	6.0	6.3	290
6 1540	42%	3.1	5.8	5.3	270
6 6729	41%	2.3	4.8	3.9	440
6 4495	27%	5.9	8.5	8.1	180
6 4459	46%	4.0	7.3	7.4	120

¹ Calculado como 100(1 - semillas por vaina/óvulos por vaina)

Tasas de crecimiento de la vaina

Adicionalmente a la disminución del número de órganos reproductivos, una demanda reducida de cada uno de ellos podría limitar los rendimientos. Si lo anterior es verdad, la tasa de crecimiento de la vaina podría estar correlacionada al rendimiento. En 19 cultivares de frijol las tasas máximas de crecimiento fueron solamente levemente correlacionadas con rendimiento (Fig. 11). Como fuera discutido anteriormente, estos resultados demuestran solo una probable relación y no la causa y el efecto de la misma. Las tasas de crecimiento de la vaina o de la semilla y la duración del mismo pueden reflejar la disponibilidad de fotosintetizados tanto como también la fuerza de la demanda reproductiva. Sin embargo, si ese fuera el caso, un tratamiento que alterara el balance oferta-demanda, tal como remoción de vainas y/o defoliación, no debería alterar el crecimiento de la vaina. Los patrones de crecimiento de vainas bajo tales tratamientos son muy similares cuando son comparados con las diferencias entre cultivares (Fig. 7), y apoyan la posibilidad de que existan efectos sobre la fuerza de la demanda. La tasa de elongación de vainas de 25 líneas de frijol medidas dentro de una prueba internacional (con repeticiones) para evaluación a campo de la tolerancia a sequía (BIDYT-CIAT) y que comprendía un tratamiento sin riego en pos-floración (estrés) y un testigo (con riego), mostró una reducción de 17% en la tasa lineal del elongación (8.96 bajo riego y 7.47 mm día⁻¹ bajo estrés) (Izquierdo y Huepe, 1987, no publicado).

Índice de cosecha

Si la fuerza de la demanda es un factor limitante, uno podría esperar que una proporción relativamente larga del peso del cultivo a la madurez fuera como tejido vegetativo en vez de semilla. Para evaluar esta posibilidad el "índice de cosecha" es calculado usualmente como:

$$IC = \text{Rendimiento de semillas} / \text{rendimiento biológico},$$

donde el rendimiento biológico es simplemente la totalidad del peso seco del cultivo a la madurez. Mientras que aumentos en el rendimiento de algunos cultivos han sido relacionados a aumentos del índice de cosecha (Wallace *et. al.* 1972), los datos de correlaciones entre rendimiento e índice de cosecha deben ser juzgados con mucha cautela, e inclusive con escepticismo. Dado que el índice de cosecha es calculado a partir de datos de rendimiento, cualquier correlación incluye un artefacto estadístico y en general se considera que el mismo está inflado artificialmente (Charles-Ewards,

1982). Simplemente utilizando pares de números al azar para calcular valores artificiales del índice de cosecha uno puede generar una correlación altamente significativa. Valores representativos obtenidos para frijol tales como un índice de cosecha promedio de 0.58 y un rendimiento promedio de 2.0 ton ha⁻¹ fueron generados con números al azar, y 20 pares de números dieron la correlación de $r^2 = 0.77$ (Fig. 12).

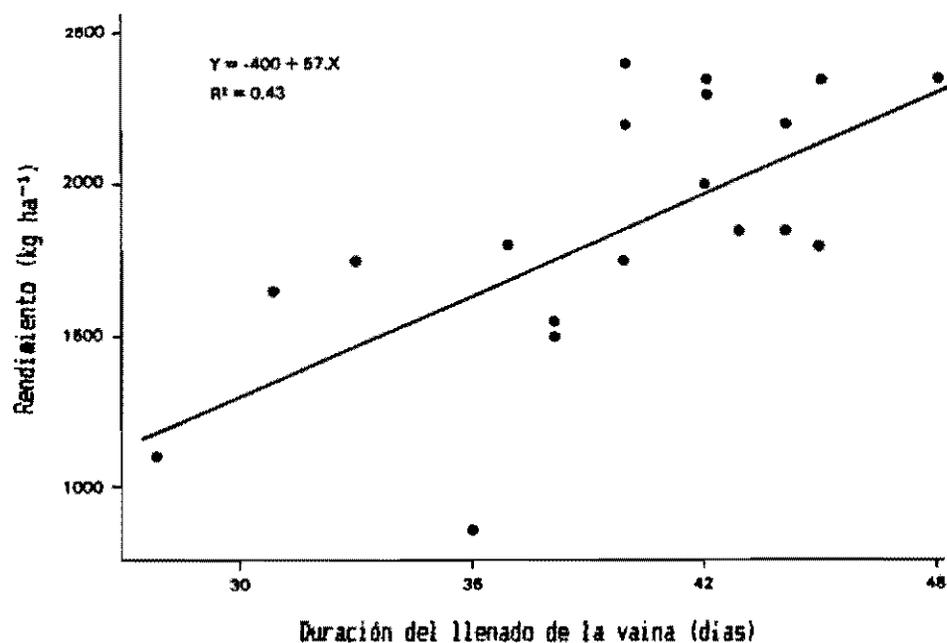


Fig. 11 Relación entre rendimiento de semilla y duración del llenado de la vaina para 20 líneas de frijol. CIAT-Palmira, 1984.

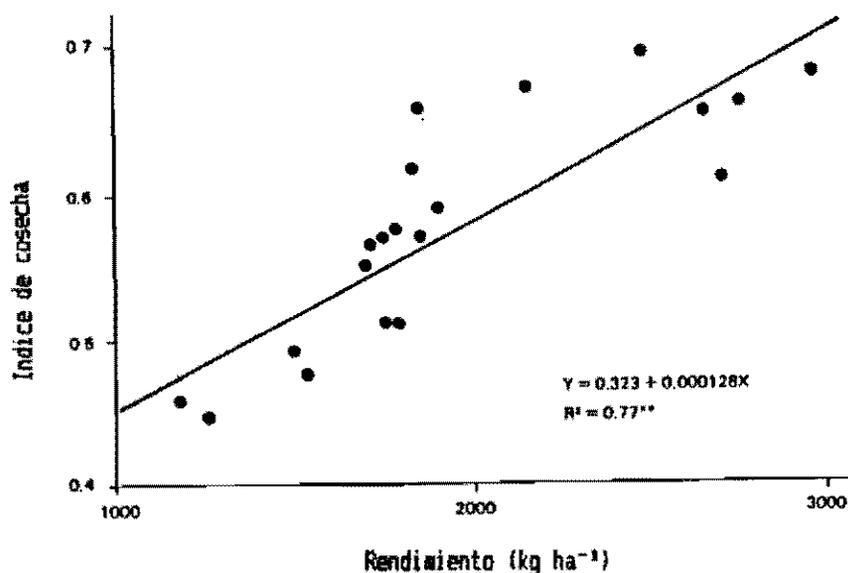


Fig. 12 Correlación artificial del rendimiento e índice de cosecha calculado a partir de pares de números al azar.

Adicionalmente al problema de interpretar los valores de los índices de cosecha, en frijol debemos agregar las diferencias varietales en abscisión foliar y senescencia de tallos durante la madurez. Ello hace difícil decidir cuales tejidos incluir en una muestra para determinar el IC. Las dificultades incluyen decidir como tomar la muestra y como manejarla subsecuentemente. Un muestreo aislado podría inflar los valores de las líneas precoces. Si nosotros permitimos que las muestras se sequen al aire después de la cosecha, podríamos obtener valores reducidos dado que la respiración puede continuar causando pérdidas de peso.

Como forma de enfrentar algunas de las anteriores limitaciones, debidas a diferencias entre cultivares por abscisión de hojas a la madurez, un índice de cosecha modificado (Kohashi-Shibata y da Costa, 1980), ha sido propuesto como $ICM = \text{rendimiento de semilla} / \text{rendimiento biológico acumulado total a la madurez fisiológica} + \text{peso seco de órganos abscisionados (flores, vainas y hojas)}$. El receptáculo para coleccionar muestras de órganos abscisionados en condiciones de campo descrito por Izquierdo y Hosfield (1982) es apropiado para obtener el peso seco dichos componentes. La Figura 13 muestra una alta correlación significativa entre ICM y el rendimiento final, aunque este resultado podría ser también un artefacto.

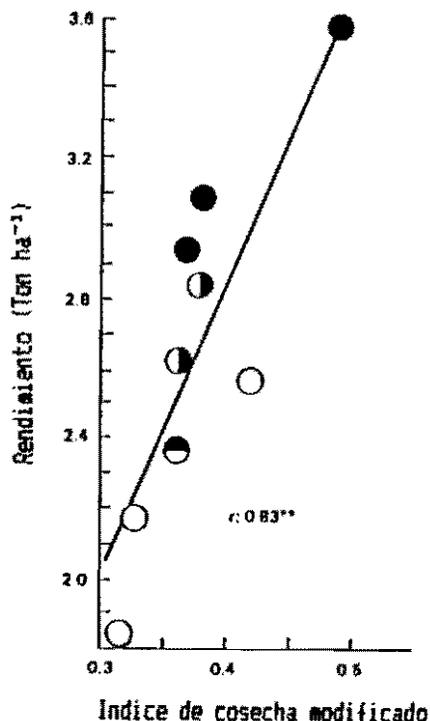


Fig. 13 Índice de cosecha modificado (ICM) y rendimiento de 9 cultivares de frijol con diferente arquitectura de planta. (●:arquetipo;○:clásico II;◐arbusativo pequeño;◑arbusativo alto y erecto). Fuente: Izquierdo, 1981a)

Masaya (comunicación personal) comparó el índice de cosecha con otros parámetros para seleccionar plantas individuales en poblaciones segregantes F_2 y F_3 , y encontró que fue esencialmente inútil (Cuadro 19). Es necesario realizar más investigaciones para evaluar si el ICM puede constituirse en una herramienta para solucionar las limitaciones encontradas con el índice de cosecha convencional.

Cuadro 19. Rendimiento promedio de semillas de progenies F_2 , derivadas de selecciones individuales de plantas en la F_2 usando varias combinaciones de criterios de selección; IC: índice de cosecha; PS: peso seco de la planta; RD: rendimiento diario. Números entre paréntesis indican plantas F_2 en una categoría de selección. Masaya, comunicación personal.

Cruzamiento	Rendimientos parentales Hembra Macho		Criterio de Selección						
			Criterio				Criterio		
			1	2	3	4	4 más		
		IC	PS	RD	VS	1+2	1+3	2+3	
-----g parcela ⁻¹ -----									
A 429 x XAN 112	268	256	266 (20)	312 (10)	283 (3)	270 (62)	-	-	287 (13)
A 429 x Fata de Zope	268	259	258 (16)	286 (9)	-	269 (23)	-	258 (2)	317 (4)
A 429 x Pecho Amarillo	268	285	253 (21)	253 (9)	-	263 (128)	-	-	282 (9)

3. Partición de fotoasimilados:

Más allá del análisis sobre cuales características específicas de la fuente o de la demanda afectan al rendimiento, una hipótesis alternativa es la que postula que el proceso de distribución y partición de fotoasimilados es deficiente. Adams (1973, 1975, y 1981) ha propuesto una serie de modelos arquitecturales que enfatizan la necesidad de seleccionar cultivares más eficientes en movilización de materia seca y nitrógeno a las semillas. Si un cultivar acumula fotoasimilados y nitrógeno durante el crecimiento vegetativo y luego puede removilizarlo durante el llenado de las vainas, este efecto jugará un rol importante durante la senescencia y permitirá obtener altos rendimientos. Tal tipo de fisiología combinada con una planta de arquitectura erecta y vuelco reducido permitiría una mayor eficiencia fotosintética durante el período de llenado de grano.

Sin embargo las modificaciones en la arquitectura de la planta no necesariamente conducen a una mayor eficiencia en traslocación. Gay et. al., (1980) señala que la ventaja en rendimiento de las variedades mejoradas sobre las antiguas están asociadas a cambios en eficiencia fisiológica. El modelo morfológico que caracteriza al arquetipo de Adams, ha producido aparentemente, no solo una planta más deseable desde el punto de vista agronómico (con resistencia al vuelco, y facilidad para la cosecha mecánica), sino también, ha permitido un mayor rendimiento a través de una mayor eficiencia fisiológica relacionanda a la duración del llenado, el reparto y removilización de fotoasimilados (Izquierdo, 1981).

Hipotetizar que la tolerancia al estrés puede ser debida a la removilización de reservas es atractivo pero sin embargo tiene sus limitaciones. La habilidad de superar un estrés a través de la removilización de asimilados no está necesariamente ligada a la capacidad de almacenar. La partición y la removilización son necesarias y deben ser consideradas en programas de mejoramiento. Esta sugerencia es consistente con el hecho de que los frijoles arbustivos caracterizados por un

corto y rápido periodo de llenado, tienen alto reparto y removilización de materia seca. Estos cultivares sin embargo son susceptibles a la reducción del área foliar debido a estrés físicos o biológicos. En estas circunstancias, una vez que la fotosíntesis es detenida en plantas arbustivas, el llenado de la semilla depende casi exclusivamente de la removilización. Hay evidencias que apoyan que la sequía aumenta la removilización de asimilados (Samper y Adams, no publicado) y ellas señalan la necesidad de futuras investigaciones. Aspectos de este problema serán discutidos en la siguiente sección.

4. Componentes del rendimiento:

Un grupo especial de hipótesis concerniente a la partición de asimilados son aquellas que relacionan características tales como el peso de la semilla, semillas por vaina o por inflorescencia, y número de vainas. Estas características pueden ser definidas en forma tal que cuando ellas se multiplican conjuntamente, su producto es igual al rendimiento. Estos "componentes del rendimiento", como ellos han sido llamados, fueron utilizados en 1925 por Engledow para estudios de rendimiento de trigo, pero los análisis de componentes de rendimiento son frecuentes también en cultivos de leguminosas. Para frijoles, los componentes pueden ser definidos como:

Rendimiento = PS x SV x NM, donde
PS = peso de la semillas individuales
SV = semillas por vaina
NM = nudos por m²
VN = vainas por nudo

Estos componentes también sirven para calcular otros componentes:

SV x VN x NM = semillas por m²
PS x SV = rendimiento por vaina
SV x NM = vainas por m²
PS x VN x SV = rendimiento por nudo

Los componentes pueden ser subdivididos para distinguir entre ellos a los componentes que pertenecen al tallo principal o a las ramas (ej. Bennett et. al., 1977).

La estrategia más simple para aumentar el rendimiento a través de la selección por componentes de rendimiento plantea la posibilidad de aumentar un componente sin modificar a los otros debiendo entonces aumentar el rendimiento final. Esto, aparentemente en teoría, es algebraicamente correcto, pero sin embargo en la práctica los estudios de variación de componentes en diferentes genotipos muestran generalmente que para pares de componentes cuyos productos son iguales, (peso de la semilla x número de semillas por m²), la correlación dentro del par es negativa (Cuadro 20). Este efecto ha sido denominado "compensación de los componentes de rendimiento" por Adams (1967), y es atribuida al crecimiento compensatorio que influye en la distribución de recursos limitantes del rendimiento afectados por factores genéticos y ambientales. La principal implicancia de este proceso es que la selección por un nivel alto de un componente no resultará probablemente, en un aumento del rendimiento.

El aceptar sin embargo que los componentes de rendimiento se compensan entre si, no necesariamente significa eliminar la posibilidad de identificar una combinación óptima de componentes. Gráficas en las diferencias varietales en los componentes cuyos productos igualan al rendimiento (Fig. 14) ilustran la tendencia general de esta compensación, pero desviaciones de las curvas para rendimientos constantes muestran que existe más variación que la explicada por la compensación y con ello uno podría esperar líneas con altos rendimientos que representan alguna combinación óptima de componentes.

Cuadro 20. Correlaciones entre pares de componentes de rendimiento (aquellos cuyos productos son iguales a los rendimientos) para dos pruebas de frijoles arbustivos. Fuente: White, 1981.

	Prueba con:	
	10 cultivares	38 cultivares
Peso de semilla vs. semilla m^{-2}	-0.81**	-0.86**
Rendimiento de vainas $^{-1}$ vs. vainas m^{-2}	-0.65	-0.80**
Rendimiento de nudos $^{-1}$ vs. nudo m^{-2}	-0.21	-0.77**

*,** significativos a la $p = 0.05$ y $p = 0.01$, respectivamente.

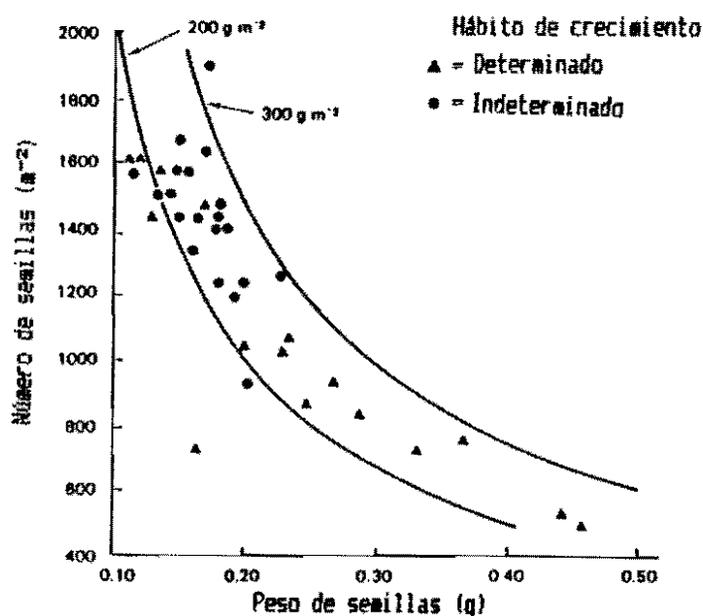


Fig. 14 Compensación de componentes de rendimiento dentro de 38 líneas de frijol. Las curvas representan niveles de rendimiento constante. Fuente: White, 1981.

5. Estrategias integradas:

Como fuera mencionado anteriormente los mejoradores de plantas no han obtenido todavía resultados promisorios relativos a aumentos sustanciales del rendimiento del frijol con la excepción de desarrollar variedades resistentes o tolerantes a enfermedades las cuales permiten una mejor expresión del potencial genético.

Enfoques integrados, considerando tanto la morfología de la planta como la eficiencia de su fisiología han sido definidos en ideotipos de cultivos adaptados a ambientes específicos. Donald (1968) enfatizó que una planta ideotipo debe ser un pobre competidor. Esta ruptura de las líneas tradicionales de pensamiento proviene del entendimiento de que la planta individual, dentro de la comunidad, expresará su potencial de rendimiento más completamente si ella sufre un mínimo de interferencia o competencia por parte de sus vecinos. Se espera que el cultivo "ideotipo" haga mínima la demanda de recursos por unidad de materia seca producida pero la comunidad, como un todo, debe extraer una máxima cantidad de recursos.

En frijol, características tales como hábito determinado, maduración temprana y hojas pequeñas han sido consideradas útiles para aumentar la adaptación genotípica (Silvera, 1974). Adams (1973) sugirió un ideotipo de frijol para monocultivo e hipotetizó que solamente pocos cambios eran necesarios para adaptar este modelo como un exitoso competidor al ser cultivado asociado a maíz. Sugirió asimismo que el tamaño de la hoja debería ser mediano a pequeño y que la capacidad de demanda de órganos reproductivos debería aumentar a través de un aumento del número de flores por racimo y del número de semillas por vaina. Desde el punto de vista fisiológico sugirió que sería deseable aumentar la tasa neta de intercambio de CO_2 , la tasa de traslocación de fotoasimilados a las estructuras reproductivas, y seleccionar por un índice de cosecha alto.

Tanaka (1974) sugirió un frijol indeterminado con muchas vainas sobre el tallo principal, como apropiado para cultivo consociado con maíz.

Adams (1973), mencionó así mismo que líneas isogénicas, modelos y análisis factoriales, eran herramientas útiles en la construcción y diseño de ideotipos de planta, pero que había un número muy limitado de estudios conducidos en frijol. Denis (1971) utilizó el análisis factorial para variables de tipo de planta en frijol. Este método fue utilizado por Samper y Adams, 1985, (no publicado), encontrándose que más del 60% del total de la varianza fue atribuible al factor denominado "partición" bajo condiciones de estrés hídrico. Mejoramiento por modelos morfo-fisiológicos han sido aproximados a través de líneas mejoradas que han aparecido con buenos rendimientos en condiciones de monocultivo (Adams, 1981).

6. Una nueva estrategia:

De la revisión de las estrategias para aumentar el rendimiento potencial del frijol, se desprende que es necesario proveer nuevas ideas. Los componentes básicos de nuestra estrategia no son radicalmente diferentes a aquellos descritos para cereales (ej. Donald, 1968; Chandler, 1969), y comparten componentes de las propuestas anteriormente descritas para leguminosas de grano.

Nuestra primera premisa es que la estrategia debe ser desarrollada en el contexto de un manejo agronómico apropiado. Nosotros sugerimos un monocultivo con espaciamiento estrecho a 30 cm entre hilera a densidades de 40 plantas por m^2 . El hecho de que estas prácticas no establezcan un máximo rendimiento con los materiales existentes es irrelevante desde que el interés no es en los actuales cultivares si no en un nuevo tipo de cultivo del frijol. Una abundante suplementación de nitrógeno o fijación del mismo sería requerida. Para una 1 ton ha^{-1} de aumento de rendimiento son necesarios 80 a 100 kg ha^{-1} de nitrógeno adicional, asumiendo 50% de pérdidas en tejidos que no tienen semillas o pérdidas debida a lixiviación o volatilización. Para alcanzar tales niveles de fertilización nitrogenada, se requerirían varias aplicaciones fraccionadas de nitrógeno y un manejo especial para maximizar la fijación de nitrógeno. Algunos estudios recientes en soja con cultivos bajo inundación han producido 40% de aumento en el crecimiento sobre irrigación convencional, sugiriendo que el manejo del agua puede requerir una mejora sustancial en el futuro (Nathanson *et. al.*, 1984).

Una morfología especial (ej. tallos determinados y sin ramas laterales) es menos importante que la respuesta del cultivo a alta fertilidad. De la misma forma que los cambios introducidos en los cultivares de arroz (Chandler, 1967), plantas que demuestren respuestas limitadas al nitrógeno, en términos del elongación de tallo y expansión de las hojas, son necesarias. Esta respuesta probablemente sería correlacionada con la habilidad de producir ramas reducidas, y un menor tamaño de hoja. Las raíces y los tallos deberán ser mejorados para aumentar la resistencia al vuelco.

La demostración de que la respuesta al fotoperíodo está relacionada con rendimiento, ha establecido la necesidad de asegurar una adaptación climática adecuada. La reducción de la respiración de mantenimiento a altas temperaturas, sería muy útil. La partición de nitrógeno permitiría un almacenaje en tejidos no-foliáres, que luego serían removilizados durante el llenado

de las vainas. Ello podría requerir una reducción de la demanda de las vainas en los momentos iniciales del llenado.

Combinaciones específicas de los componentes de rendimiento no deberían ser buscados específicamente, pero mantener semillas pequeñas (de 180 a 250 mg por semilla) sería muy útil. El número de semillas por vaina debería ser monitoreado en relación al número de óvulos por vaina para asegurar de esta forma la eficiente formación de las semillas.

En los primeros 15 a 20 días después de la emergencia, la curva de crecimiento del cultivo debería ser más lenta que en los actuales cultivares reflejando una menor distribución de fotoasimilados a las hojas en crecimiento. El crecimiento reproductivo debería ser reducido en los momentos iniciales, dado que esto estaría asociado con una mayor duración foliar durante el llenado de las vainas. Ello aseguraría un mantenimiento de tasas altas de llenado de semilla hasta la madurez.

A pesar de que el ideotipo anterior podría tener un mayor potencial de rendimiento, la habilidad competitiva debería ser sacrificada (Jennings y Jesus, 1968). El cultivo entonces se comportaría pobremente en mezclas con variedades tradicionales, consociado a otros cultivos o, en presencia de alta población de malezas. La variabilidad en rendimiento individual por planta debería ser baja, el cultivo debería tener una pobre tolerancia a la defoliación, cualquiera fuera su causa.

La forma más eficiente para desarrollar un cultivar que satisficiera estos requisitos requiere que primero se prueben los rendimientos de un amplio rango de materiales climáticamente adaptados a las condiciones agronómicas anteriormente especificadas. La fecha de madurez debería ser recordada para corregir los rendimientos por la longitud del ciclo de crecimiento. La búsqueda por caracteres específicos debería empezar con resistencia al vuelco, respuesta al nitrógeno, y un menor tamaño máximo de hoja. Una menor respiración de mantenimiento es deseable, pero dado que el equipo necesario para su evaluación es muy caro, no es sugerida como criterio primario de selección.

Para aquellos sitios donde la tardicidad puede ser explotada, selección por este carácter podría ser útil, pero solamente si ello es combinado con una fuerte selección contra materiales de baja carga reproductiva ("pobre adaptación" o bajo cuajado de vainas). Estrategias de selección deberían incluir floración tardía y a un número alto de nudos para la primera inflorescencia sobre el tallo principal. Selección muy rigurosa de materiales parentales de conocida adaptación debería ser útil. Otra característica deseable para este ideotipo podría emerger a través de la selección directa por rendimiento, pero no se debería invertir recursos en la búsqueda individual de los misaos.

7. Problemas especiales:

En las secciones precedentes hemos discutido el potencial de rendimiento con poca referencia a problemas de cultivos específicos o limitaciones del tipo de semilla. Sin embargo la maximización del potencial de rendimiento es a menudo perseguida a través de limitaciones específicas. Problemas asociados con cultivos mixtos o mezclas de variedades de frijol, son particularmente difíciles. Aumentar el rendimiento potencial en variedades de frijol son semillas medianas o grandes y en líneas precoces ha sido bastante dificultoso. Estos son dos temas que serán discutidos a continuación.

Cultivares con semilla de tamaño mediano a grande

Para condiciones que permita rendimientos de 2.5 a 3 ton ha⁻¹, líneas con semillas medianas a grandes (a continuación referidas como semillas grandes, por simplicidad), típicamente riden 0.5 ton ha⁻¹ menos que aquellas líneas que tienen semillas pequeñas. Comparando los promedios sobre tres pruebas de 57 líneas que variaban desde 170 a 470 mg por semilla, el tamaño de la semilla explicó aproximadamente el 49% de la variación en el rendimiento (Fig. 15). Esto podría sugerir que para

obtener mayores rendimientos, las líneas con semillas pequeñas son necesarias, pero esto tiene que ser balanceado contra las preferencias de los consumidores por semillas más grandes. Por lo tanto, existe un considerable interés por identificar causas de estas diferencias en los rendimientos potenciales.

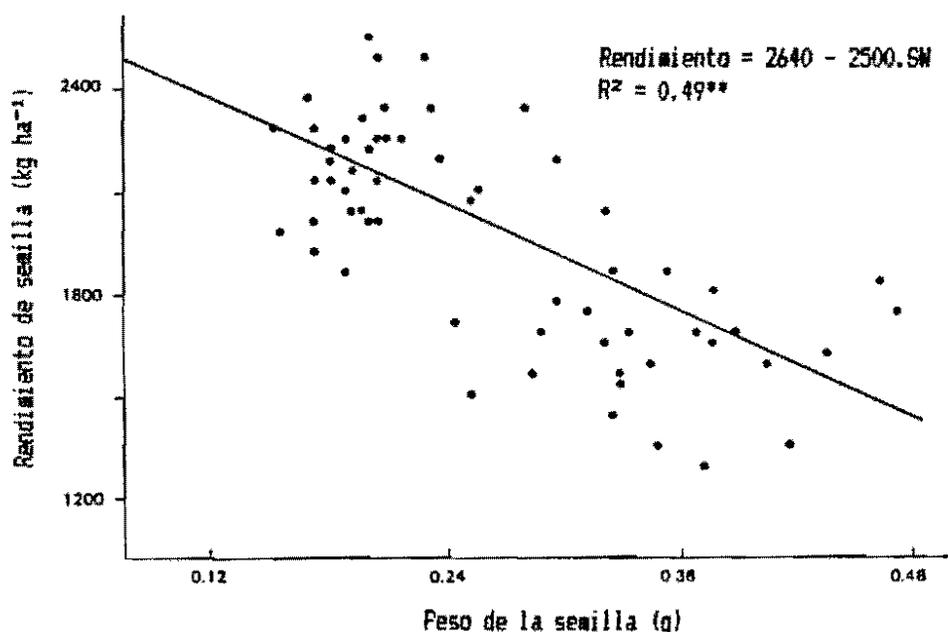


Fig. 15 Comparación de las medias de rendimiento de semilla de tres pruebas en dos localidades y pesos individuales para 57 cultivares de frijol. CIAT, 1984 y 1985.

La hipótesis más persuasiva, debido a la aceptación de resultados recientes, denota que cultivares con semillas pequeñas o grandes representan distintos grupos genéticos de orígenes diferentes. Las líneas con semillas pequeñas son predominantemente Mesoamericanas en origen, mientras que las líneas con semillas grandes tienen un origen Andino (Gepts *et. al.*, 1984). Los grupos son suficientemente diferentes de manera tal que las progenies de los cruzamientos intergrupos usualmente producen híbridos enanos F1 (Singh y Gutierrez, 1984).

Aceptando que los grupos tienen diferentes orígenes, que son difíciles de intercruzar y que existe una muy pequeña introgresión entre los grupos, las diferencias en el potencial de rendimiento reflejan diferencias en la adaptación de los cultivares. Los tipos de semilla pequeña, Mesoamericanos, están adaptados a plagas, enfermedades y condiciones de suelo típicas de las alturas medias (1800-1600 m.s.n.m.) de Mesoamérica, mientras que los grupos de semillas grandes, están adaptados a mayores elevaciones (1000-3000 m.s.n.m.) de Los Andes. Aunque muchos cultivares son cultivados fuera de las regiones de origen, la dificultad de cruzar ambos grupos a limitado las posibilidades de transferir componentes de adaptación, los cuales podrían mejorar el rendimiento.

Evidencias que apoyan las diferencias en adaptación se encuentran en comparaciones de respuestas fotoperiódicas entre distintos grupos en términos del tamaño de la semilla (Cuadro 21).

Materiales con semillas grandes, son sensibles al fotoperíodo y en cambio, los cultivares con semillas pequeñas son del tipo de día neutro. En pruebas de rendimiento, realizadas a diferentes alturas en Colombia, los materiales con semillas grandes rinden pobremente en los sitios de

temperaturas intermedias, pero fueron superiores en los sitios frios. (Fig. 16). Austin y MacLean (1972b) notaron que los materiales con semillas grandes germinaban más rápido a temperaturas más frías (12°C) que las variedades de semillas pequeñas, y sugirieron que esto podría proveer una técnica muy fácil para separar características.

Cuadro 21. Respuesta fotoperiódica de la floración para diferentes grupos de germoplasma en el CIAT, y de acuerdo al tamaño de semilla.

Tamaño de semilla	Número de entradas con una respuesta fotoperiódica determinada de la floración*		
	Día neutro	Intermedia	Sensible
Pequeños (menos que 28 mg)	53	27	20
Medianos (28 a 35 mg)	24	36	52
Grandes (mayor que 35 mg)	16	24	59
	Chi ² =	47,	p < 0.001

* Basado en el atraso en la floración bajo 18 horas fotoperíodo artificial comparado con fotoperíodo natural de 12 horas en Palmira, Colombia.

Una segunda línea de argumentos está en relación con la suposición de que los procesos de desarrollo que determinan el tamaño de la semilla, comparten el control genético que afectan a otros procesos del desarrollo y por lo tanto el tamaño grande de las semillas puede estar obligatoriamente ligado con mayor tamaño de otros órganos o tejidos de la planta. Estos tamaños mayores pueden ser desventajosos. Por ejemplo en otros cultivos, el tamaño grande de la fruta resultan en tamaños celulares mayores que afectan los tamaños de las hojas, estomas, granos de polen y otros tejidos, siendo este fenómeno denominado "gigantismo" (Schwanitz, 1967). En frijol, el peso de la semilla está a menudo positivamente correlacionado con el tamaño de la hoja y el largo promedio del internudo y ha sido encontrado que se correlaciona con los tamaños celulares (Fig. 17).

Asociaciones cercanas han sido establecidas entre el tamaño de la hoja, el tamaño de la vaina y el tamaño de la semilla en frijol (Duarte y Adams, 1972) y entre el tamaño de la hoja, el tamaño de la lemma, y el tamaño de la semilla en cebada (Hamid, y Grafius, 1970). Estas relaciones son explicables bajo la suposición de influencias genéticas comunes sobre tejidos homólogos. La suposición de homología entre hojas y semillas pueden ser razonable sobre la base de que cada órgano es iniciado en estados primordiales tempranos a partir de meristemas apicales.

Tamaños celulares más pequeños han sido asociados a altas tasas fotosintéticas y tolerancia a la sequía en otros cultivos. (Black *et. al.*, 1976; Cutler *et. al.*, 1977; Nobel, 1980).

Las relaciones entre tamaño de la semilla y crecimiento de la vaina, pueden influenciar el rendimiento potencial. Si los cultivares con semillas grandes tienen vainas individuales de mayor tamaño, esto podría a su vez, requerir de una mayor tasa de crecimiento de la vaina o de un periodo de llenado más extenso. Los cultivares de semillas más grandes podrían tener una demanda reproductiva excesiva dentro de la unidad hoja-racimo. White (1981) encontró una correlación significativa y positiva de 0.86 y 0.85 entre tamaño de la semilla y el peso seco de la vaina para 10 y 38 líneas, respectivamente. Sin embargo en estudios del crecimiento individual, el tamaño de la semilla y la tasa de crecimiento de la vaina no fueron correlacionadas (CIAT, 1985). Las diferencias en tamaño de

la vaina resultaron primariamente a partir de la variación de la duración del llenado y no de la tasa del mismo. Esto concuerda con diferencias observadas en el periodo lineal del llenado que fuera encontrado entre diferentes arquitectura de planta y fuertemente asociadas fuertemente al rendimiento final (Izquierdo y Hosfield, 1983).

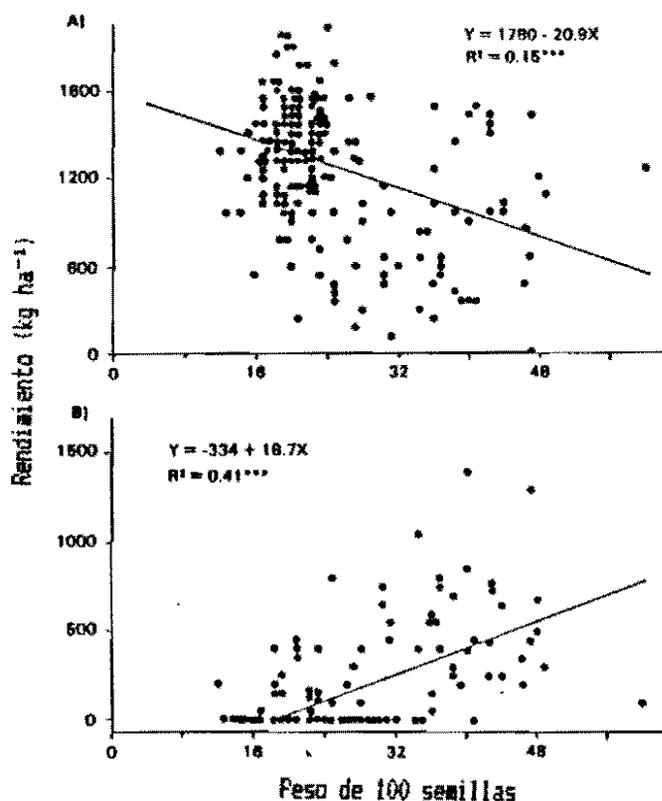


Fig. 16 Relación entre el rendimiento de semilla y peso de 100 semillas en dos localidades en Colombia: A) Sante Fe de Antioquia (27 °C). B) Pasto (13 °C promedio de temperatura). CIAT, 1978 y 1979.

Claramente las causas de las diferencias en potencial del rendimiento entre tamaños de semillas pequeñas y grandes no están bien establecidas y las hipótesis abundan. Las diferencias en adaptación son probablemente de mayor importancia pero, aceptando esto, uno todavía puede dejar abierta la posibilidad de que características asociadas a semillas grandes son mecanismos de adaptación para climas más fríos.

Precocidad o maduración temprana

Para ambientes con limitaciones de temperatura, existe una fuerte motivación para lograr el aumento de los rendimientos. Aunque hay muchos argumentos en favor de que el potencial de rendimiento pueden ser aumentado directamente con líneas de maduración temprana, los investigadores han sugerido que otras características podrían ser ventajosas en las líneas precoces.

Antes de considerar algunas estrategias para aumentar el rendimiento en líneas precoces, nosotros debemos considerar la definición de precocidad. Dado que existe un fuerte efecto del clima y del fotoperiodo sobre la tasa de madurez, no existe una definición rígida ni tampoco hay líneas que

expresarán su precocidad en todas las condiciones. Sin embargo como una aproximación grosera, nosotros podemos asumir que una línea "normal" del CIAT, Palmira, madura en 75 a 80 días, por lo tanto las líneas precoces deberán de madurar en 58 a 68 días.

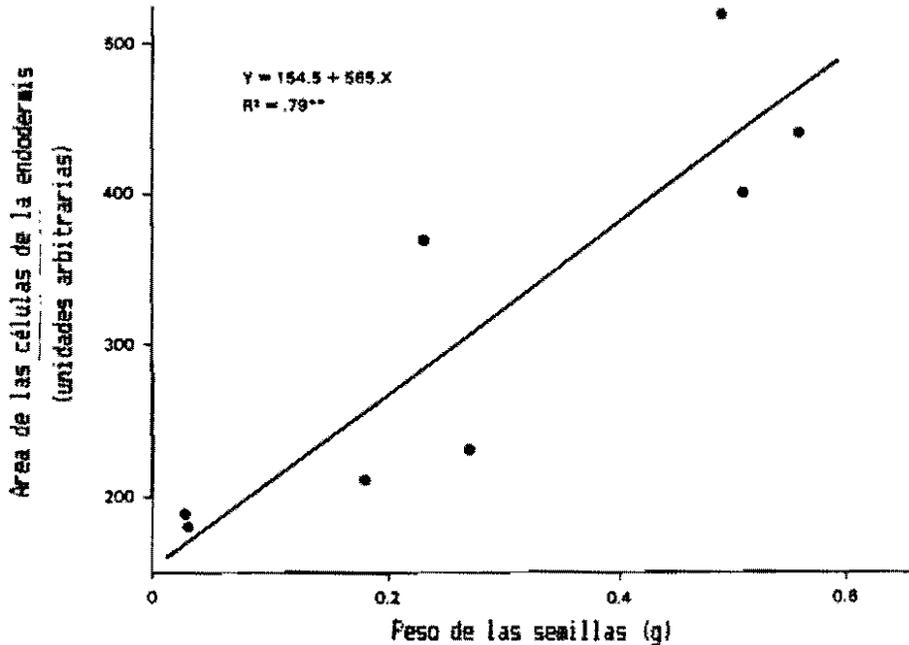


Fig. 17 Relación entre el tamaño de las células de la endodermis y el peso de la semilla en 8 cultivares de frijol. El tamaño de la célula es medido como el área de la sección transversal expresado en unidades arbitrarias.

La importancia de un manejo agronómico especializado para las líneas precoces también acredita una nota. Aceptando que las limitaciones de la oferta de fotoasimilados puede ser crítica en líneas precoces, un rápido funcionamiento del área foliar puede ser mirado como un punto muy importante. Más allá de buscar variedades con estas características los patrones de plantación y la densidad deben ser modificados para establecer una canopia y una cubierta de cultivo lo más rápidamente posible. Para cuatro líneas tempranas, Molina (1986) encontró que un patrón de plantación de 20 por 20 cm resultó en una cobertura mayor a los 30 días, un mayor peso seco del cultivo a los 50 días, y un rendimiento de semilla mayor que espaciamientos a 30, 45, o 60 cm con la misma población por unidad de superficie (Cuadro 22).

Un tamaño grande de semilla ha sido frecuentemente mencionado como un mecanismo para alcanzar un rápido establecimiento del cultivo (Rodríguez, 1986), pero comparando 40 líneas precoces, el peso de la semilla no fue correlacionado con el rendimiento o con el rendimiento dia^{-1} (Cuadro 23).

Si un ciclo de crecimiento de escasa duración resulta en un número limitado de sitios para el llenado, vainas relativamente grandes, o un número mayor de vainas por nudo aumentaría el tamaño de la demanda de fotoasimilados. En contraste, para un cultivo con periodo corto de llenado de las vainas, una eficiente distribución de la demanda debería ser crucial, y esto a su vez sugeriría la ventaja de los materiales precoces con vainas pequeñas pero distribuidas sobre un amplio rango de sitios de llenado.

Argumentos que favorecen tanto una duración corta o larga del llenado de las vainas pueden ser dados. Desde que la duración del llenado de la vaina está positivamente correlacionado con el rendimiento uno podría pretender encontrar cultivares que maximizaran este período dentro del

crecimiento de líneas tempranas. Alternativamente si todo el crecimiento vegetativo determinara el rendimiento del cultivo, una línea que tenga una floración tardía, pero que llene las vainas rápidamente, podría ser preferida.

Muchas otras estrategias han sido sugeridas para aumentar el potencial de rendimiento en las líneas tempranas. El lector podría obtener nuevos argumentos en Rodríguez (1986).

Cuadro 22. Rendimiento de cuatro líneas tempranas sembradas a cuatro espaciamientos entre hilera, pero conservando una población de plantas de 20 plantas m⁻². Palmira, 1985.

Cultivar	Distancia entre hileras (cm)			
	60	45	30	20
	-----kg ha ⁻¹ -----			
RAB 60	2520	2100	2290	2700
XAN 145	2340	2060	2240	2610
BAT 41	2110	2180	2090	2300
G 3807	1640	1890	1870	1950
Promedio	2150	2060	2120	2390
E.E.	para diferencias de promedio de tratamientos = 102			

Cuadro 23. Correlaciones entre rendimiento y otros parámetros para 40 líneas precoces más G 4525. Palmira, 1984b.

	Rendimiento	Rendimiento/día	Días a la madurez
Rendimiento/día	.99**	-	
Días a la madurez	.80**	.72**	-
Peso seco del cultivo	.87**	.85**	.77**
Índice de cosecha	.18	.23	-.08
Peso de 100 semillas	.14	.14	.18
Semillas/vaina	.28	.26	.23
Vainas/m ²	.68**	.68**	.49**

** Significativo a la p = 0.01

B. Potencial de la biotecnología u otras estrategias en el futuro:

Las discusiones previas han girado en torno a lo que se podría considerar como estrategias convencionales para aumentar el potencial de rendimiento. Sin embargo, con los avances de la técnica de manipulación de genes y la propagación de plantas, existe la posibilidad de que ciertos avances puedan resultar a partir de otras estrategias.

A pesar de que la explotación de la heterosis a través del uso de semillas híbridas ha mostrado pocas posibilidades en frijol (Gutiérrez y Singh, 1984), otras estrategias para explotar la heterosis también existen. En algunos cultivos, la semilla es producida sin la recombinación genética que ocurre durante la meiosis (Bashaw, 1980) a través de un proceso denominado apomixis o más específicamente "agamospemia" (formación de la semilla sin la producción de gametos). La apomixis ocurre en muy baja frecuencia en las leguminosas de grano (Sobolev *et. al.*, 1976), pero con un mayor entendimiento del control de la meiosis, podría ser posible obtener cultivares apomicticos, en la misma forma que se han propuesto para papa (Hermesen, 1980). Alternativamente, la apomixis puede ser buscada a través del mejoramiento por mutaciones. La apomixis complica enormemente el mejoramiento, pero recombinando propensión por apomixis con inducción química, esto podría ser minimizado (Iwanaga, 1983).

Otra estrategia para explotar la apomixis es a través de la propagación vegetativa. En algunas áreas de la producción de frijol, ya se realizan algunos trasplantes de plántulas (Singh, comunicación personal), y la introducción de material propagado vegetativamente debería ser promovida. Hoy en día es difícil propagar frijoles a partir de cultivo de tejido (Mroginski y Kartha, 1984), pero si las limitantes son superadas, híbridos F1 podrían ser fácilmente propagados a través de cultivo de tejidos y distribuidos como embriones somáticos, (propágulos similares a los embriones sexuales normales).

Se ha realizado un trabajo considerable en cultivo de tejidos de *Phaseolus vulgaris*, pero al momento no existen datos publicados sobre un protocolo confirmado y completo de generación *de novo* a partir de tejido caulinar, suspensiones celulares, o cultivo de protoplastos. La regeneración de plantas por cultivo *in vitro* ha sido solamente exitosa con meristemas apicales y desde embriones cigóticos principalmente.

Cultivos de ápices meristemáticos, callos y suspensiones celulares son relativamente fáciles de establecer y han sido empleados en diversos estudios, pero los resultados de regeneración son pobres. En una información nunca confirmada, dos plantas fueron regeneradas de 400 cultivos de callos cuando los explantes originados a partir de hojas de *Phaseolus vulgaris*, fueron cultivados en un medio suplementado con "extracto" de semilla de frijol (Crocomo *et. al.*, 1976). Un promedio de 15 yemas regeneradas por cada ápice explantado ha sido obtenido a partir del cultivar "Palmital Precoce" con un completo recobro de plantas después de tres subcultivos con ácido giberélico (GA₃) y ácido naftalenético (ANA) (Martins y Sondhal, 1984). Resultados recientes de investigación en el CIAT, han mostrado que la inducción y formación de embriones somáticos sobre la superficie de cultivos de callos es posible (Roca, 1986, comunicación personal). Pero para obtener resultados más prometedores es necesario un completo entendimiento de los procesos de regeneración de plantas de frijol a partir de cultivo de tejidos.

Las técnicas corrientes de hibridación de leguminosas han permitido un número limitado de cruzamientos intergenéricos (Alvarez *et. al.*, 1981). Las investigaciones en fusión de protoplastos para producir híbridos somáticos sugieren la posibilidad de plantas de leguminosas de grano conteniendo información deseable de distintos géneros relacionados (Schieder, 1982). Por lo tanto, cultivares de frijol con la madurez tardía y la arquitectura de la soja podrían resultar a partir de híbridos somáticos entre frijol y soja. Existe una considerable información sobre la fusión de protoplastos de soja con plantas no leguminosas, pero en ningún caso plantas han sido regeneradas (Mroginski y Kartha, 1984).

Asumiendo que los frijoles podrían ser cultivados en ambientes donde el mecanismo fotosintético C_4 es ventajoso, uno podría pensar en la posibilidad de convertir frijoles al mecanismo C_4 . La búsqueda en más de 60,000 plantas de soja, avena y trigo fue infructuosa para detectar un solo individuo con un bajo punto de compensación de CO_2 (Evans, 1975), y fallas idénticas en otros cultivos sugieren que tales cambios no serían alcanzados usando las técnicas corrientes de mejoramiento. Sin embargo con una mejor habilidad para manipular genes específicos, el "set" completo de genes requeridos para mecanismos C_4 podría ser transferido.

La modificación genética completa de las plantas por manipulación del ADN está todavía lejana en el futuro. La mayoría de estas investigaciones, utilizan plantas y genes modelos. Sin embargo la tecnología del ADN recombinante podría ser usada para desarrollar marcadores moleculares genéticos, los cuales a su vez podrían ser usados para construir mapas de linkages genéticos para características de importancia económica (Vallejos *et. al.*, 1986). Un mayor acceso a este procedimiento podría ayudar a los mejoradores del frijol en acelerar la introgresión de genes foráneos en cultivares comerciales y está bajo estudio en CIAT (Roca, 1986, comunicación personal).

Otras estrategias pueden visualizarse, pero los estudios anteriores deberían servir de aviso de que aún las estrategias "estandarizadas" todavía mantienen todavía la mayor promesa para un futuro inmediato, sin embargo uno no debería cerrar los ojos a otras estrategias. Quizás la mejor recomendación viene de Ralph W. Emerson en el siglo XIX que dice "La absurda consistencia es la fuerza de las mentes estrechas".

V. PRODUCTIVIDAD BAJO CONDICIONES DE ESTRES

En la vasta mayoría de las regiones productoras de frijol los rendimientos potenciales no son nunca alcanzados por los efectos combinados de problemas edáficos, climáticos y de enfermedades y plagas. Existe variabilidad genética para las respuestas al estrés, y se ha realizado un esfuerzo considerable en estudiar la tolerancia o resistencia al estrés. En las discusiones que continúan enfatizaremos los estreses abióticos tales como sequía o el exceso de agua. La última sección discute la tolerancia general o "rusticidad" en frijoles.

A. Sequía

La importancia de los déficits hídricos en la reducción del rendimiento de los cultivos está directamente relacionada al hecho de que en la mayoría de las condiciones de campo el vapor de agua difunde fuera de la planta más fácilmente que el CO_2 entra a la misma y, que el agua del suelo no es suficiente para permitir que la planta reemplace continuamente el agua perdida. La conservación del agua a través del cierre estomático u otros mecanismos reduce la fotosíntesis y por lo tanto, el crecimiento del cultivo está limitado. Esto resulta en una relación muy estrecha entre disponibilidad de agua y rendimiento (Fig. 18).

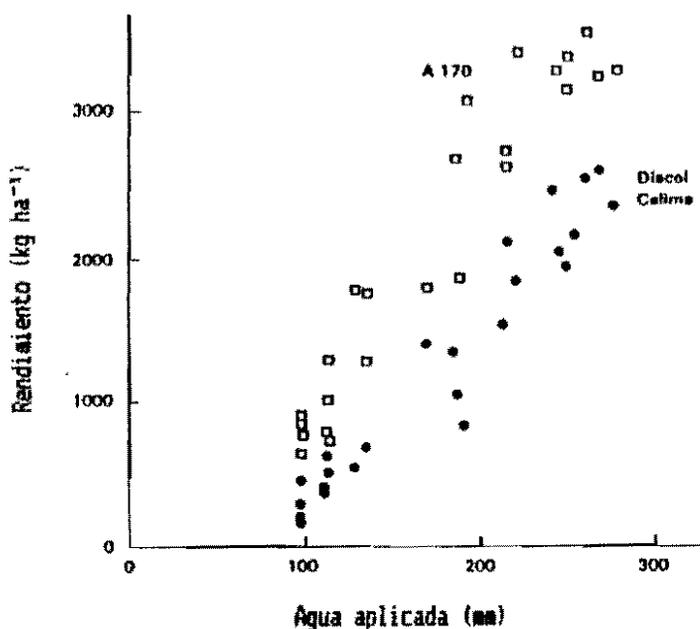


Fig. 18 Rendimientos de A170 y cv. Diacol Calima en diferentes niveles de agua aplicada usando una instalación de aspersión. CIAT-Palmira, 1985.

Una alta relación entre el índice de área foliar y la evapotranspiración ha sido observada en frijoles para vainas verdes por Bonanno y Mack (1983) y concuerda con la función lineal descrita en la Fig. 19 entre evapotranspiración y rendimiento para cultivares de frijol negro con diferente respuesta a la sequía.

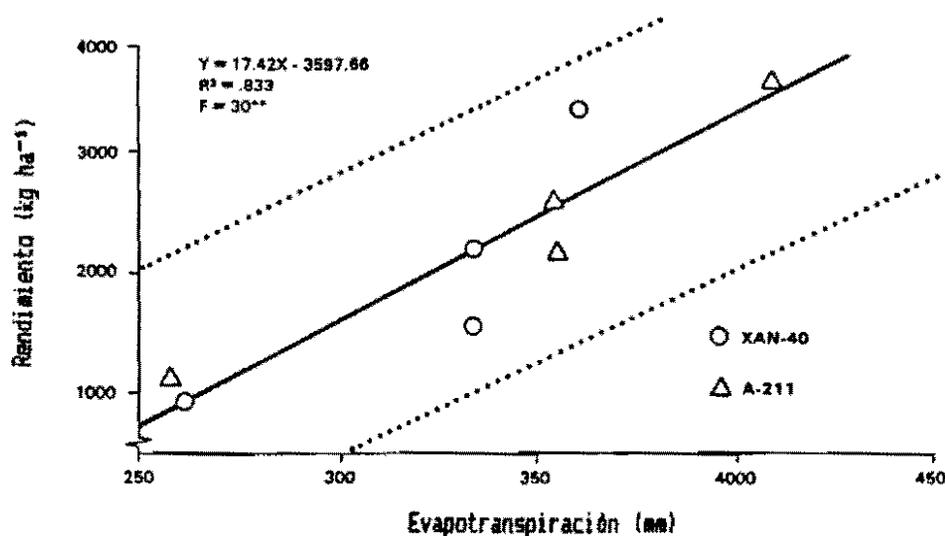


Fig. 19 Relación lineal entre evapotranspiración y rendimiento de dos genotipos de frijol negro (límites de 95% de confianza son indicados por las líneas punteadas). Fuente: Jara, Izquierdo, y Matta, 1988.

Existe al momento una considerable cantidad de literatura sobre el efecto de la sequía y sobre posibles mecanismos de tolerancia pero, aunque nuestro entendimiento continúa mejorando, muchas preguntas básicas permanecen sin resolver y los beneficios prácticos de tal tipo de trabajos todavía son difíciles de indicar. Muchas de las dificultades que derivan de la complejidad inherente de la sequía y los errores en la planeación e interpretación de los experimentos a menudo conducen a resultados contradictorios. Los errores más serios podrían ser resumidos:

1. Fallas en establecer situaciones de estrés relevante. En particular en condiciones de invernadero, el crecimiento de las plantas en macetas a menudo resulta en un estrés desarrollado demasiado rápido y en condiciones de baja radiación y alta humedad.
2. Fallas para caracterizar cuantitativamente el estrés. Muchos informes publicados a menudo fallan en mencionar parámetros tales como contenido de agua en el suelo ($g\ H_2O\ g^{-1}\ suelo$), potencial del agua en el suelo, potencial del agua en la hoja, temperatura de la canopia vegetal y la reducción del rendimiento el cual ayuda a indicar los niveles de estrés obtenidos.
3. Fallas para reconocer la aclimatación a las condiciones de estrés.
4. Fallas en utilizar genotipos representativos de aquellos que realmente interesan a los mejoradores y agrónomos.
5. Fallas en distinguir entre respuestas a la sequía y mecanismos de tolerancia a la sequía. El simple hecho de que parámetros tales como tamaño de la hoja o contenido de prolina o ácido abscísico son afectados por la sequía, no establece que la respuesta al estrés refleje propiamente un mecanismo de tolerancia.

1. Efectos de la sequía:

Mientras que el efecto último de la sequía es la limitación del crecimiento y del rendimiento, efectos fisiológicos específicos del estrés hídrico varían dependiendo de la historia previa del cultivo (ej. posible aclimatación), el tiempo y la intensidad del estrés. Kramer (1983) notó que las interacciones de estos factores probablemente implicaban una cantidad muy grande de resultados conflictivos a partir de estudios de efectos de la sequía. Mientras esta versión considera diferentes efectos de sequía, que van desde algunos casi instantáneos a efectos de largo plazo sobre el crecimiento, consideraciones específicas no serán siempre suministradas.

Respuestas rápidas

El rápido acontecimiento de la sequía causa una interrupción de la fotosíntesis afecta en la expansión de los tejidos.

Los efectos sobre la fotosíntesis pueden ser relacionados a dos componentes (O'Toole *et. al.*, 1977b). Uno es la reducción del intercambio gaseoso debido al cierre de los estomas. En frijoles el cierre completo puede ser alcanzado en pocos minutos después de la aplicación de un estrés (Fig. 20). Con el cierre de los estomas, la absorción del CO_2 es mínima y el O_2 se acumula causando una disminución de la fijación de CO_2 , y por lo tanto aumentando la fotorespiración (Fowles y Osmond, 1977). Hay argumentos muy considerables sobre que es lo que actualmente desencadena el cierre de estomas. Niveles de ácido abscísico (ABA) aumentan bajo condiciones de sequía y pueden desarrollar el cierre de estomas (Aspinall, 1980), pero el cierre de los estomas en frijoles está bien determinado antes del aumento en ABA (Walton *et. al.* 1977). El cierre estomático ha sido correlacionado con una disminución del potencial de agua en la hoja, P_1 (Moldau, 1973) y un aumento de temperatura de la hoja (Fig. 21). Trabajos recientes sugieren que en frijoles tanto como en otros cultivos, respuestas rápidas bajo condiciones de campo podrían reflejar una sensibilidad a una situación de disminución de la humedad atmosférica, medida cuando aumenta el déficit de presión de vapor (El-Sharkaway *et. al.*, 1985). Los frijoles aparecen intermedios en la sensibilidad de los estomas a la humedad (El-Sharkaway, *et. al.*, 1985), y ello sugiere que fisiológicamente el frijol sigue una estrategia intermedia en la conservación del agua (evitar la sequía).

El otro componente, que causa la reducción de la fotosíntesis, es la pérdida de la eficiencia de los mismos procesos fisiológicos de la fotosíntesis y que se reflejaría en un aumento de la resistencia al CO_2 a nivel del mesófilo (r_m). Bajo regímenes de desecación similares a los encontrados en condiciones de campo, tales efectos ocurren solo a bajos potenciales de agua. Moldau (1973) encontró que no existía un aumento en la resistencia r_m a potenciales de agua en la hoja tan bajos como -1.3 MPa.

Intentos para determinar cual de los procesos fotosintéticos es responsable del aumento de r_m no han llegado a conclusiones muy precisas. O'Toole *et. al.*, (1977b) encontró que la disminución en actividad de la ribulosa bi-fosfato carboxilasa fue mayor que el aumento en r_m . La desecación de los cloroplastos y la disrupción en las membranas clorofila-tilacoide pueden también estar relacionadas a este proceso. Osmond *et. al.* (1980) propuso en frijoles que el reciclaje interno de CO_2 a través de la fotorespiración juega un rol fundamental en proteger a la célula contra el daño del estrés y que en la mayoría de los daños reportados bajo estrés son debidos a déficits hídricos aplicados rápidamente en los experimentos de laboratorio.

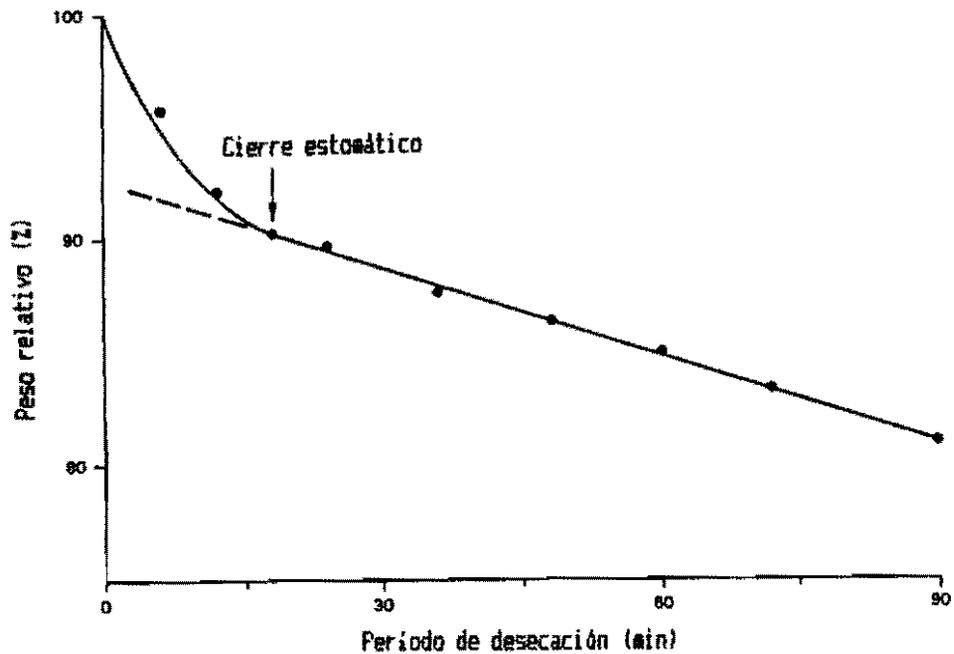


Fig. 20 Tiempo necesario para alcanzar el cierre estomático en una hoja desprendida de BAT 477 y que es indicada por el fenómeno de la fase lineal de la pérdida de agua. CIAT-Palmira, 1986.

El estrés de la sequía puede afectar la expansión de los tejidos a través de la reducción de la expansión o de la división celular. Usando concentraciones de cloruro de sodio para generar diferentes potenciales en soluciones, Brouwer (1963) concluyó que la interrupción de la expansión celular es más importante que los efectos sobre la división celular para limitar el crecimiento de la hoja. Bunce (1977) encontró una relación lineal entre la tasa de elongación de la hoja de soja y la presión de turgor, y más aún, notó que las plantas cultivadas en las condiciones más secas requerían menos turgor para alcanzar una determinada elongación. Sin embargo, trabajos recientes han conducido al consenso de que una presión de turgor reducida no es la causa primaria de la cesación de la expansión de los tejidos bajo la sequía.

Respuestas a las pocas horas

A medida que el estrés continúa, el potencial de agua de la planta declina y refleja efectos combinados de la presión de turgor y del potencial osmótico. Una reducción extrema en la presión de turgor resulta en marchitamiento incluyendo la pérdida de la habilidad de orientar las hojas. Las estimaciones del punto de marchitez permanente para frijol son variables. Sponchiado (1985) obtuvo un nivel suficiente de estrés como para inducir el quemado de los márgenes de las hojas, pero P_1 no fue nunca menor a -1.1 MPa. Jara (1985) obtuvo valores de -1.2 MPa del potencial de agua en la hoja de plantas bajo estrés a los 82 días después de la plantación.

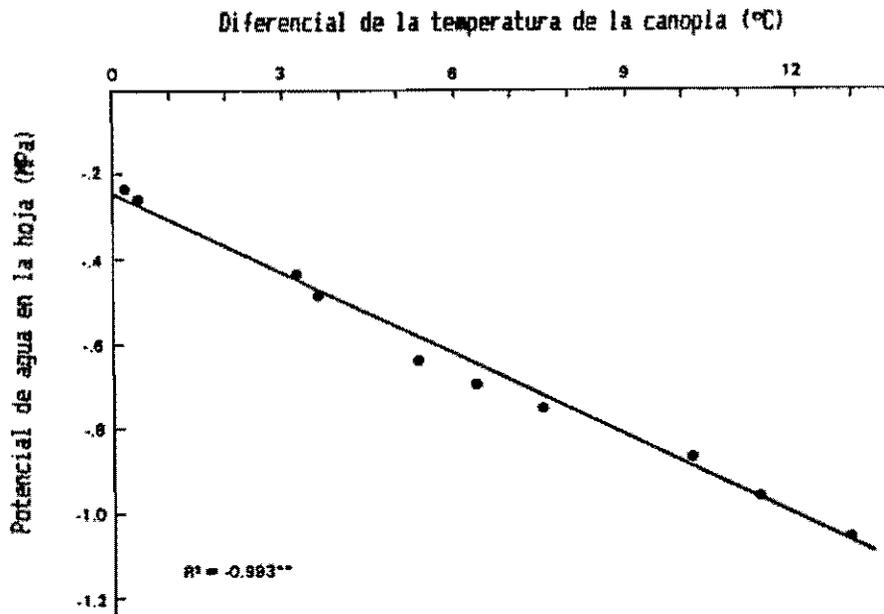


Fig. 21 Relación entre el potencial de agua en la hoja y el diferencial de la temperatura de la canopia medido entre parcelas estresadas e irrigadas en cuatro líneas de frijol.

La acumulación de ABA y de prolina han sido determinada en frijoles bajo sequía (Stewart, 1972). ABA estaría aparentemente relacionado a la función estomática que ocurre durante la sequía pero dado que también se acumula en los tejidos, otras funciones adicionales podrían también estar relacionadas en este fenómeno. La acumulación de prolina, nitrato e iones amonio pueden contribuir a ajustes osmóticos y reflejar una inhibición de la síntesis de proteína (Stewart y Hanson, 1980; Frota y Tucker, 1978).

Respuestas en períodos largos

Los efectos previamente discutidos resultan ultimamente en cambios en el crecimiento general de la planta. Un crecimiento reducido es usualmente determinable tan pronto como aparece el fenómeno del estrés y es asociado a una reducción en el área de la hoja. En una situación de estrés aplicado antes de la floración y sostenido hasta la madurez, Sponchiado (1985) encontró que la biomasa final y la duración del área foliar fueron 50% respecto a las parcelas regadas. La reducción del rendimiento fue de aproximadamente 40% y 80% en líneas tolerantes y susceptible a la sequía respectivamente (Cuadro 24).

Los estudios en otros cultivos han mostrado que un estrés aplicado durante una fase reproductiva temprana usualmente tiene efectos particularmente severos (Slatyer, 1969), y lo mismo se aplica a frijol. Stoker (1974), usando lisímetros estudió el efecto de estreses aplicados en diferentes estados del crecimiento y obtuvo 20% de reducción para déficits durante la fase temprana o tardía del crecimiento vegetativo, 50% en la fase de llenado temprano de vaina, y no reducción durante la fase tardía de llenado. En soja, los efectos sobre los componentes del rendimiento fueron fácilmente interpretados en términos del momento de la aplicación del estrés (Shaw y Laing, 1966). En frijol aparentemente sucederían los mismos procesos, aunque las relaciones no han sido cuidadosamente comprobadas. Mientras que un estrés sostenido hasta la madurez produce que todos los componentes del

rendimiento sean afectados, un estrés suspendido por lluvias durante el llenado de las vainas, causa que el peso de la semilla aumente relativamente frente al control irrigado (Fig. 22).

Cuadro 24. Comparación de los parámetros de rendimiento de dos materiales tolerantes y dos susceptibles, cultivados bajo sequía (S) y riego (R) en Palmira, Colombia (Sponchiado, 1985).

Variable	Tratamiento	Tolerante		Susceptible	
		BAT 85	BAT 477	BAT 1224	A 70
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	S	1460 a ¹	1460 a	550 b	550 b
	R	2520 a	2540 ab	2340 a	2770 b
Biomasa (kg ha ⁻¹)	S	2600	2500	2200	1900 ab
	R	5200	5300	5700	5400 a
IAF	S	92 a	83 b	74 ab	80 a
	R	170 b	161 b	170 b	186 a
IC (%)	S	55 a	58 a	25 b	29 b
	R	48 a	48 a	41 a	51 a

¹ Los valores seguidos por la misma letra dentro de una fila nos son diferentes a p = 0.05 por el test de Rango múltiple de Duncan.

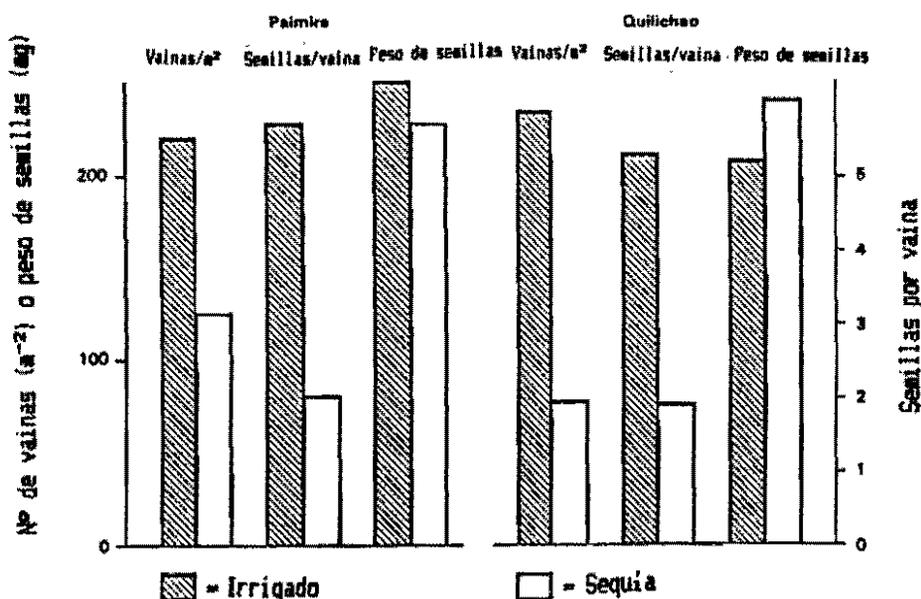


Fig. 22 Efecto de la sequía desde la prefloración al final del llenado de la vaina en Palmira y Quilichao, Colombia sobre los componentes de rendimiento de la línea susceptible A 70. Fuente: Sponchiado, 1985.

El estrés de sequía en frijol está asociado usualmente a una madurez acelerada (Fig. 23), pero la cesación tardía del estrés durante la estación del crecimiento puede desencadenar un crecimiento recuperativo que resulta finalmente en una madurez postergada.

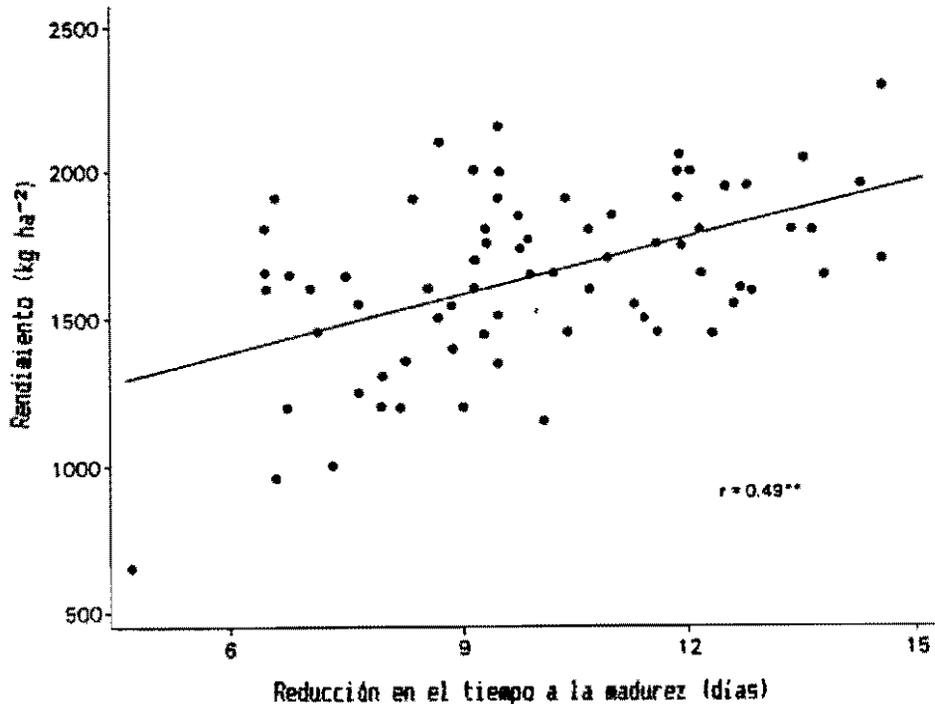


Fig. 23 Aceleración de la madurez bajo la sequía indicada por la reducción de los días a la madurez de parcelas con estrés vs parcelas irrigadas para 72 líneas. CIAT-Falaira, 1984.

Respuesta a la sequía de otras leguminosas

Las respuestas a la sequía de otras leguminosas son muy variables. Dentro del género *Phaseolus*, *Ph. acutifolius* es a menudo citado como más tolerante a la sequía que *Ph. vulgaris* (Cory y Webster, 1984), pero su tamaño pequeño de semilla tiene limitada aceptación comercial.

Algunos cultivares tradicionales de caupi, responden a la sequía a través de un cierre estomático muy estricto que restringe la pérdida de agua (Shackel y Hall, 1979). Estableciendo la comparación entre frijol mungo, soja, caupi y mani (Pandy, et. al. 1984), encontró que las primeras tres especies mostraban respuestas similares al frijol, incluyendo el alcanzar mínimos de Pp de -1.2 a -1.4 MPa. El mani fué mucho menos afectado, alcanzando solamente -0.4 MPa.

2. Mecanismos de tolerancia a la sequía:

Muchos mecanismos de tolerancia a la sequía han sido propuestos y demostrados en términos de un funcionamiento bajo condiciones específicas. Sin embargo es importante que recordemos una premisa planteada en la sección precedente relativa a que los efectos de la sequía varían dependiendo de las condiciones específicas y esta premisa es igualmente válida para la consideración de los mecanismos de tolerancia.

Nosotros definimos "tolerancia a la sequía" en un sentido agronómico. Para un grupo de materiales los cuales producen rendimientos similares en ausencia de estrés, consideraremos un material como tolerante, si su rendimiento es superior al de los otros bajo condiciones de déficit hídrico. Entre los mecanismos que pueden conferir tolerancia están aquellos que usualmente son clasificados por los ecólogos como "escape" a la sequía, o "evitar" la sequía. Un resumen de los posibles mecanismos fué provisto en el Cuadro 25. El sigue clasificaciones utilizadas por Turner (1984) y otros, con la notable adición de que para las condiciones donde los frijoles son cultivados, la tolerancia a factores relacionados a la sequía tales como altas temperaturas o suelos salinos puede ser esencial. La discusión que continúa enfatiza la fisiología de los mecanismos básicos.

Cuadro 25. Clasificación de los posibles mecanismos de tolerancia a la sequía en frijol.

-
- I. Escape a la sequía
 - A. Precocidad
 - B. Recuperación

 - II. Tolerancia a la sequía con alto potencial de agua en la planta
 - A. Mantenimiento de la absorción de agua
 1. Mayor crecimiento de las raíces
 2. Aumentos de la conductancia hidráulica
 - B. Reducción de la pérdida de agua
 1. Reducción del área de evaporación
 2. Una mayor resistencia en el mecanismo de la pérdida de agua
 3. Un gradiente reducido de la hoja a la atmósfera

 - III. Tolerancia a la sequía con bajo potencial de agua
 - A. Mantenimiento de la turgencia
 1. Ajuste osmótico
 2. Aumentos de la elasticidad celular
 - B. Tolerancia a la desecación
 1. Estabilidad de las membranas
 2. Función de las proteínas

 - IV. Mecanismos integrados: partición y removilización de fotoasimilados

 - V. Tolerancia a la sequía, a través de la adaptación a factores relacionados a la sequía
 - A. Tolerancia al calor
 - B. Baja fertilidad del suelo
 - C. Tolerancia a las sales
 - D. Enfermedades y pestes del suelo
-

Escape a la sequía

Los cultivos de frijoles pueden "escapar" o al menos reducir el estrés a la sequía a través de una maduración temprana o un retardo de la madurez hasta que el estrés de la sequía haya cesado (recuperación). La utilidad de las dos estrategias varía con el tiempo y la intensidad del estrés. Un estrés severo que ocurra tarde en el ciclo de crecimiento favorece la precocidad, mientras que

déficits aplicados relativamente tempranos favorecerán a las líneas que maduran tardíamente con capacidad de crecimiento recuperativo.

Tolerancia a la sequía con alto potencial de agua en la planta

Varios mecanismos de tolerancia que funcionan aparentemente en frijol, resultan en un mantenimiento de un potencial alto de agua en la planta. Esto incluye aquellos que permiten una mayor captación de agua, y aquellos que reducen la pérdida.

Mantenimiento de la captación de agua

Así como en otros cultivos, la tolerancia a la sequía en frijoles ha sido asociada a mayor crecimiento de las raíces. Comparando materiales tolerantes y susceptibles en un suelo fértil y que permitía una penetración profunda de las raíces, Sponchiado (1985), mostró que las raíces de los materiales tolerantes penetraban 50 cm más que las raíces susceptibles (Fig. 24). Diferencias en crecimiento de las raíces y rendimiento han sido asociadas también con una mayor explotación de la humedad disponible del suelo por las líneas tolerantes. Sin embargo este mecanismo no ha sido efectivo en suelos superficiales, donde un pH de 5 a profundidades inferiores a los 30 cm prevenían un crecimiento intensivo de las raíces (Fig. 25), y en este ambiente las diferencias en rendimiento que reflejarían supuestas tolerancias no fueron encontradas (Cuadro 26).

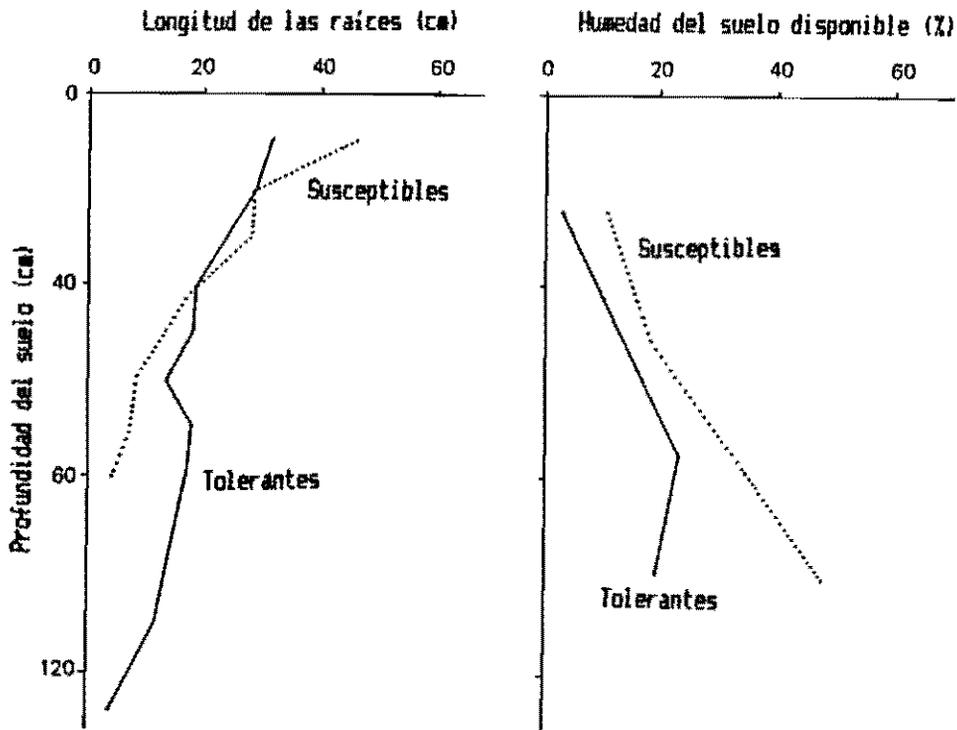


Fig. 24 Comparación del crecimiento promedio de raíces y humedad disponible del suelo en variedades tolerantes a la sequía (BAT 85 y BAT 477) y susceptibles (BAT 1224 y A 70) - Palmira.

Una mayor eficiencia de las raíces en extraer la humedad del suelo podría también resultar en una mayor captación del agua. Una alternativa es establecer un cultivo que pueda tolerar un potencial menor a nivel de las raíces, y por lo tanto extraer agua del suelo aunque ella esté retenida a potenciales más bajos. Sin embargo desde que esto es básicamente un mecanismo de

tolerancia a la desecación él será discutido más tarde. Otra alternativa es que las raíces puedan tener una mayor conductancia hidráulica tanto axial (para transporte a través del xilema) o radial (para la captación desde el suelo al xilema). Taylor (1980) concluyó que la resistencia axial en raíces de soja podría ser importante para las raíces a profundidades mayores a 1 m, pero Passioura (1983) sugirió que dada la capacidad de crecimiento secundario del xilema, la resistencia axial no debería ser limitante en plantas dicotiledóneas.

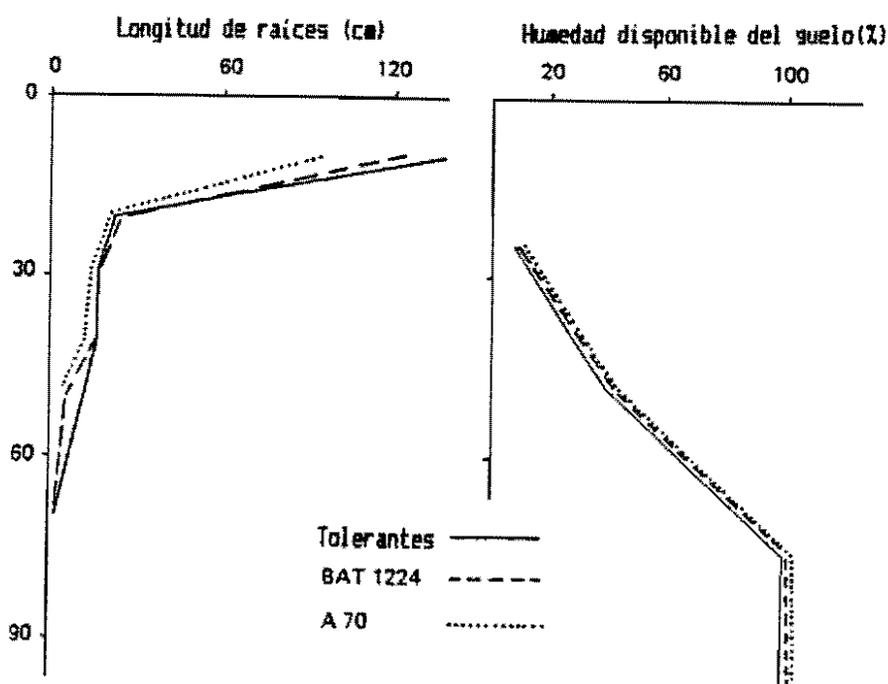


Fig. 25 Comparación del crecimiento promedio de raíz y la humedad disponible del suelo en variedades tolerantes (BAT 85 y BAT 477) y susceptibles (BAT 1224 y A 70) - Quilichao.

Reducción de la pérdida de agua

En adición a aumentar la captación de agua, un cultivo puede tener adaptaciones para reducir las pérdidas de agua. Desafortunadamente, un grado reducido del flujo de vapor de agua hacia la atmósfera indica usualmente un reducida difusión de CO_2 hacia la hoja, y por lo tanto una limitación a la fotosíntesis.

Como ha sido mencionado previamente, la sequía causa reducciones marcadas en el índice de área foliar, pero no existen evidencias de que una línea tolerante podría tener una mayor reducción que una línea susceptible frente al estrés. Materiales tolerantes muestran similares IAF tanto como los susceptibles (Cuadro 24).

Una área foliar reducida puede ser compensada a través de una mayor superficie del mesófilo por unidad de área de hoja (Nobel, 1980), y por lo tanto ello tendería a aumentar el espesor de la hoja o a reducir el tamaño celular el cual a su vez, afectaría el área específica de la hoja. Cambios en el grosor de la hoja han sido observados en un experimento con dos líneas de frijol que diferían en su respuesta al estrés hídrico (Fig. 26). La línea A 211 pudo mantener un mayor índice de área foliar sin aumentar el espesor de la hoja tanto como lo hizo la línea XAN-40. El rendimiento bajo sequía de 25 líneas de frijol ha sido correlacionado con un índice del espesor de la hoja ($r =$

.7088), la correlación bajo riego fue aún mayor ($r = .9188$) (Fig. 27). Este índice puede estar relacionado a una mayor actividad fotosintética en términos del área carboxilante, y en ausencia del estrés de agua podría ser usado para determinar la habilidad genotípica de fotoasimilación.

Cuadro 26. Rendimiento, crecimiento de las raíces y otros parámetros de dos líneas tolerantes a la sequía (BAT 85 y 477) y dos susceptibles (BAT 1224 y A 70) para siembras realizadas en CIAT_Palmira y CIAT-Quilichao. S = Sequía, I = Control con riego.

Variable	Trata- miento	BAT 85	BAT 477	BAT 1224	A 70
Palmira					
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	D	1458a*	1457a	548 b	570 b
	C	2517a	2538ab	2344a	2768 b
90% de profundidad de raíces (cm)	D	100	100	60	60
	C	50	50	50	50
Peso seco de las raíces (mg)	D	541	599	534	494
	C	660	715	725	598
Temperatura de la canopia (°C)*	D	34.0	34.3	36.8	37.5
	C	29.2	29.6	29.6	29.9
Potencial de agua en la hoja (kPa)*	D	810	840	1100	1100
	C	450	460	480	470
Quilichao					
Rendimiento (kg ha ⁻¹)	D	589a	724a	723a	192 b
	C	2896a	2952ab	2663 b	2124
90% de profundidad de raíces (cm)	D	30	40	30	30
	C	30	20	20	20
Peso seco de las raíces (mg)	D	924	899	792	668
	C	476	611	688	492
Temperatura de la canopia (°C)*	D	38.4	39.8	38.8	41.4
	C	28.6	28.0	28.5	28.5
Potencial de agua en la hoja (kPa)*	D	840	860	950	1030
	C	400	450	450	500

* Rendimientos seguidos por la misma letra no difieren de acuerdo al test de Rango múltiple de Duncan, $p = 0.05$

* Medido durante períodos de máximo stress

Los mecanismos que confieren un aumento de la resistencia se relacionan primariamente a las barreras a la pérdida del agua a nivel de la interfase hoja-atmósfera. Las pérdidas más grandes son usualmente vía estomas y, por lo tanto se ha prestado considerable atención al estudio de las diferencias de resistencias estomáticas entre líneas de frijol. Relaciones simples entre resistencia estomática y nivel de tolerancia no son esperadas, dado que existe una relación entre transpiración y captación de CO₂.

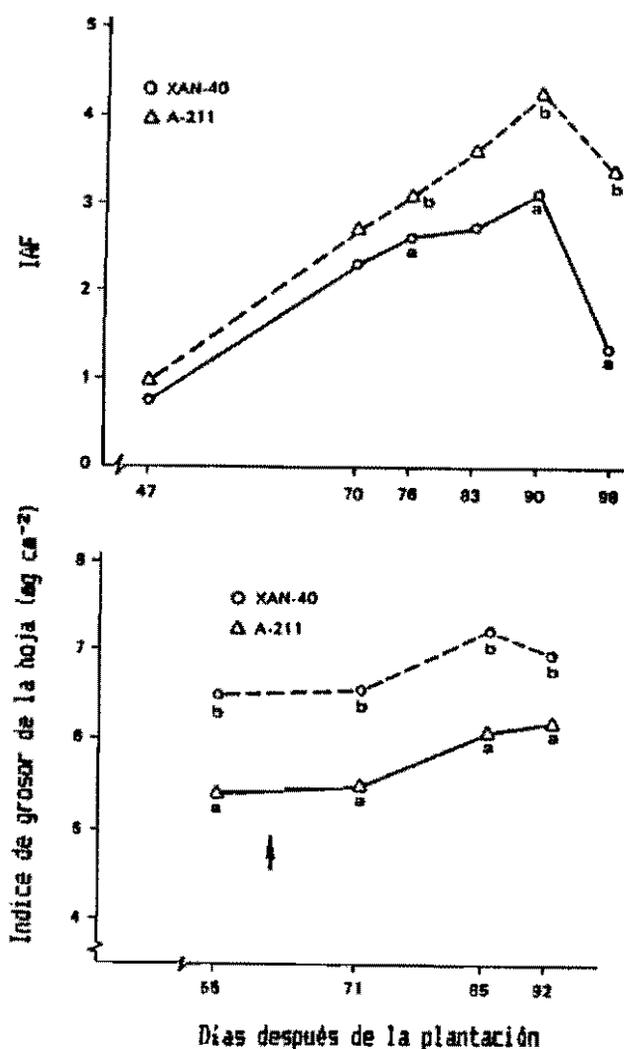


Fig. 26 Índice promedio del área de la hoja e índice de espesor de la hoja de dos genotipos (XAN-40: susceptible y A 211: tolerante) con diferentes respuestas al stress hídrico bajo cuatro condiciones de stress. Las flechas, muestran 50% de floración. Separación por el test de Duncan al 5%. Fuente: Jara, Izquierdo y Matta, 1988.

La respuesta de los estomas a las condiciones ambientales es crítica para determinar la eficiencia del uso de agua. Idealmente una planta debe regular la transpiración de tal manera que esta solo ocurra cuando los gradientes de humedad son bajos (déficit de presión de vapor en la atmósfera) y cuando los niveles de radiación se encuentran por encima del punto de compensación. El principal mecanismo que determina esta respuesta en plantas C_3 es la sensibilidad de los estomas los cambios en humedad de la atmósfera.

La cantidad de cera cuticular fue relacionada a la tasa de pérdida de agua en sorgo (Ebercon, et. al., 1977), y se encontró grandes diferencias en resistencias cuticulares en variedades de arroz (Yosicha y de los Reyes, 1976). Woodfin (comunicación personal) encontró una variación considerable en la cera cuticular formada sobre las hojas de distintas variedades de frijol. La resistencia "de capa" aumentaría con una mayor pubescencia de la hoja (Ehleringer, 1980), aunque este mecanismo no ha sido estudiado en frijol.

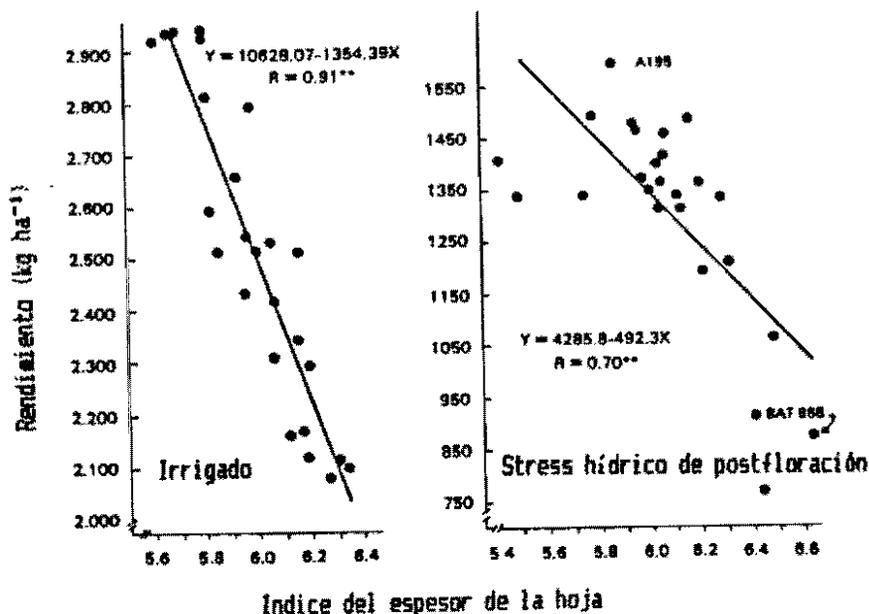


Fig. 27 Regresión lineal del índice del espesor de la hoja sobre rendimiento de 25 genotipos (CIAT-BIDYT) bajo condiciones de riego y estrés hídrico de post floración. (El índice fue medido durante el llenado de la vaina). Fuente: Huepe, 1986.

Si asumimos que las resistencias establecidas a todo lo largo de la vía de pérdida de agua es una magnitud constante, los cultivares podrían diferir en el uso del agua a través de los efectos sobre el gradiente de presión de vapor desde el tejido de las hojas hacia la atmósfera. La presión de vapor externa podrá ser igual, pero la presión interna variará con la temperatura del agua. Por lo tanto entonces, factores que afecten la temperatura de la hoja, reducirán la pérdida de agua. La orientación de la hoja puede reducir la intercepción de la radiación, pero este mecanismo tiene costos en términos de energía luminosa interceptada y destinada a fotosíntesis. La pubescencia de las hojas y la cera cuticular reflejan luz infrarroja y tendrían un efecto relativamente pequeño sobre la tasa de asimilación. Variaciones en el color de la hoja y entre las superficies dorsal y ventral de la misma es considerable en frijol, pero no han sido examinados en relación a su efecto sobre la temperatura de la hoja.

Un tamaño reducido puede también disminuir la temperatura de la hoja dado que para una misma área foliar, el enfriamiento convectivo es mayor en una superficie dividida en pequeñas secciones (Gates, 1962). Este efecto ha conducido a que los mejoradores en otros cultivos hayan buscado incorporar el carácter de hojas pequeñas. Niebsch *et. al.* (1976) no detectó mejoras con isolíneas de soja que diferían en el tamaño de la hoja. El tamaño de los folíolos fue significativamente reducido por un estrés hídrico post floración, pero las relaciones entre el área de los folíolos bajo sequía y el grado-día de estrés medido por termometría infrarroja, no fue consistente en 25 genotipos de frijol (Izquierdo, 1985, no publicado).

Tolerancia a la sequía con bajo potencial de agua en la planta

Los mecanismos anteriores reducen la pérdida de agua; sin embargo en la mayoría de las condiciones, el estrés es suficientemente severo como para hacer que los potenciales de agua de la planta disminuyan a niveles que afecte el funcionamiento fisiológico. Lo anterior conduce a posibilidades de adaptaciones que permiten a la planta continuar su funcionamiento a bajos potenciales.

Mantenimiento del turgor

El agua entra a las raíces a través del flujo del gradiente, por lo tanto bajos potenciales de agua en las raíces (P_r) resultarían en una mayor exploración del volumen del suelo. Esto conduciría a que un cultivo con mayor reducción en F_p o en P_r por una determinada cantidad de pérdida de agua, fuese más tolerante a la sequía. La pérdida de turgor se evidencia a través del marchitamiento. La planta pierde la habilidad para continuar la expansión de tejidos o para utilizar mecanismos tales como orientación de las hojas que utilizan diferencias en presión de turgor. Esto indica la necesidad de mecanismos que permitan bajos F_p o P_r sin una pérdida de turgor.

Cuando el déficit de agua es severo, las plantas acumulan solutos lo cual baja el potencial osmótico interno y determina, para mantener una presión de turgor que permite a la célula, al menos, continuar su expansión y crecimiento. Los potenciales osmóticos pueden ser regulados a través de cambios en la concentración de potasio, azúcares, aminoácidos, y ácidos orgánicos (Turner y Jones, 1980; Morgan, 1984). Markhart (1985) comparó los ajustes osmóticos de *Phaseolus vulgaris* y *Ph. acutifolius* creciendo en macetas y no detectó diferencias. Jara (1985) encontró diferencias significativas de aproximadamente 0.05 MPa al momento de la floración entre dos cultivares en condiciones de campo, pero no en otros estados de crecimiento.

Asumiendo que los mecanismos para el ajuste osmótico son los mismos en diferentes estados del desarrollo, la evaluación del crecimiento de las raíces (elongación de radículas) en medios con bajo potencial podría proveer un índice simple de la capacidad del mantenimiento del turgor a través del ajuste osmótico. En una comparación de 25 cultivares, un índice de elongación radicular frente a una solución de polietileno-glicol a -8 bares, fue altamente correlacionado ($r = 0.72$) con la susceptibilidad a la sequía, medida a campo a través del índice de Fisher (Fig. 28).

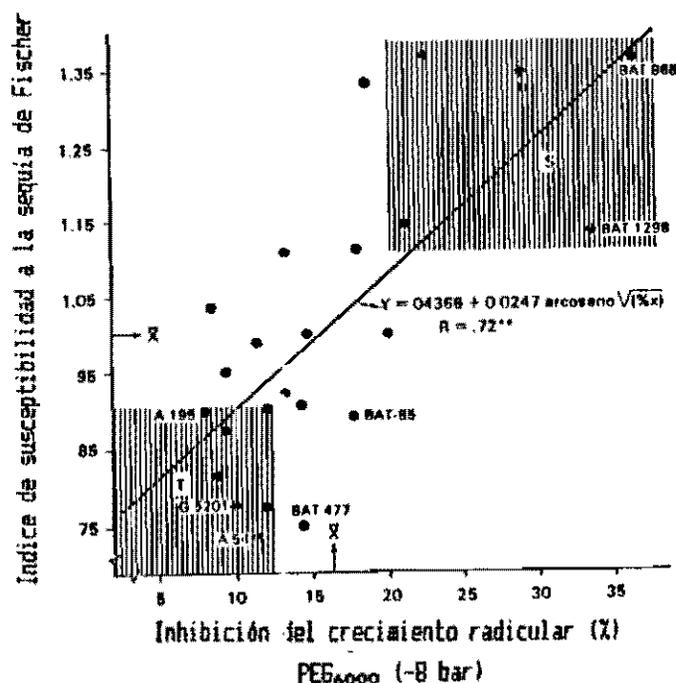


Fig. 28 Regresión lineal de la inhibición del crecimiento de la radícula causada por PEG (-8 bar) sobre el índice de susceptibilidad a la sequía de Fischer de 15 genotipos de frijol, Chillán. Fuente: Izquierdo y Huepe, 1986, no publicado.

Las características mecánicas de los tejidos también pueden afectar el mantenimiento del turgor. Una reducida elasticidad del tejido, indicada por un módulo de elasticidad (E_m) alto, podría resultar en una pequeña disminución del contenido de agua por unidad de reducción en el potencial de agua. El protoplasma retendría entonces más agua bajo estrés, pero al costo de disminuir el turgor.

Kim y Lee-Stadelmann (1984) no detectaron diferencias en E_m para frijoles en condiciones de estrés y control con riego, mientras que Jara (1985) encontró diferencias en cuatro regímenes de riego en condiciones de campo, sin embargo las diferencias varietales no fueron significativas.

Tolerancia a la desecación

Cuando los potenciales de agua en la planta son muy bajos, los procesos fisiológicos pueden ser completamente disruptos. Este tema está pobremente entendido, pero los efectos de la desecación pueden ser distinguidos entre aquellos que afectan al funcionamiento de la membrana de aquellos que afectan las funciones de las proteínas celulares. Bajo condiciones de desecación, las membranas celulares pierden integridad, y la eficiencia de los procesos que requieren la acción de las membranas, está reducida (Leopold, *et. al.*, 1981). En forma similar, y aunque es fácil hipotetizar efectos de la desecación sobre la actividad de enzimas, tales efectos no han sido investigados suficientemente en frijoles y mucho menos, las diferencias varietales entre los mismos.

Mecanismos integrados: partición y removilización de los fotoasimilados.

Los mecanismos anteriores han sido discutidos como procesos fisiológicos independientes, pero debe ser comprendido que ellos interactúan y pueden tener una base común. Por ejemplo, la removilización de nitrógeno y de carbohidratos almacenados (almidón) puede aumentar bajo un estrés de sequía y esto, podría permitir un mayor crecimiento de la raíz o una mayor capacidad para realizar ajustes osmóticos.

Estudios de la removilización de carbohidratos bajo condiciones de sequía (Samper, 1984) sugieren que cultivares tolerantes son más eficientes en la removilización de carbohidratos durante el llenado de las vainas. Una removilización inducida o acelerada de materia seca debida a un estrés hídrico ha sido observada en cebada por Gallaher *et. al.*, 1975. La removilización podría ser desencadenada por el estrés y por lo tanto soportar las necesidades del llenado de semilla más que la actividad fotosintética afectada por el estrés. La figura 29 muestra la reducción del rendimiento debida a un estrés de pos-floración que afectó a 16 genotipos de frijoles. Se observó una tendencia en genotipos que acumulaban materia seca en tallos (bajo estrés y en condiciones de riego) de producir rendimientos inferiores. Por otro lado genotipos que removilizaron reservas del tallo produjeron rendimientos superiores, pero existen excepciones.

3. Tolerancia a la sequía a través de la adaptación a condiciones asociadas con la sequía:

La mayoría de las discusiones sobre tolerancia a la sequía no consideran la importancia de características no directamente relacionadas y que pueden ser componentes esenciales de la respuesta a la sequía en variedades de frijol. La sequía en las áreas de producción de frijol está muy a menudo asociada a altas temperaturas y dado que esto limita la transpiración, las plantas bajo estrés pueden experimentar temperaturas muy altas de las hojas (Fig. 30). Por lo tanto la tolerancia a altas temperaturas puede ser necesaria en cultivos en estas zonas.

Muchas regiones en áreas tropicales combinan una baja fertilidad del suelo con la sequía. Asimismo limitaciones al movimiento del agua en el suelo podrían también reducir la disponibilidad de nutrientes. Genotipos especialmente eficientes bajo condiciones de baja fertilidad pueden ser ventajosos en las condiciones de sequía. Se ha especulado que materiales tolerantes a suelos de fertilidad pobre podrían tener un mayor crecimiento de raíces y se podría esperar que estos materiales fuesen tolerantes a las condiciones de sequía en sitios similares. Sin embargo, en una

comparación con dos líneas tolerantes a sequía y ocho materiales seleccionados por tolerancia a suelos ácidos, los materiales seleccionados por tolerancia a sequía fueron superiores (Cuadro 27).

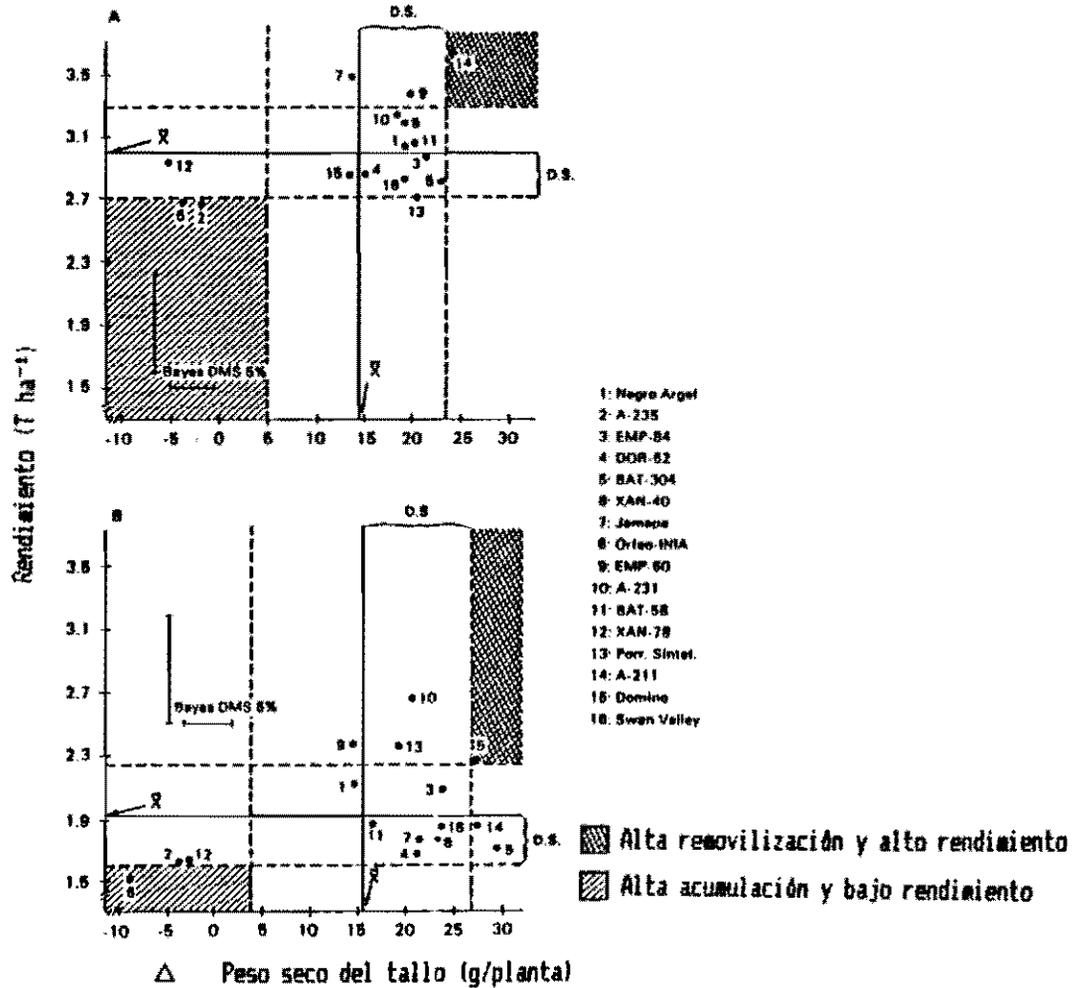


Fig. 29 Rendimiento y cambios de peso seco del tallo durante el crecimiento reproductivo de 16 genotipos bajo: A) riego y B) stress hídrico postfloración. Chillán, 1984. Fuente: Hernandez, 1984.

La fijación de nitrógeno es reducida bajo estrés hídrico (Laing *et. al.* 1984). En soja la fijación aparece ser mucho más sensible al estrés de sequía que a la fotosíntesis (Weiz *et. al.*, 1985), y ésto sugiere que algunas reducciones en el rendimiento debido a la sequía, podrían reflejar efectos de deficiencias de nitrógeno.

Los ambientes con sequía donde los riegos son limitados, pueden causar problemas de salinidad del suelo. Aunque la salinidad por si misma causa, lo que es fisiológicamente una situación de sequía, problemas adicionales son causados por toxicidad o deficiencias de ciertos iones. Por lo tanto, la tolerancia a la sequía bajo condiciones salinas, deberá requerir otras adaptaciones.

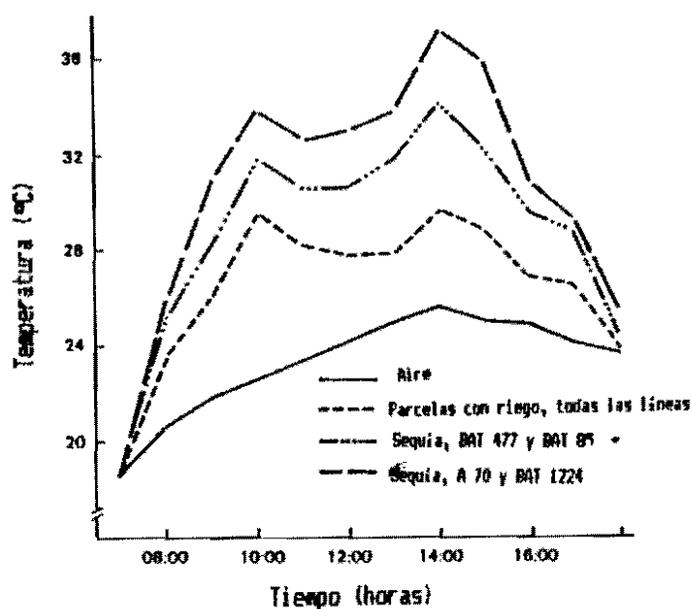


Fig. 30 Temperaturas del aire y del follaje para cuatro líneas de frijol cultivadas bajo condiciones de sequía y de riego. Fuente: Sponchiado, 1985.

Cuadro 27. Comparación de rendimientos bajo sequía en suelos ácidos para 8 líneas tolerantes a suelos ácidos y 2 líneas tolerantes a la sequía. Santander de Quilichao, Colombia.

Línea	Rendimiento
	kg ha ⁻¹
Tolerante a suelos ácidos:	
A 257	862
A 254	843
Carioca	825
VA 67	815
NAB 60	815
G 4830	812
BAT 1297	810
A 440	713
Tolerante a la sequía:	
BAT 477	1096
G 5059	870
Promedio	
E.E.	71

Finalmente, ciertas enfermedades y plagas son particularmente problemáticas bajo condiciones de sequía. De esta situación quizás la más notable es Macrophomina solani la cual se torna problemática bajo condiciones de sequía (Schwartz, et. al., 1978). La búsqueda por tolerancia a la sequía y tolerancia a Macrophomina en el CIAT, ha producido favorables resultados (Abawi y Pastor-Corrales, comunicación personal), y se especula que esto reflejaría un mecanismo común de tolerancia a ambos problemas.

4. Conclusión:

El lector podría concluir de esta revisión, que la tolerancia a la sequía es tan complicada que realmente no se puede estudiar. Nosotros argumentamos que a pesar de que su complejidad ha eliminado soluciones simples, las posibilidades para mejorar el rendimiento bajo condiciones de sequía, son todavía altas. La mejora en la productividad del cultivo del frijol puede ser realizada únicamente a través de dos enfoques básicos: 1) a través de la modificación de los genotipos de las plantas para lograr un mejor ajuste al ambiente; y 2) cambiar los ambientes para aliviar los efectos de los estreses ambientales. Para poder sobrepasar las limitantes en ambos enfoques, los agrónomos, mejoradores, fisiólogos, e ingenieros genéticos, requerirán de un entendimiento claro de las bases fisiológicas que subyacen y explican el rendimiento y la tolerancia al estrés.

Estudios sobre mecanismos individuales pueden ser integrados en modelos de simulación, los cuales pueden predecir los efectos de cambios en el clima y en el tipo de suelo. Por ejemplo, Jones y Zur (1984) usaron simulaciones dinámicas en crecimiento de soja para probar la importancia relativa de tres mecanismos: ajuste osmótico, un aumento del crecimiento de la raíz y un aumento de la resistencia de los estomas en plena turgencia en suelos arenosos y arcillosos; y concluyeron que un mayor crecimiento de las raíces era el mecanismo más efectivo, mientras que una mayor resistencia estomática siempre resultaba en una reducción de la fotosíntesis.

B. Excesos de agua en el suelo

Lluvias muy densas a menudo conducen al anegamiento (agua en exceso a la capacidad de campo), especialmente en suelos con drenaje impedido. Los frijoles son muy sensibles a tales condiciones, y las reducciones del rendimiento son frecuentemente mayores a lo que uno podría imaginarse. Esto puede ser atribuido a un efecto adverso casi inmediato sobre el crecimiento de la planta. Madman-van Schravendijk y van An del (1985), encontraron que el crecimiento de la hoja y de la raíz se detienen dentro de los dos días del comienzo del anegamiento y esto estaba asociado con una caída severa en la tasa de transpiración y a un aumento en la concentración de ABA de las hojas.

La causa del daño por anegamiento está directamente relacionada a una reducción de la difusión de gas en los suelos inundados y que resulta en una falta casi completa del O_2 disponible y una acumulación del CO_2 y etileno en la zona radical. También, en forma adicional, ocurre una inhibición de la respiración, una pérdida parcial de la función de la raíz, y posiblemente una acumulación de toxinas debido al bloqueamiento de la respiración y la activación de procesos alternativos anaeróbicos. Temperaturas mayores en los suelos, frecuentemente encontradas en las regiones tropicales, pueden exacerbar los problemas de la difusión de los gases debido a una menor solubilidad de los mismos, y a una mayor tasa respiratoria (Forsythe et. al., 1979). Problemas asociados a pudriciones radiculares, están a menudo presentes en condiciones de anegamiento.

Los verdaderos mecanismos de tolerancia no han sido identificados en frijoles, pero así como en otros cultivos, la recuperación al anegamiento está relacionada con la habilidad de producir nuevas raíces adventicias (Kahn et. al., 1985). En pruebas conducidas en CIAT, la inundación causada por el mantenimiento de una napa de agua a los 7 cm de profundidad de la cama de siembra, resultó en una reducción del 50% en rendimiento, pero existe diferencias bastante considerables entre variedades (Fig. 31).

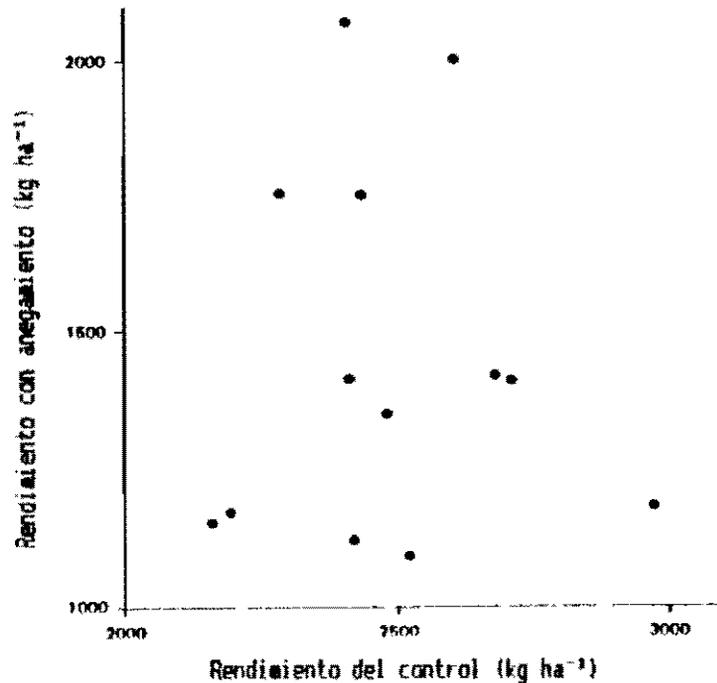


Fig. 31 Rendimientos de 13 cultivares de frijol cultivadas bajo condiciones de anegamiento controlado. CIAT - Palmira, 1976.

C. Suelos Salinos

Los frijoles están considerados como sensibles a la sal, aunque *Phaseolus coccineus* ha sido clasificado como una especie de leguminosa intermedia entre moderadamente tolerante y moderadamente sensible (Lauchli, 1984). Los problemas de este cultivo que se asocian a salinidad, son mayores en zonas áridas bajo riego, pero zonas localizadas con suelos salinos también son encontradas en muchos ambientes.

Los efectos inmediatos del exceso de salinidad incluyen una reducción del crecimiento de la planta especialmente del área foliar y "quemazón" de los márgenes foliares. Estos efectos pueden reflejar tres procesos consecutivos:

1. Una sequía fisiológica debido a potenciales osmóticos muy bajos (concentraciones de solutos muy altas).
2. Imbalances nutricionales debido a una alta concentración relativa de elementos específicos, especialmente sodio, inhibiendo la captación de otros.
3. Efectos tóxicos de iones específicos, particularmente cloruro y sodio.

Evidencias de los efectos osmóticos provienen a partir de que ciertos tratamientos a alta humedad relativa reducen los efectos del estrés, y además que el efecto relativo del agua es reducido marcadamente durante el estrés (Ayoub e Ishag, 1974). Ayoub e Ishag (1974) detectaron reducciones de los contenidos de cationes calcio y potasio bajo condiciones de alto sodio y también observaron que las reducciones no alcanzaban los niveles suficientes como para producir síntomas de deficiencia. Altos niveles de cloruro en las hojas de frijol han sido asociados con reducción de la fotosíntesis, de la conductancia estomática, y de la eficiencia de la RuDP carboxilasa (Seeman y Critchley, 1985).

Estos y otros resultados similares sugieren que los efectos de la salinidad son probablemente múltiples y que sería realmente un error enfatizar un solo mecanismo.

A niveles moderados de tolerancia a la salinidad, los frijoles exhiben la habilidad de acumular iones sodio en las vacuolas del parénquima de las raíces. Algunas variedades de soja, aparecen combinar este mecanismo con la habilidad para excretar iones cloruro desde los tallos y esto podría ser un mecanismo muy prometedor para aumentar la tolerancia a la sal en *Phaseolus vulgaris* (Lauchli, 1984). Recomendaciones generales para la selección por tolerancia a las sales en todos los cultivos han sido provistas por Greenway y Munns (1990). Smillie y Nott (1982) han descrito la fluorescencia de la clorofila como una prueba rápida para la tolerancia a las sales, usando frijoles como un cultivo testigo altamente susceptible.

Los estudios de variación genética por tolerancia a la sal en *Phaseolus vulgaris* son muy raros. Howler (comunicación personal) detectó diferencias varietales bajo condiciones de campo pero destacó que la variabilidad en tolerancia a la salinidad está afectada también por variabilidad en las condiciones de campo lo que hace extremadamente dificultoso la selección. Debouck (comunicación personal) coleccionó razas criollas de frijoles en suelos salinos en México.

Muchos investigadores han informado que la selección de líneas celulares tolerantes a la sal en pimiento dulce, caña de azúcar, café, arroz, y malanga. Sin embargo, la regeneración de plantas a partir de células tolerantes a la sal ha sido muy limitada en estos cultivos, y aparentemente nunca ha sido intentada con frijoles.

D. Tolerancia generalizada al estrés ambiental: "rusticidad".

Ha sido comentado que mientras los cultivares tradicionales de frijol carecen de resistencia específica a enfermedades u otras condiciones de estrés, ellas a menudo, tienen buena performance, inclusive mejor que los materiales mejorados, bajo las condiciones de campo y a través de los años.

Alfaro (1981) concluyó a partir de pruebas incluyendo 124 cultivares de frijol en 80 localidades y 20 países, que los rendimientos de "Jamapa" y "Porrillo Sintético" (usados como testigos estándar de conocida adaptación) no fueron frecuentemente sobrepasados por los distintos materiales en la prueba. Sin embargo, los bajos valores del índice de estabilidad (b) para el cv. Porrillo Sintético en los análisis realizados por Voysest y García (1984), sugiere que este cultivar tendría un comportamiento relativamente mejor en sitios "pobres" que cuando es comparado con cultivares de similar requerimiento como Jamapa o ICA Pijao (Cuadro 28). Valores bajos de b (índice de estabilidad del rendimiento) son indicativos de un rendimiento relativamente bueno en los ambientes pobres y una falta de respuesta en los ambientes ricos. El cultivar "Porrillo Sintético" se destacó por su consistencia en producir valores bajos de b con rendimientos promedios similares en una prueba IBYAN. Ya que las condiciones de estrés varían entre los sitios de la prueba IBYAN, la mejor performance de Porrillo Sintético en sitios más pobres, podría reflejar presumiblemente alguna tolerancia "general" al estrés o "rusticidad" más que la resistencia a estreses específicos y/o enfermedades.

Otros ejemplos de rusticidad provienen de los estudios de la respuesta de los cultivares a la defoliación artificial. En una comparación de 17 cultivares que recibieron un 60% de defoliación a los 30 días después de la plantación, el cv. Carioca aumentó su rendimiento bajo la defoliación, mientras que la línea EMF 84 mostró una notoria reducción del rendimiento (Fig. 32). Esto podría sugerir que el cultivar Carioca puede mantener su rendimiento bajo un amplio rango de estrés que afectan el crecimiento de la hoja, una conclusión consistente con la popularidad del cv. Carioca en Brasil.

Si se calcula un índice generalizado de tolerancia a estrés como el promedio geométrico de los rendimientos bajo 33% de defoliación y sequía de pos-floración, los datos de Hernández (1984) muestran una baja correlación entre los rendimientos bajo estrés y el control (Fig. 33). El

contraste entre A 231 y Orfeo INIA es particularmente sorprendente dado que ambas líneas tienen un rendimiento aproximado en las parcelas control pero difieren en 800 kg ha⁻¹ bajo estrés hídrico. La comparación entre los cultivares Porrillo Sintético y Jamapa merecen también ser muy discutidos; mientras que Jamapa sobrepasa a Porrillo Sintético por 800 kg ha⁻¹ bajo riego, Porrillo Sintético es apenas inferior bajo condiciones de estrés.

Cuadro 28. Comparación de la respuesta de regresión (b) y los rendimientos promedio de los sitios de tres cultivares usados como testigo en la prueba internacional de rendimiento y adaptación de frijol desde 1976 a 1981. Datos de Voysest y García (1984).

Año	No. de pruebas	Porrillo Sintético		Jamapa		ICA Pijao	
		b	Rendimiento	b	Rendimiento	b	Rendimiento
		kg ha ⁻¹		kg ha ⁻¹		kg h ⁻¹	
1976	54	0.77	1539	1.02	1572	0.79	1566
1977	31	0.88	1623	1.09	1627	-	
1978	33	0.84	1486	1.06	1498	1.17	1529
1979	32	0.80	1501	1.06	1579	1.06	1554
1980	48	0.95	1584	1.06	1656	1.06	1637
1981	26	0.89	1565	1.01	1723	-	
Promedio	37	0.86	1550	1.05	1610	1.02	1570

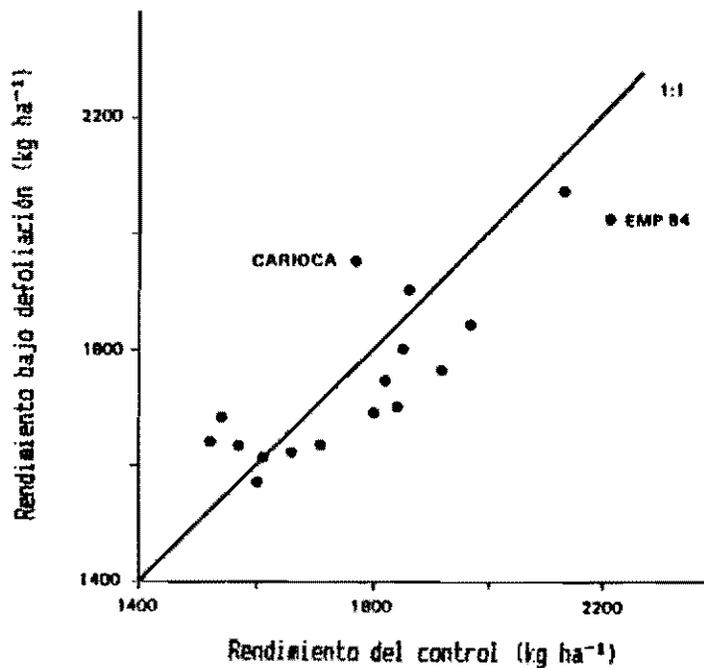


Fig. 32. Performancia relativa del rendimiento de 17 líneas de frijol bajo 60% de defoliación a 30 días después de la plantación. CIAT - Palmira, 1983.

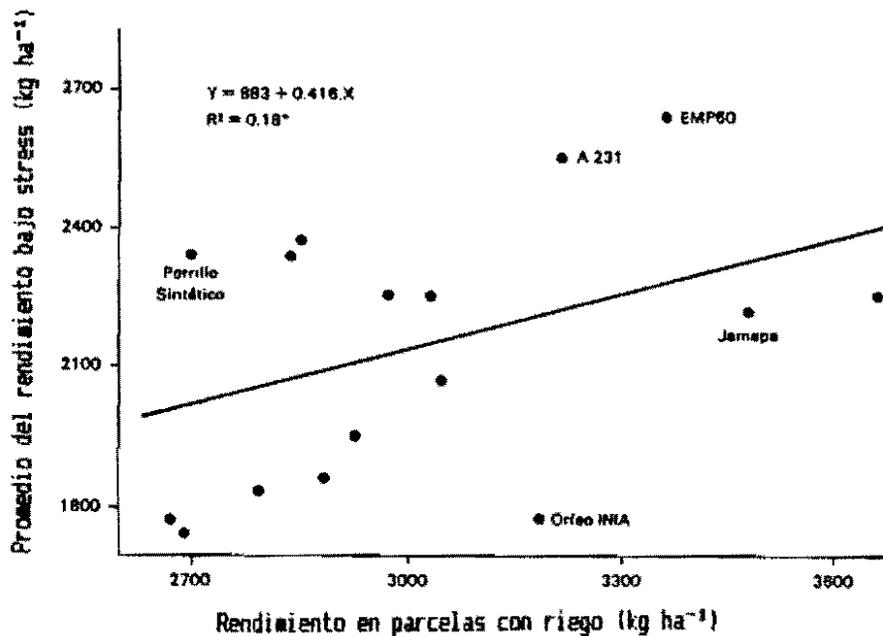


Fig. 33 Comparación con stress y control con riego sobre el rendimiento de 16 líneas de frijol. El rendimiento bajo stress es el promedio geométrico del tratamiento de defoliación y sequía. Basado en datos a partir de Hernandez, 1984.

Algunas características posibles que incluyen rusticidad incluyen:

1. Habilidad para producir un crecimiento recuperativo, presumiblemente resultante a partir de la removilización de reservas de carbohidratos y nitrógeno y un hábito de crecimiento indeterminado.
2. Una buena habilidad competitiva.
3. Concentración alta de ciertas sustancias en los tejidos (tales como fenoles) con efectos inhibitorios hacia un amplio rango de patógenos o insectos.
4. Una alta partición de fotoasimilados hacia la raíz.
5. Una habilidad de amortiguación para retener vainas, baja abscisión y llenar semillas.

La precocidad puede también ser considerada como un mecanismo de rusticidad desde que ella permite un escape a muchos estreses. Datos a partir del IBYAN de 1976 apoyan esta idea. Considerando solo sitios dentro de 30° Norte y Sur de latitud desde el Ecuador, (eliminando entonces las pruebas con efectos pronunciados del fotoperíodo), los cultivares precoces presentaron una respuesta significativamente más baja de la regresión sobre el promedio de la localidad (parámetro b) indicando que ellos tienen un rendimiento relativamente mejor cuando son comparados con cultivares tardíos en los sitios más pobres (Fig. 34). El hecho de que la respuesta de regresión no fue significativamente correlacionada con rendimiento ($r = 0.22$), demostró que los bajos valores de b en los cultivares precoces no reflejan simplemente pobres rendimientos a través de los sitios (White, 1984).

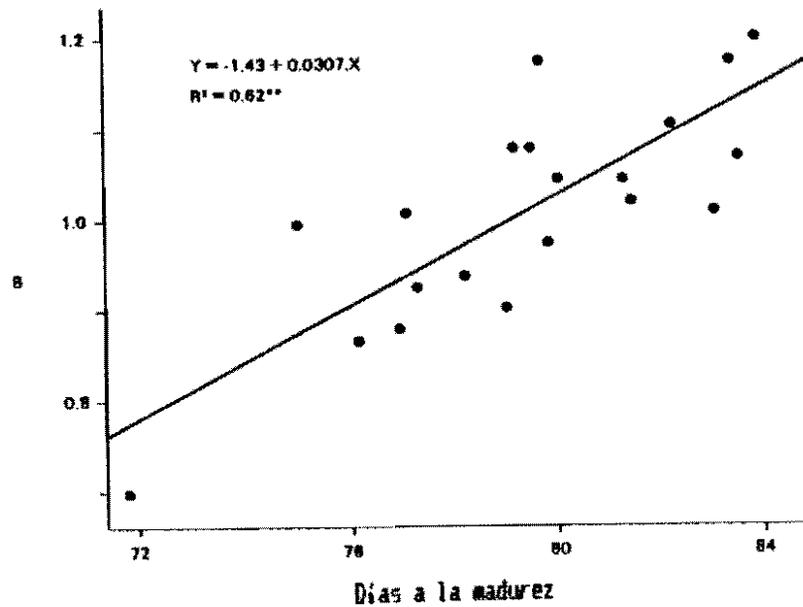


Fig. 34 Relación entre el promedio de los días a la madurez y la respuesta a la regresión del rendimiento (b) para 20 cultivares de IBYAN 1976. Fuente: White, 1984.

A pesar de que hay evidencias que sugieren diferencias en "rusticidad" entre cultivares de frijol, es difícil coincidir si tales características son mejor observadas a través de la selección en niveles moderados de varios estrés, o indicar características específicas relacionadas a la "rusticidad". Los efectos de la adaptación local podrían confundir los resultados al menos si tal trabajo es restringido a sitios específicos.

VI. CONCLUSION

La fisiología vegetal es a menudo criticada por la falta de beneficios tangibles que ha provisto a los agricultores, y esta crítica ciertamente se ha extendido a la investigación en el frijol. En algunos casos estas críticas han sido promovidas por un sobre entusiasmo de algunas líneas de trabajo y en tal sentido nosotros podríamos argumentar que la complejidad de la interacciones de los procesos fisiológicos limitan soluciones rápidas. Es bastante difícil alcanzar firmes conclusiones acerca de un conjunto determinado de procesos fisiológicos, dado que cada uno de ellos interactúa con el otro. La evolución de nuestro conocimiento de los procesos fisiológicos está quizás mejor relacionada a la manufactura de una máquina muy compleja. Aunque nosotros podemos reconocer que muchos esfuerzos han sido conducentes en la construcción de nuestra máquina fisiológica, existen todavía subunidades que aparentemente funcionan bien, pero solamente cuando la máquina se aproxime a su funcionamiento completo ella demostrará un nivel determinado de productividad. Aún entonces en algunos casos, existirá una pobre manufactura de algunas subunidades pero ello quizás no afectarán nuestras expectativas hasta que los errores puedan ser identificados y corregidos. Nosotros podríamos argumentar que paciencia y cuidado son necesarios para asegurar que la máquina fisiológica sea bien construída. En este caso y como en cualquier otro proyecto de construcción, las prioridades deben ser establecidas. La removilización de nitrógeno en relación a la senescencia de la hoja y el crecimiento de la semilla, es quizás las áreas donde nuestro entendimiento es muy deficiente. En comparación a la fotosíntesis, la respiración no ha sido tocada pero algunos estudios en otros cultivos indican su gran potencial para aumentar los rendimientos. Finalmente y como en toda otra investigación, esfuerzos a veces dolorosos deberán ser tomados para asegurar que las condiciones usadas sean relevantes a lo que ocurra en los campos de frijoles, y no a nivel de mesas de laboratorio o de invernadero.

REFERENCIAS

- Abernathy R.G. Palmer, R. Shibles y I.C. Anderson. 1977. Histological observations on abscising and retained soybean flowers. *Canadian J. Plant Sci.* 57:713-716.
- Adams, M.W. 1967. Basis of yield component compensation in crop plants with special references to the field bean, Phaseolus vulgaris. *Crop Sci.* 7:505-510.
- ---- 1973. Plant architecture and physiological efficiency in the field bean. p. 266-278. *In Potentials of field beans and other food legumes in Latin America.* CIAT, Cali, Colombia.
- ---- 1975. Plant architecture and yield in the grain legumes. p. 1-16. *In Report of the IAC working group on the biology of yield of grain legume.* Pub. No. DRR:1AR/75/2, FAO, Rome.
- ---- 1981. Updated new bean architype. *Michigan Dry Bean Dig.* 5(2):12-13.
- ----, J.V. Wiersma y Julio Salazar. 1978. Differences in starch accumulation among dry bean cultivars. *Crop Sci.* 18:155-157.
- Aguilar M, I, R.A. Fisher y J. Kohashi. 1977. Effects of plant density and thinning on high-yielding dry beans (Phaseolus vulgaris) in Mexico. *Experimental Agriculture* 13:325-335.
- Alfaro, R. 1981. Adaptabilidade e estabilidade de comportamento de linhagens e cultivares de feijao preto (Phaseolus vulgaris L.) em 124 ensaios internacionais. M.Sc. thesis. Vicosa, Minas Gerais, Brasil.
- Alvarez, M.N., P.D. Ascher y D.W. Davis. 1981. Interspecific hybridization in Euphaseolus through embryo culture. *Hort. Sci.* 16:541-543.
- Ariyanayagam, R.P. 1980. Pigeon pea breeding in the Caribbean Regional Programme. Vol. 2. 415-426. *In Proceedings of the international workshop on pigeon peas.* ICRISAT, Patancheru, Hyderabad, India.
- Ashley, J.M. 1984. Groundnut. p. 453-494. *In P.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (eds.). The physiology of tropical field crops.* John Wiley & Sons; New York.
- Aspinall, D. 1980. Role of abscissic acid and other hormones in adaptation to water stress. p. 155-172. *In N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress.* John Wiley & Sons; New York.
- Austin, R.B. y M.S.N. MacLean. 1972a. Some effects of temperature on the rates of photosynthesis and respiration of Phaseolus vulgaris L.. *Photosynthetica* 6:41-50.
- ---- y ---- 1972b. A method for screening Phaseolus genotypes for tolerance to low temperatures. *J. Hort. Sci.* 47:279-290.
- Ayoub, A.T. y H.M. Ishag. 1974. Sodium toxicity and cation imbalance 113 in dry beans (Phaseolus vulgaris L.) *J. Agr. Sci., Camb.* 82:339-342.
- Azcon-Bieto, J., H. Lambers y D.A. Day. 1983. Respiratory properties of developing bean and pea leaves. *Australian J. Plant Physiol.* 19:237-245.

- Bashaw, E.C. 1980. Apomixis and its application in crop improvement. p. 45-63. In W.R. Fehr and H.H. Hadley (eds.). Hybridization of crop plants. Amer. Soc. Agron.; Madison.
- Bennett, J.P., M.W. Adams, y C. Burga. 1977. Pod yield component variation and intercorrelations in Phaseolus vulgaris L. as affected by planting density. Crop Sci. 17:73-75.
- Binkley, A.M. 1932. The amount of blossom and pod drop in six varieties of garden beans. Proc. Amer. Soc. Hort. Sci. 29:489-492.
- Black, C.C., L.D. Goldstein, T.B. Ray, D.P. Kestler y B.C. Mayne. 1976. The relationship of plant metabolism to internal leaf and cell morphology and to the efficiency of CO₂ assimilation. p. 113-139. In R.H. Burris & C.C. Black (eds.). CO₂ metabolism and plant productivity. University Park Press; Baltimore.
- Bonanno, A.R. y H.J. Mack. 1983. Water relations and growth of snap beans as influenced by differential irrigation. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 108:837-844.
- Brouwer, R. 1962a. Distributions of dry matter in the plant. Netherlands J. Agr. Sci. 10:361-376.
- ---- 1962b. Nutritive influences on the distribution of dry matter in the plant. Netherlands J. Agr. Sci. 10:399-408.
- ---- 1963. The influence of the suction tension of the nutrient solutions on growth, transpiration and diffusion pressure deficit of bean leaves (Phaseolus vulgaris). Acta Bot. Neer. 12:248-260.
- Bunce, J.A. 1978. Effects of water stress on leaf expansion, net photosynthesis, and vegetative growth of soybeans and cotton. Canadian J. Bot. 56:1492-1498.
- Burga, C.A. 1978. Canopy architecture, light distribution, and photosynthesis of different dry bean (Phaseolus vulgaris L.) plant types. Ph.D. Thesis. Michigan State University, East Lansing.
- Carmi, A. y D. Koller. 1978. Effects of the roots on the rate of photosynthesis in primary leaves of bean (Phaseolus vulgaris L.). Photosynthetica 12:178-184.
- ----, J.D. Hesketh, M.T. Enos, y D.B. Peters. 1983. Interrelationships between shoot growth and photosynthesis, as affected by root growth restriction. Photosynthetica 17:240-245.
- ---- y I. Shomer. 1979. Starch accumulation and photosynthetic activity in primary leaves of bean (Phaseolus vulgaris L.). Ann. Bot. 44:479-484.
- Carr, D.J. y K.E.M. Skene, 1961. Diauxic growth curves of seeds with special reference to french beans (Phaseolus vulgaris L.). Australian J. Biol. Sci. 14:1-12.
- Chandler, R.F. 1969. Plant morphology and stand geometry in relation to nitrogen. p. 265-289. In J.D. Eastin, et al. (eds.). Physiological aspects of crop yield. ASA, CSSA; Madison, Wisconsin.
- Chandra Babu, R., P.S. Srinivasan, N. Natarajaratnam and S.R. Srce Rangasamy. 1965. Relationship between leaf photosynthetic rate and yield in blackgram (Vigna mungo (L) Hepper) genotypes. Photosynthetica 19:159-163.

- Charles-Edwards, D.A. 1982. Physiological determinants of crop growth. Academic Press; Sydney. 161 pp.

- Chatterton, N.J. y J.E. Silvius. 1979. Photosynthate partitioning into starch in soybean leaves. *Plant Physiol.* 64:749-753.

- Cohen, D. 1971. Maximizing final yield when growth is limited by time or by limiting resources. *J. Theor. Biol.* 33:299-307.

- Colquhoun, A.J. y J.R. Hillman. 1975. Endogenous abscisic acid and the senescence of leaves of Phaseolus vulgaris L. *Z. Pflanzphysiol.* 76:326-332.

- Corder, H.B. 1933. External and internal factors affecting blossom drop and set of pods in lima bean. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 30:571-576.

- Cory, C., y B.D. Webster. 1984. Assessment of drought tolerance in cultivars of Phaseolus vulgaris and P. acutifolius. *Hort. Sci.* 19 (3, Sect. 11):68.

- Crocimo, O.J., W.R. Sharp y J.E. Peters. 1976. Plant morphogenesis and the control of callus growth and root induction of Phaseolus vulgaris with the addition of bean seed extract. *Z. Pflanzenphysiol.* 78:456-460.

- Crookston, R.K. y J. O'Toole, y J.L. Ozbun. 1974a. Characterization of the bean pod as a photosynthetic organ. *Crop Sci.* 14:708-712.

- Cutler, J.M., D.W. Rains y R.S. Loomis. 1977. The importance of cell size in the water relations of plants. *Plant Physiol.* 40:255-260.

- Davis, S.D. y J.K. McCree. 1978. Photosynthetic rate and diffusion conductance as a function of age in leaves of bean plants. *Crop Sci.* 18:280-282.

- Daynard, T.B., J.W. Tanner y M.G. Duncan. 1971. Duration of the grain filling period and its reaction to grain yield in corn Zea mays L. *Crop Sci.* 11:45-48.

- De Moura, R.L. y K.W. Foster. 1986. Spatial distribution of seed yield within plants of bean. *Crop Sci.* 26:337-341.

- Denis, J.C. y M.W. Adams. 1978. A factor analysis of plant variables related to yield in dry beans. I. Morphological traits. *Crop Sci.* 18:71-78.

- Donald, C.M. 1968. The breeding of crop ideotypes. *Euphytica* 17:385-403.

- Duarte, R.A. y M.W. Adams. 1972. A path coefficient analysis of some yield component interrelations in field beans (Phaseolus vulgaris) *Crop Sci.* 12:579-582.

- Duncan, W.G. 1980. Maize, p. 23-50. In L.T. Evans (ed.). *Crop physiology: some case histories*. Cambridge University Press; England.

- ----, D.E. McCloud, R.L. McGraw y K.J. Boote. 1978. Physiological aspects of peanut yield improvement. *Crop Sci.* 18:1015-1020.

- Dure, L.S. 1975. Seed Formation. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 26:259-278.

- Ebercon, A., A. Blum y W.R. Jordan. 1977. A rapid colorimetric method for epicuticular wax content of sorghum leaves. *Crop Sci.* 17:179-180.
- Egli, D.B. y J.E. Leggett. 1973. Dry matter accumulation patterns in determinate and indeterminate soybeans. *Crop Sci.* 13:220-222.
- ---- y ---- 1976. Rate of dry matter accumulation in soybean seeds with varying source-sink ratios. *Agron. J.* 68:371-374.
- Ehleringer, J.R. 1980. Leaf morphology and reflectance in relation to water and temperature stress. p. 295-308. *In* N.C. Turner y P.J. Kramer (eds.). *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* John Wiley & Sons; New York.
- ---- y D. Bjorkman. 1978. A comparison of photosynthetic characteristics of Encelia species possessing glabrous and pubescent leaves. *Plant Physiol.* 12:185-190.
- El-Beltagy, A.S. y M.S. Hall. 1975. Studies on endogenous levels of ethylene and auxin in Vicia faba L. during growth and development. *New Phytol.* 75:215-224.
- El-Sharkawy, M., J.H. Cock, y A.A. Held K. 1984. Water use efficiency of Cassava. II. Differing sensitivity of stomata to air humidity in cassava an other warm-climate species. *Crop Sci.* 24:503-507.
- Engledow, F.L. 1925. Investigations on yield in the cereals. II. A spacing experiment with wheat. *J. Agric. Sci., Camb.* 15:125-146.
- Escalante, J.A.S. 1980. Efecto de sombreado artificial sobre el rendimiento y sus componentes en frijol (Phaseolus vulgaris var. Michoacán 12-A-3). M.Sc. thesis. Chapingo, México, Colegio de Post-graduados. 34 pp.
- Evans, L.T. 1975. Beyond photosynthesis---the role of respiration, translocation and growth potential in determining productivity. p. 501-507. *In* *Photosynthesis and productivity in different environments.* Ed. by J.P. Cooper. Cambridge University Press; Cambridge.
- ----, R.L. Dunstone, H.M. Rawson y R.F. Williams. 1970. The phloem of the wheat stem in relation to requirements for assimilate by the ear. *Australian J. Biol. Sci.* 23:743-752.
- Fakorede, M.A.B. y J.J. Mock. 1978. Nitrate reductase activity and grain yield of maize cultivar hybrids. *Crop Sci.* 18:680-684.
- Fanjul, L., J. Kohashi S., y E. Hernández C. 1982. Yield potential and stratified growth analysis of an indeterminate climbing pole bean. *Expl. Agr.* 18:167-175.
- Fisher, R.A. y R. Mauer. 1978. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. *Australian J. Agr. Res.* 29:897-
- Forsythe, W.M., A. Victor y M. Gómez. 1979. Flooding tolerance and surface drainage requirements of Phaseolus vulgaris L. p. 205-214. *In* R. Lal and D.J. Greenland (eds.). *Soil Physical properties and crop production in the tropics.*
- Franco, A.A., J.C. Pereira y C.A. Neyra. 1979. Seasonal patterns of nitrate reductase and nitrogenase activities in Phaseolus vulgaris L. *Plant Physiol.* 63:421-424.

- Fraser, D.E. and R.G.S. Bidwell. 1974. Photosynthesis and photorespiration during the ontogeny of the bean plant. *Canadian J. Bot.* 52:2561-2570.
- Frota, J.N.E. y T.C. Tucker. 1978. Salt and water stress influences nitrogen metabolism in Red Kidney Beans. *Soil Sci. Amer. J.* 42:743-746.
- Gaastra, P. 1959. Photosynthesis of crop plants as influenced by light, carbon dioxide, temperature, and stomatal diffusion resistance. *Medelingen Landbouw, Wageningen* 59:1-68.
- ---- 1962. Photosynthesis of leaves and field crops. *Netherlands J. Agr. Sci.* 10:311-324.
- Gallaher, J., P. Biscoe y R. Scott. 1975. Barley and its environment. V. Stability of grain weight. *The Journal of Applied Ecology* 12:319-336.
- Gardiner, T.R., D.M. Vietor y L.E. Craker. 1979. Growth habit and row width effects on leaf area development and light interception of field beans. *Canadian J. Plant Sci.* 59:191-199.
- Gates, C.T. 1968. Water deficits and growth of herbaceous plants. p. 135-190. In T.I. Kozlowski (ed.). *Water deficits and plant growth. II. Plant water consumption and response.* Academic Press; New York.
- Gates, D.M. 1968. Transpiration and leaf temperature. p.211-238. In L. Machlis, W. Briggs y R. Park (eds.). *Ann. Rev. Plant Physiol.*
- Gay, S., D.B. Egli y D.A. Reicosky. 1980. Physiological aspects of yield improvement in soybeans. *Agron. J.* 72:387-391.
- Gepts, P., T.C. Osborn, K. Rashka y F.A. Bliss. 1984. Phaseolin variability in the common bean (*Phaseolus vulgaris* L.): Evidence for independent domestication centers in Mesoamerica and the Andes. *Ann. Rept. Bean Improv. Coop.* 27:62-64.
- Gifford, P.M. y L.T. Evans. 1981. Photosynthesis, carbon partitioning and yield. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 32:485-509.
- Graham, P.H. 1978. Some problems and potentials of field beans (*Phaseolus vulgaris* L.) in Latin America. *Field Crops Res.* 1:295-317.
- Green way, H. y R. Munns. 1980. Mechanisms of salt tolerance in nonhalophytes. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 31:149-190.
- Gutiérrez, J.A. y S.P. Singh. 1985. Heterosis and inbreeding depression in dry bush beans, *Phaseolus vulgaris* L. *Canadian J. Plant Sci.* 65:243-249.
- Guyer, R.B. y A. Kramer. 1952. Studies of factors affecting the quality of green and wax beans. *Meryland. Agr. Exp. Sta. Bull.* A68:1-12.
- Hamid, Z.A. y J.E. Grafius. 1978. Developmental allometry and its implications to grain yield in barley. *Crop Sci.* 18:83-86.
- Harterlein, A.J., C.D. Clayberg, y I.D. Teave. 1980. Influence of high temperature on pollen grain viability and pollen tube growth in the style of *Phaseolus vulgaris* L. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105:12-14.

- Heransen, J.B. Th. 1980. Breeding for apomixis in potato: Pursuing a utopian scheme. *Euphytica* 29:595-607.
- Hernández M., María M. 1984. Estudio de la relación entre remobilización de asimilados y rendimiento de frejol negro (*Phaseolus vulgaris* L.), bajo condiciones simuladas de "stress" ambiental. Ing. Agr. thesis. Universidad de Concepción, Chillán, Chile. 62 pp.
- Hesketh, J.D., D.N. Moss. 1963. Variation in the response of photosynthesis to light. *Crop Sci.* 3:107-110.
- Hesse, M. y F. Lenz. 1982. Influence of water supply on transpiration and net photosynthetic rates of climbing french bean (*Phaseolus vulgaris* var. *vulgaris*). *Gartenbauwissenschaft* 47:145-152.
- Hiebsch, C.K., E.T. Kanemasu y C.D. Nickell. 1976. Effects of soybean leaflet type on net carbon dioxide exchange, water use, and water use-efficiency. *Canadian J. Plant Sci.* 56:455-458.
- Huber, S.C. y D.M. Israel. 1982. Biochemical basis for partitioning of photosynthetically fixed carbon between starch and sucrose in soybean (*Glycine max* Merr.) leaves. *Plant Physiol.* 69:691-696.
- Huepe, G. 1986. Indices de tolerancia a sequia en frejol (*Phaseolus vulgaris* L.) Ing. Agr. Thesis, Universidad de Concepción, Chillán, 68 pp.
- Hunter, W.J., C.J. Fahring, S.R. Olsen y L.K. Porter. 1982. Location of nitrate reductase in different soybean cultivars. *Crop Sci.* 22:944-946.
- Iwanaga, M. 1983. Chemical induction of aposporous opomictic seed production. p. 104-105. In W.J. Hooker (ed.). *Research for the potato in the year 2000*. CIP; Lima, Perú.
- Izhar, S. y D.H. Wallace. 1967. Studies of the physiological basis for yield differences. III. Genetic variation in photosynthetic efficiency of *Phaseolus vulgaris* L. *Crop Sci.* 7:457-460.
- Izquierdo, J. 1981a. The effect of accumulation and remobilization of carbon assimilate and nitrogen on abscission, seed development, and yield of common beans (*Phaseolus vulgaris* L.) with differing architectural forms. Ph.D. Thesis, Michigan State University, East Lansing.
- ---- y J.M. Hernández. 1984. Estudio de la relación entre remobilización de asimilados y rendimiento de frijol negro (*Phaseolus vulgaris* L.) bajo condiciones simuladas de stress ambiental. Universidad de Concepción, Proyecto D.I. 202606, (no publicado), Chillán, Chile.
- ---- y G.L. Hosfield. 1980a. Ethylene production from bean flowers and pods. *Ann. Rept. Bean Improv. Coop.* 23:96-99.
- ---- y ---- 1981b. A collection receptacle for field abscission studies in common beans (*Phaseolus vulgaris* L.). *Crop Sci.* 21:622-625.
- ---- y ---- 1983. The relationship of seed filling to yield among dry beans with differing architectural forms. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 08:106-111.
- ----, ----, M.W. Adams y M.A. Ueversax. 1980b. C-assimilate partitioning relationship to reproductive abscission and yield of dry bean (*P. vulgaris* L.). *Biennial Conf. Bean Improv. Coop. and Nat. Dry Bean Council Proc.*, Madison, Wisc. Nov.7-9, p. 81-89.

- ----, ----, M.A. Hebersax y W.M. Adams. 1985. The utility of the starch iodine and soluble solids test for evaluating carbohydrate partitioning in dry beans. *Agro-Ciencia* 1(2):145-152 (ISSN 0716-1689).
- ---- y G. Huepe. 1986. Valor de un nuevo índice de tolerancia a sequía en frijol. Universidad de Concepción, Proyecto D.I. 202606, no publicado, Chillán, Chile.
- Jaquierey, R. y E.R. Keller. 1980. Influence of the distribution of assimilate on pod set in faba bean (*Vicia faba* L.). *Fabis* 2:34. ICARDA.
- Jara R., J.C. 1985. Evaluación de la temperatura de la cubierta vegetal y otros parámetros biofísicos en frejol negro (*Phaseolus vulgaris* L.). M.Sc. thesis. Universidad de Concepción, Chillán, Chile. 133 pp.
- ----, J. Izquierdo y R. Matta. 1988. Respuesta fisiomorfológica y productiva del frejol negro (*Phaseolus vulgaris*) frente al déficit hídrico. *Agro-Ciencia* 4(1):21-26.
- Jennings, P.R. y J. de Jesus Jr. 1968. Studies on competition in rice. I. Competition in mixtures of varieties. *Evolution* 22:119-124.
- Johnson, H.W., H.A. Borthwick, y R.D. Leffel. 1960. Effects of photoperiod and time of planting on rates of development of the soybean in various states of the life cycle. *Bot. Gaz.* 122:77-95.
- ---- y J.W. Tanner. 1972. Calculation of the rate and duration of grain filling in corn (*Zea mays* L.). *Crop Sci.* 12:485-486.
- Jones, D.B., M.L. Peterson y S. Geng. 1979. Association between grain filling rate and duration and yield components in rice. *Crop Sci.* 19:641-644.
- Jones, J.W. y B. Zur. 1984. Simulation of possible adaptive mechanisms in crops subjected to water stress. *Irrigation Sci.* 5:251-264.
- Jordán, R. y A. Chibnall. 1933. Observations on the fat metabolism of leaves. II. Fats and phosphatides in the "Runner Bean" (*Phaseolus multiflorus*). *Ann. Bot.* 47:163-186.
- Kahn, B.A., P.J. Stofella, R.F. Sandsted y R.W. Zobel. 1985. Influence of flooding on root morphological components of young black beans. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 110(5):623-627.
- Kaplan, S.L. y H.R. Koller. 1974. Variation among soybean cultivars in seed growth rate during the linear phase of seed growth. *Crop Sci.* 14:613-614.
- Kim, J.H. y O.Y. Lee-Stadelmann. 1984. Water relations and cell wall elasticity quantities in *Phaseolus vulgaris* leaves. *J. Exper. Bot.* 33:841-858.
- Kohashi-Shibata, J. y C. da Costa. 1980. Harvest index in *Phaseolus vulgaris* L. *Bean Improv. Coop.* 23:87-89.
- Korban, S.S., D.P. Coyne, y J.L. Weihing. 1981. Rate of water uptake and sites of water entry in seeds of different cultivars of dry beans. *Hort. Sci.* 16:545-546.
- Kramer, P.J. 1983. Water relations of plants. Academic Press; New York. 489 pp.

- Kueneman, E.A., D.H. Wallace y P.M. Ludfor. 1979. Photosynthesis measurements of field-grown dry beans and their relation to selection for yield. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 104:480-482.

- Kyle, J.H. y T.E. Randall. 1963. A new concept of the hard seed character in Phaseolus vulgaris L. and its use in breeding and inheritance studies. *Proc. Amer. Soc. Agr. Sci.* 83:461-475.

- Laing, D.R.L., P.B. Jones y J.H.C. Davis. 1984. Common bean (Phaseolus vulgaris L.). p. 305-351. In P.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops.* John Wiley & Sons; New York.

- Lambers, H. 1979. Energy metabolism in higher plants in different environments. Thesis, State University Groningen, Netherlands. p. 1-179.

- ——— 1982. Cyanide-resistant respiration: A non-phosphorylating electron transport pathway acting as an energy overflow. *Physiol. Plant* 55:478-485.

- ——— 1984. The functional equilibrium: Nibbling on the edges of a paradigm. *Netherlands J. Agr. Sci.* 31:305-312.

- Larcher, W. 1975. *Physiological Plant Ecology.* Springer-Verlag; Berlin. 252 pp.

- Lauchli, A. 1984. Salt exclusion: An adaptation of legumes for crops and pastures under saline conditions. p. 171-187. In R.C. Staples and G.H. Toenniessen (eds.). *Salinity tolerance for inplants strategies for crop improvement.* John Wiley & Sons; New York.

- Leopold, A.C. 1980. Aging and senescence in plant development. In Thimann, K.V., R.C. Adelman and G.S. Roth (ed.). *Senescence in plants.* CRC Press, Inc.; Boca Raton, Florida.

- ——— y P.E. Kriedemann. 1975. *Plant growth and development.* McGraw-Hill; New York. 545 pp.

- Lindoo, S.J. y L.D. Noodén. 1977. Studies on the behaviour of the senescence signal in Anoka soybeans. *Plant Physiol.* 59:1136-1140.

- Lockhart, J.A. y V. Gottschall. 1961. Fruit-induced and apical senescence in Ficus sativum. *Plant Physiol.* 36:389-398.

- Loewenberg, J.R. 1955. The development of bean seeds (Phaseolus vulgaris L.). *Plant Physiol.* 30:244-250.

- Loomis, R.S. y W.A. Williams. 1969. Productivity and the morphology of crop stands: patterns with leaves. p. 27-27. In J.D. Eastin (ed.). *Physiological aspects of crop yield.* ASA, CSSA; Madison, Wisconsin.

- Lord, E.M. y L.U. Kohorn. 1986. Gynoecial development, pollination, and the path of pollen tube growth in the tepary bean, Phaseolus acutifolius. *Amer. J. Bot.* 73(1):70-78.

- Louwse, W. y W. v.d. Zwerde. 1977. Photosynthesis, transpiration and leaf morphology of Phaseolus vulgaris and Zea mays grown at different irradiances in artificial and sunlight. *Photosynthetica* 11:11-21.

- Lucas, E.O., G.M. Milbourn y R.N. Whitford. 1976. The translocation of ¹⁴C₂ photosynthate from leaves and pods in Phaseolus vulgaris. *Ann. Appl. Biol.* 83:285-290.

- Lugg, D.G. and T.R. Sinclair. 1981. Seasonal changes in photosynthesis of field-grown soybean leaflets. 2. Relation to nitrogen conten. *Photosynthetica* 15:138-144.
- Markhart, A. III. 1985. Comparative water relations of Phaseolus vulgaris L. and Phaseolus acutifolius Gray. *Plant Physiol.* 77:113-117.
- Marques, I.A., M.J. Oberholzer y K.H. Erismann. 1983. Effects of different inorganic nitrogen sources on photosynthetic carbon metabolism in primary leaves on non-nodulated Phaseolus vulgaris L. *Plant Physiol.* 71:555-561.
- Martin, F.A., J.L. Ozbun and D.H. Wallace. 1971. In measurements of photorespiration. *Plant Physiol.* 49:764-768.
- McKee, H.S., R.N. Robertson and J.B. Lee. 1955. Physiology of pea fruits. I. The developing fruit. *Australian J. Biol. Sci.* 8:137-163.
- Miller, F.R. and Y. Kebede. 1984. Genetic contributions to yield gains in sorghum, 1950 to 1980. p. 1-14. In W.R. Fehr (ed.). Genetic contribution to yield gains of five major crop plants. ASA, CSSA; Madison, Wisconsin.
- Milthorpe, F.L. y J. Moorby. 1979. An Introduction to Crop Physiology. Cambridge University Press; Cambridge. 244 pp.
- Moldau, H. 1973. Effects of various water regimes on stomatal and mesophyll conductances of bean leaves. *Photosynthetica* 7:1-7.
- Molina C, A. 1986. Efecto de la distancia entre surco sobre el rendimiento en grano y otros parámetros fisiológicos de cuatro cultivares de frijol precoz (Phaseolus vulgaris L.). Ing. Agr. Thesis, Universidad Nacional, Palmira, Colombia.
- Monteith, J.L. 1969. Light interception and radiative exchange in crop stands. p. 89-111. In Eastin, J.D., F.A. Hasking, C.Y. Sullivan and C.H.M. Van Bavel (eds.). Physiological aspects of Crop Yield. Amer. Soc. Agron.; Madison.
- ---- 1978. Reassessment of maximum growth rates for C₃ and C₄ crops. *Expl. Agr.* 14, p.1-5.
- Morgan, J.M. 1984. Osmoregulation and water stress in higher plants. *Ann. Rev. Plant Physiol.* 35:299-319.
- Mroginski, L.A. y K.K. Kartha. 1984. Tissue culture of legume for crop improvement, *Plant Breeding Review* 2215-264.
- Nathanson, K., R.J. Lawn, P.L.M. De Jabrun y D.E. Byth. 1984. Growth, nodulation and nitrogen accumulation by soybean in saturated soil culture. *Field Crops Res.* 8:73-92.
- Nieman, R.H. y L.L. Aoulsen. 1967. Interactive effects of salinity and atmospheric humidity on the growth of bean and cotton plants. *Bot. Gaz.* 128:69-73.
- Nobel, P.S. 1980. Leaf anatomy and water use efficiency. p. 43-55. In N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley & Sons; New York.

- Noodén, L.D. 1980. Senescence in the whole plant. p. 219-258. In K.V. Thimann (ed.). Senescence in Plants. CRC Press, Inc.; Boca Raton, Florida.
- Ogren, W.L. 1984. Photorespiration: Pathways, regulation and modification. Ann. Rev. Plant Physiol. 35:415-42.
- Ojehomon, O.O. 1972. Fruit abscission in cowpea, (Vigna unguiculata L. Walp.). J. Exper. Bot. 23:751-761.
- Oliker, M., A. Poljakoff-Mayber, y A.M. Mayer. 1978. Changes in weight, nitrogen accumulation, respiration and photosynthesis during growth and development of seeds and pods of Phaseolus vulgaris. Amer. J. Bot. 65:366-371.
- Osborne, D.J. 1977. Ethylene and target cells in the growth of plants. Sci. Prog. 64:51-63.
- Osmond, C.B., K. Winter y S.B. Powles. 1980. Adaptive significance of carbon dioxide cycling during photosynthesis in water-stressed plants. p. 139-154. In N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. John Wiley & Sons; New York.
- O'Toole, J.C., P.M. Ludford, y J.L. Ozbun. 1977a. Gas exchange and enzyme activity during leaf expansion in Phaseolus vulgaris L. New Phytol. 78:565-572.
- ----, J.L. Ozbun y D.H. Wallace. 1977b. Photosynthetic response to water stress in Phaseolus vulgaris. Physiol. Plant. 40:111-114.
- Pandey, R.K., W.A.T. Herrera y J.W. Pendleton. 1984. Drought response of grain legumes under irrigation gradient: II. Plant water status and canopy temperature. Agron. J. 76:553-557.
- ----, M.C. Saxena, M.H. Kalubarme, V.B. Singh y V.V.S.S. Prasad. 1976. Genotypic variations in photosynthetic rate and respiratory losses in some grain legumes. Plant Biochem. J. 3(1):72-80.
- Passioura, J.B. 1983. Roots and drought resistance. Agricultural Water Management 7:265-280.
- Pate, J.S. 1975. Fea. p. 191-224. In L.I. Evans (ed.). Crop physiology: some case histories. Cambridge University Press; Cambridge.
- Pechan, F.M. y B.D. Webster. 1986. Seed and pod set of red kidney beans. J. Amer. Soc. Hort. Sci. 111 (1):87-89.
- Penning de Vries, F.W.T. 1975. The cost of maintenance processes in plant cells. Annals. Bot. 39:77-92.
- ----, A.H.M. Brunsting, y H.H. Van Laar. 1974. Products, requirements and efficiency of biosynthesis: a quantitative approach. J. Theor. Biol. 45:339-377.
- ---- y H.H. van Laar. 1977. Substrate utilization in germinating seeds. p. 217-228. In Landsberg, J.J. and C.V. Cutting (eds.). Environmental effects on crop physiology. Academic Press; London.

- Piper, C.V. y W.J. Morse. 1923. The Soybean. McGraw-Hill Book Co.; New York. 329 pp.
- Powles, S.B. y C.B. Osmond. 1979. Photoinhibition of intact attached leaves of C₃ plants illuminated in the absence of both carbon dioxide and of photorespiration. *Plant Physiol.* 64:982-988.
- Rawson, H.M. y G.A. Constable. 1980. Gas exchange of pigeon pea: a comparison with other crops and a model of carbon production and its distribution within the plant. Vol.2. 175-189. In *Proceedings of the international workshop on pigeon peas*. ICRISAT, Patancheru, Hyderabad, India.
- Rodriguez C., R.R. 1986. Caracterización morfo-fisiológica e identificación de caracteres para mayor rendimiento en genotipos precoces de frijol común (Phaseolus vulgaris L.). M.Sc. Thesis, Colegio de Postgraduados, Chapingo, México. 178 pp.
- Russell, R.S. 1977. Plant root systems. Mc Graw-Hill Book Company (UK) Limited; London, 798 pp.
- Sale, P.J.M. 1975. Productivity of vegetable crops in a region of high solar input. IV. Field chamber measurements on French beans (Phaseolus vulgaris L.) and cabbages (Brassica oleracea). *Australian J. Plant Physiol.* 2:461-470.
- Samper, C. 1984. Effects of water stress imposed at mid-pod filling upon yield and dry matter partitioning in dry beans (P. vulgaris). M.S. Thesis, Michigan State University.
- Sato, H. y K. Botoh. 1979. The phototropic movement and it's varietal difference in the leaf of common bean (Phaseolus vulgaris L.). *Journ. of Hokkaido Univ. of Educ. (Section II B)* Vol.30, No.1, pp.45-51.
- ---- y ---- 1983. Studies on Leaf orientation movements in kidney beans. I. The response to light intensity and location of photo-receptor. *Japan J. Crop Sci.* 52(4):515-520.
- Saxena, N.P. 1984. Chickpea. p. 419-452. In F.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops*. John Wiley & Sons; New York.
- Schieder, O. 1982. Somatic hybridization: a new method for plant improvement. p. 239-253. In I.K. Vasil, W.R. Snowcraft, and K.J. Frey (eds.). *Plant improvement and somatic cell genetics*. Academic Press; New York.
- Schwanitz, . 1967. The origin of cultivated plants. Harvard University Press; Cambridge, Massachusetts.
- Schwartz, H.F. 1978. Miscellaneous fungal pathogens. p. 127-152. In H.F. Schwartz and G.E. Galvez (eds.). *Bean production problems*. CIAT, Cali, Colombia.
- Seemann, J.R. y C. Critchley. 1985. Effects of salt stress on the growth, ion content, stomatal behaviour and photosynthetic capacity of a salt-sensitive species, Phaseolus vulgaris L. *Planta* 164:151-162.
- Seth, A.K. y P.F. Wareing. 1967. Hormone directed transport of metabolites and its possible role in plant senescence. *J. Exper. Bot.* 18:65-77.
- Shackel, K.A. y A.E. Hall. 1979. Reversible leaf movements in relation to drought adaptation in cowpeas Vigna unguiculata (L.) Walp. *Aust. J. Plant Physiol.* 6:265-276.

- Shaw, R.H. y D.R. Laing. 1966. Moisture stress and plant response. p. 73-94. In L.T. Evans (ed.). *Crop Physiology: Some Case Histories*. ASA, CSSA; Madison, Wisconsin.
- Sheldrake, A.R. 1984. Pigeon pea. p. 385-417. In P.R. Goldsworthy and H.M. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops*. John Wiley & Sons; New York.
- Shibles, R., I.C. Anderson y A.H. Gibson. 1975. Soybean. p. 151-189. In L.T. Evans (ed.). *Crop physiology: some case histories*. Cambridge University Press; Cambridge.
- Siddique, M.D.A. y F.B. Goodwin. 1980. Seed vigor in bean (*Phaseolus vulgaris* L. cv Apollo) as influenced by temperature and water regime during development and maturation. *J. Exper. Bot.* 31:313-323.
- Silvera, G.A.C. 1974. Incorporation of germplasm of the "Seafarer" navy bean into several Central and South American bean cultivars in relation to breeding for improvement in adaptation. Ph.D. Thesis, Michigan State Univ. 98 pp.
- Sinclair, T.R. y C.T. de Wit. 1976. Analysis of the carbon and nitrogen limitations to soybean yield. *Agron. J.* 68:319-324.
- Singh, S.P., y J.A. Gutiérrez. 1984. Geographical distribution of the DLI and DDL2 genes causing hybrid dwarfism in *Phaseolus vulgaris* L., their association with seed size, and their significance to breeding. *Euphytica* 33:337-345.
- Slatyer, R.O. 1967. *Plant-water relationships*. Academic Press; London.
- Smillie, R.M. y R. Nott. 1982. Salt tolerance in crop plants monitored by chlorophyll fluorescence in vivo. *Plant Physiol.* 70:1049-1054.
- Smirnoff, N. y B.R. Stewart. 1985. Nitrate assimilation and translocation by higher plants: Comparative physiology and ecological consequences. *Physiol. Plant.* 64:133-140.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1967. *Statistical Methods*. Iowa State University; Ames. 593 pp.
- Sobolev, N.A., G.K. Adamchuk y E.D. Zhila. 1976. Apomixis in pea. p. 221-277. In S.S. Khokhlov (ed.). *Apomixis in breeding*. Amerind Publishing Co. Pvt. Ltd.; New Delhi.
- Sofield, I., L.T. Evans, M.G. Cook y I.F. Warlaw. 1977. Factors influencing the rate and duration of grain filling in wheat. *Australian J. Plant Physiol.* 4:785-797.
- Sponchiado, B.N. 1985. Avaliação de sistema radicular no feijoeiro (*Phaseolus vulgaris* L.) como um mecanismo de tolerância ao déficit hídrico. M.Sc. Thesis. Univ. Pelotas, Rio Grande do Sul; Brasil. 133 pp.
- Stark, F.C. y C.H. Mahoney. 1942. A study of the time of development of the fibrous sheath in the sidewall of edible snap bean pods with respect to quality. *Proc. Amer. Soc. Hort. Sci.* 41:353-359.
- Stephenson, R.A. y G.L. Wilson. 1977. Patterns of assimilate distribution at maturity. II. The time course of changes in ¹⁴C distribution in pods and stem sections. *Australian J. Agr. Res.* 28:395-400.

- Stewart, C.R. 1972. Effects of proline and carbohydrates on the metabolism of exogenous proline by excised bean leaves in the dark. *Plant Physiol.* 50:551-555.

- ---- y A.D. Hanson. 1980. Proline accumulation as a metabolic response to water stress. p. 173-189. In N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* John Wiley & Sons; New York.

- Stofella, P.J., R.F. Sandsted, R.W. Zobel, y W.L. Hymes. 1980. Root characteristics of black beans. I. Relationships of root size to lodging and seed yield. *Crop Sci.* 19:823-830.

- Stoker, R. 1974. Effect on dwarf beans of water stress at different phases of growth. *N. Z. J. Exper. Agr.* 2:13-15.

- Subhadrabandhu, S. 1976. Control of abscission of flowers and fruits of Phaseolus vulgaris L. Ph.D. Thesis. Michigan State University, East Lansing.

- ----, M.W. Adams y D.A. Reicosky. 1978. Abscission of flowers and fruits in Phaseolus vulgaris L. II. Cultivar differences in flowering patterns and abscission. *Crop Sci.* 18:893-896.

- Sussex, I.M. y R.M.K. Dale. 1979. Hormonal control of storage protein synthesis in Phaseolus vulgaris. p. 129-141. In *The plant seed.* Academic Press; New York.

- Tamas, I.A., D.H. Wallace, F.M. Ludford y J.L. Dzub. 1979. Effect of older fruits on abortion and abscisic acid concentration of younger fruits in Phaseolus vulgaris L. *Plant Physiol.* 64:620-622.

- Tanaka, A. 1974. Studies on physiology of Phaseolus vulgaris. Annual Rep. Lab. Plant Nutrition, Faculty of Agric. Hokkaido Univ. Sapporo, Japan, 38 pp.

- ---- y K. Fujita. 1979. Growth photosynthesis and yield components in relation to grain yield of the field bean. *J. Fac. Agr. Hokkaido Univ.* 59(2):145-238.

- Taylor, H.M. 1980. Modifying root systems of cotton and soybeans to increase water absorption. p. 75-84. In N.C. Turner and P.H. Kramer (eds.) *Adaptation of plants to water and high temperature stress.* Wiley Interscience; New York.

- Thiann, K.V. 1980. The senescence of leaves. p. 85-115. In V.V. Thiann (ed.). *Senescence in plants.* CRC Press; Boca Raton, Florida.

- Thomas, R.J., U. Feller y K.H. Erismann. 1979. The effect of different inorganic nitrogen sources and plant age of the composition of bleeding sap of Phaseolus vulgaris. *New Phytol.* 82:657-669.

- Thompson, D.W. 1942. On growth and form. (1969 edition, J.T. Bonner, eds.). Cambridge University Press; Cambridge.

- Timpo, E.E. y C.A. Neyra. 1983. Expression of nitrate and nitrite reductase activities under various forms of nitrogen nutrition in Phaseolus vulgaris L. *Plant Physiol.* 72:71-75.

- Tolbert, N.E. 1980. Photorespiration. p. 488-523. In D.D. Davies (ed.). *The biochemistry of plants. Vol.2. Metabolism and respiration.* Academic Press; New York.

- Troedson, R.J., R.J. Lawn y D.E. Byth. 1984. Water management for peak soybean production on clay soils. p. 257-268. In W. A. Muirhead and E. Hamphreys (eds.). Root zone limitations to crop production on clay soils.

- Tucker, C.L., M.D. Miller y B.D. Webster. 1975. Effects of ethephon on seed yield of Phaseolus vulgaris L. Hort. Sci. 10:156-157.

- Turner, N.C. y M.M. Jones. 1980. Turgor maintenance by osmotic adjustment. A review and evaluation. p. 87-103. In N.C. Turner and P.J. Kramer (eds.). Adaptation of plants to water and high temperature stress. Wiley & Sons; New York.

- Tyree, M.T. y H.T. Hammel. 1972. The measurement of the turgor pressure and the water relations of plants by the pressure-bomb technique. J. Exper. Bot. Vol.23, No.74, p.267-82.

- Vallejos, C.E., S.D. Tanksley, R. Bernatzky. 1986. Localization in the tomato genome of DNA restriction fragments containing sequences of homologous the rRNA (45 S), the major chlorophyll a/b binding polypeptide and vibulose biphosphate carboxylese genes. Geneti (in press).

- Van Steveninck, R.F.M. 1957. Factors affecting the abscission of reproductive organs in yellow lupinus (Lupinus luteus L.). I. The effect of different patterns of flower removal. J. Exper. Bot. 8:373-381.

- Volenec, J.J., H.T. Nguyen, C.J. Nelson y D.A. Sleper. 1984. Potential for genetically modifying dark respiration of tall fescue leaves. Crop Sci. 24:938-943.

- Voysest, D. y J. Garcia. 1984. Analysis of yield variation in the International Bean Yield and Adaptation Nursery: Focus on environmental representation. p. 328-379. In International bean trials workshop. CIAT, Cali, Colombia.

- Wadaan-van Schravendijk, H. y D.M. van Aniel. 1985. Interdependence of growth, water relations and abscisic acid level in Phaseolus vulgaris during waterlogging. Physiol. Plant. 63:215-220.

- Wallace, D.H. 1985. Physiological genetics of plant maturity, adaptation and yield. Plant Breeding Reviews 3:21-167.

- ---- y H.M. Munger. 1966. Studies on the physiological basis for yield differences. II. Variations in dry matter distribution among aerial organs for several dry bean varieties. Crop Sci. 6:503-507.

- ----, J.L. Ozbun, y H.M. Munger. 1972. Physiological gentics of crop yield. Advance. Agron. 24:97-146.

- ----, M.M. Peet y J.L. Ozbun. 1976. Studies of CO₂ metabolism in Phaseolus vulgaris L. and applications to breeding. In CO₂ Metabolism and Plant Productivity. Ed. by R.H. Burns and C.C. Black. University Park Press; Baltimore. p. 43-58.

- Walton, D.C., E. Galson y M.A. Harrison. 1977. The relationship between stomatal resistance and abscisic-acid levels in leaves of water-stressed bean plants. Planta 133:145-148.

- Wareing, P.F. y A.K. Seth. 1967. Ageing and senescence in the whole plant. Symp. Soc. Exp. Biol. 21:543-558.

- Waters Jr., L., P.J. Breen y H.J. Mack. 1980. Translocation of ^{14}C -photosynthate, carbohydrate content, and nitrogen fixation in Phaseolus vulgaris L. during reproductive development. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 105(3):424-427.
- Webster B.D. y H.W. Chiu. 1975. Ultrastructural studies of abscission in Phaseolus: Characteristics of the floral abscission zone. *J. Amer. Soc. Hort. Sci.* 100(6):613-618.
- Weisz, P.R., R.F. Denison, y T.R. Sinclair. 1985. Response to drought stress of nitrogen fixation (acetylene reduction) rates by field grown soybeans. *Plant Physiol.* 78:525-530.
- Westerman, L.K, Porter y W.A. O'Deen. 1985. Nitrogen partitioning and mobilization patterns in bean plants. *Crop Sci.* 25:225-229.
- White, J.W. 1981. A quantitative analysis of the growth and development of bean plants (Phaseolus vulgaris L.). Ph.D. thesis. University of California; Berkeley.
- ---- 1984. Associations among yield, yield stability and duration of growth cycle in IBYAN trials. p. 380-400. *In* International bean trials workshop. CIAT; Cali, Colombia.
- Wiebold, W.J., D.A. Ashley, y H.R. Goerms. 1981. Reproductive abscission levels and patterns for eleven determinate soybean cultivars. *Agron. J.* 73:43-46.
- Wien, H.C. y E.E. Ackah. 1978. Pod development period in cowpeas: varietal differences as related to seed characters and environmental effects. *Crop Sci.* 18:791-794.
- ---- y R.J. Summerfield. 1984. Cowpea (Vigna unguiculata (L.) Walp.). p. 333-383. *In* P.R. Goldsworthy and N.M. Fisher (eds.). *The physiology of tropical field crops.* John Wiley & Sons; New York.
- ---- y D.H. Wallace. 1973. Light-induced leaflet orientation in Phaseolus vulgaris L. *Crop Sci.* 13:721-724.
- Wilkerson, G.S., J.W. Jones, K.J. Boote, K.T. Ingram, J.W. Moshoe. 1983. Modeling soybean growth for crop management. *Transactions of the ASAE* 26:63-73.
- Wilson, D. y J.G. Jones. 1982. Effect of selection for dark respiration rate of mature leaves on crop yields of Lolium perenne cv. 623. *Ann. Bot.* 49:313-320.
- Wit, C.T de *et al.* 1978. Simulation of assimilation, respiration and transpiration of crops. Pudoc; Wageningen. 140 pp.
- ---- y F.W.T. Penning de Vries. 1983. Crop growth models without hormones. *Netherlands J. Agr. Sci.* 31:313-323.
- Yañez P., E. Pimienta, E. Mark y J. Kohashi. 1984. Comparative anatomy of flower buds with and without potential for abscission in Phaseolus vulgaris. *Turrialba* Vol.34, No.4, p.431-435.
- Yoshida, S. y E. de los Reyes. 1977. Leaf cuticular resistance of rice varieties. *Soil Sci. Plant Nutr.* 22(1):95-98.

